

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ

ФГБОУ ВО «Майкопский государственный технологический университет»

Э.А. СИРОТЮК, Г.Н. ГУНИНА

## **ОБЩАЯ ЭКОЛОГИЯ**

Учебное пособие

для аспирантов очной и заочной форм обучения

по направлению подготовки

06.06.01 Биологические науки направленность (профиль) Экология

Майкоп 2019

УДК 574(07)

ББК 20.1

Рекомендовано научно-техническим советом ФГБОУ ВО «Майкопский государственный технологический университет».

**В.В. Акатов** – профессор, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник кафедры экологии и защиты окружающей среды ФГБОУ ВО «Майкопский государственный технологический университет»;

**С.И. Читао** – доцент, кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники ФГБОУ ВО «Адыгейский государственный университет».

**Сиротюк, Э.А., Гунина Г.Н.**

Общая экология: учебное пособие / Э.А. Сиротюк, Г.Н. Гунина; Майкопский гос. технол. ун-т. – Майкоп: Изд-во МГТУ, 2019. – 163 с.

Учебное пособие содержит сведения об истории становления экологии как самостоятельной науки. Рассматриваются вопросы классификации и взаимодействия организмов в природе, структура и динамика популяций, видовой состав биоценоза и методы его оценки, энергетика и продуктивность экосистем. Особое внимание акцентируется на эволюции биосферы, как интегральной оболочки планеты. В учебном пособии на основе новейших данных и с привлечением большого количества литературных источников рассмотрены вопросы, связанные с некоторыми глобальными экологическими проблемами.

Учебное пособие предназначено аспирантам высших учебных заведений; рекомендуется бакалаврам, магистрантам, учителям и учащимся средних школ, лицеев и колледжей, а также специалистам, работающим в области экологии, природопользования и охраны окружающей среды.

Табл. 2. Илл. 9. Библ. 7.

УДК 574(07)

ББК 20.1

© МГТУ, 2019



## СОДЕРЖАНИЕ

|  |    |
|--|----|
| ВВЕДЕНИЕ .....   | 4  |
| 1. ПРЕДМЕТ, ЗАДАЧИ И МЕТОДЫ ЭКОЛОГИИ. ИСТОРИЯ ЭКОЛОГИИ .....                     | 6  |
| 1.1. Основные понятия, предмет и задачи экологии .....                           | 6  |
| 1.2. История и основные тенденции развития современной экологии .....            | 7  |
| 1.3. Структура современной экологии .....  | 17 |
| 1.4. Методы экологических исследований .....                                     | 20 |
| 1.5. Основные экологические законы .....   | 24 |
| 2. СИСТЕМНОСТЬ И ОРГАНИЗОВАННОСТЬ ЖИЗНИ .....                                    | 28 |
| 2.1. Фундаментальные свойства и уровни иерархической организации биосистем ..... | 28 |
| 2.2. Организм как открытая дискретная самовоспроизводящаяся система.....         | 30 |
| 2.3. Гомеостаз и регуляция внутренней среды организмов .....                     | 31 |
| 3. ОРГАНИЧЕСКИЙ МИР ЗЕМЛИ .....  | 33 |
| 3.1. Систематика организмов .....  | 33 |
| 3.2. Таксономические категории .....   | 34 |
| 3.3. Источники энергии для организмов .....                                      | 35 |
| 3.4. Фотосинтез и хемосинтез .....   | 36 |
| 3.5. Дыхание .....   | 40 |
| 4. ЦАРСТВА ЖИВОЙ ПРИРОДЫ .....   | 42 |
| 4.1. Царство Дробянки (Mychota) .....  | 42 |
| 4.2. Царство Грибы (Fungi, Mycota) .....   | 44 |
| 4.3. Царство Растения (Planthe, Vegetabilia) .....                               | 47 |
| 4.4. Царство Животные (Animalia) .....   | 54 |
| 5. СРЕДЫ ОБИТАНИЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ .....                                  | 56 |
| 5.1. Понятия о среде обитания и экологическом факторе .....                      | 56 |
| 5.2. Общие закономерности воздействия экологических факторов на организмы .....  | 57 |
| 5.3. Краткая характеристика важнейших абиотических факторов среды.....           | 60 |
| 5.4. Адаптации организмов к изменяющейся среде .....                             | 64 |
| 5.5. Краткая характеристика важнейших биотических факторов среды.....            | 66 |
| 6. СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ .....  | 73 |
| 6.1. Понятие о популяциях в экологии .....                                       | 73 |
| 6.2. Основные популяционные характеристики .....                                 | 74 |

|   |     |
|---|-----|
| 7. ГОМЕОСТАЗ И ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ .....   | 82  |
| 7.1. Гомеостаз популяций .....  | 82  |
| 7.2. Динамика популяций .....   | 83  |
| 8. БИОЦЕНОЗЫ .....  | 88  |
| 8.1. Основные понятия синэкологии .....   | 88  |
| 8.2. Видовой состав биоценоза и методы его оценки .....                               | 89  |
| 8.3. Структура биоценоза и взаимосвязи организмов .....                               | 91  |
| 8.4. Динамика биоценозов .....  | 93  |
| 9. ЭНЕРГЕТИКА И ПРОДУКТИВНОСТЬ ЭКОСИСТЕМ .....  | 96  |
| 9.1. Понятие об экосистемах .....   | 96  |
| 9.2. Функциональная структура экосистем .....   | 97  |
| 9.3. Биологическая продуктивность и продукция экосистем .....                         | 99  |
| 10. СТРУКТУРА И ЭВОЛЮЦИЯ БИОСФЕРЫ .....   | 102 |
| 10.1. Роль В.И. Вернадского в формировании современных представлений о биосфере ..... | 102 |
| 10.2. Состав, свойства и функции живого вещества .....                                | 104 |
| 10.3. Современные представления о биосфере .....                                      | 108 |
| 10.4. Эволюция биосферы .....   | 110 |
| 10.5. Учение о ноосфере .....   | 112 |
| 11. ГЛОБАЛЬНЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ .....   | 115 |
| 11.1. Загрязнение природной среды .....   | 115 |
| 11.2. Проблемы народонаселения .....  | 116 |
| 11.3. Парниковый эффект .....   | 117 |
| 11.4. Кислотные дожди .....   | 120 |
| 11.5. Разрушение озонового слоя .....   | 122 |
| ТЕРМИНЫ И ОПРЕДЕЛЕНИЯ .....   | 126 |
| РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА .....  | 162 |

## ВВЕДЕНИЕ

Экология в условиях современного мира с интенсивным развитием науки, техники, информационных технологий приобретает все большую теоретическую и прикладную значимость. Обществом осознана необходимость всеобщего экологического образования и воспитания.

«Экология стала настолько популярной, что под ее рубрику подводят все что угодно: строительство очистных сооружений, региональное планирование землепользования, вторичную переработку бумаги и выращивание овощей на одних лишь органических удобрениях. Вся эта деятельность, пусть необходимая, по большей части представляет собой просто попытку смягчить тот удар, который нанесет нам Природа своим приговором за наше вопиющее нарушение ее законов – нежелание вести игру с соблюдением старых и испытанных правил, и стремление хоть немного отсрочить возмездие» (Р. Риклефс, 1979).

Однако количество возникающих экологических проблем увеличивается, их характер и последствия становятся все более сложными и непредсказуемыми. Увлечшись решением конкретных вопросов охраны окружающей среды, мы забываем, что без знания законов существования и развития природы все наши усилия направляются на борьбу с последствиями, а не с причинами, породившими конфликт человека и природы. «Спаси человека – это, прежде всего, сохранить природу. И здесь только биологи могут привести необходимые аргументы, доказывающие правомерность высказанного тезиса» (Ф. Рамад, 1981).

Ведущая роль в организации и управлении системой охраны окружающей среды принадлежит кадрам, подготовку которых осуществляют высшие учебные заведения биологических направлений. Будущим преподавателям-исследователям необходимо знать основные законы, управляющие природными процессами и определяющие устойчивость биосферы и ее компонентов.

Общая экология является теоретической основой других экологических дисциплин. Она исследует структуру и функционирование надорганизменных биосистем, их динамику в пространстве и во времени, в естественных и измененных человеком условиях.

Учебное пособие призвано помочь аспирантам сформировать представление об экологии как о науке будущего, от прогресса которой, возможно, будет зависеть существование человеческого общества на Земле. В нем дается углубленный анализ закономерностей функционирования

природных биосистем – от популяций до экосистем различного ранга. Акцент сделан на механизмах, обеспечивающих их устойчивость.

Книга посвящена основным понятиям и законам экологии и их применению к решению проблем природопользования и охраны окружающей среды. Расположение материала по темам и их последовательность помогут создать у аспирантов представление о всеобщей связи явлений и процессов, происходящих в природе, о законах ее функционирования. Подробно изложены основные понятия общей экологии. Теоретический материал дополнен примерами, заимствованными из практики экологических исследований. Текст сопровождают пояснительные схемы, таблицы и рисунки.

В учебном пособии приводятся термины, по которым имеется следующая информация: этимология – для слов, имеющих иностранное происхождение, и их определение; для наиболее сложных понятий – толкование, примеры и более детальное изложение их сути.

При написании учебного пособия использовались современные учебные и справочные литературные источники, приведенные в конце издания, а также опыт чтения авторами лекционных курсов по общей экологии и экологии.

# 1. ПРЕДМЕТ, ЗАДАЧИ И МЕТОДЫ ЭКОЛОГИИ. ИСТОРИЯ ЭКОЛОГИИ

## 1.1. Основные понятия, предмет и задачи экологии

Термин «экология» (греч. *oikos* – дом, жилище, *logos* – слово, учение) впервые был употреблен американским писателем *Г.Д. Торо* в частном письме другу в 1801 г. Однако именно немецкий дарвинист, профессор Йенского университета *Э. Геккель* (1834-1919 гг.) наполнил термин содержанием, дав впервые определение экологии в 2-х томном труде «Всеобщая морфология организмов» (1866 г.): «*Экология – наука о связях организмов с окружающим миром*».

На сегодняшний день существует значительное количество определений экологии. Вот некоторые из них: «Современная экология – это наука о путях приспособления видовых популяций к изменяющимся условиям внешней среды, наука о становлении, преобразовании и развитии видовых популяций, о законах их интеграции в биологические системы более высокого порядка, специфически приспособленные к наиболее эффективному использованию энергии в конкретных условиях среды» (С.С. Шварц, 1967); «Экология – это научное познание взаимодействий, определяющих распространение и численность организмов» (Дж. Кребс, 1972); «Экология – междисциплинарная область знания об устройстве и функционировании многоуровневых систем в природе и обществе в их взаимосвязи» (Ю. Одум, 1986).

Весь органический мир Земли и окружающая его природная среда являются основными взаимодействующими структурными компонентами *биосферы* (греч. *bios* – жизнь, *sphaira* – шар). Все проявления жизни (строение организмов, их происхождение, развитие и распространение, связи друг с другом и с окружающей средой, а также образуемые ими сообщества) изучает *биология* (греч. *logos* – учение). Окружающая среда и ее компоненты исследуются физической географией.

Фундаментом для биосферы служит земная кора – самая верхняя из твердых оболочек планеты. Состав, строение, историю развития и движения земной коры изучает *геология* (греч. *ge* – земля). На стыке биологии, физической географии и геологии возникла наука о биосфере, которая изучает организацию жизни на Земле.

Биосфера, как система планетарного уровня организации жизни, состоит из отдельных взаимосвязанных структурных образований – *экосистем* (греч. *oikos* – дом, убежище, *systema* – целое, составленное из частей) – комплексов организмов и их среды обитания. Под экосистемами следует понимать все биологические и биокосные системы, состоящие из живых существ и среды их



обитания, объединенных в единое функциональное целое, и которые служат «домом» для организмов и их сообществ.

Экосистемы имеют различную степень сложности и организованности, связаны круговоротом веществ и потоком энергии. Размеры экосистем могут колебаться от небольшого пространства до природной зоны, материка и всей биосферы в целом. Экосистемы и их подсистемы (популяции, биоценозы) являются предметом изучения системной экологии.

Популяция (лат. *populus* – народ, население) – это относительно обособленная часть вида (состоит из особей одного вида), занимающая определенное пространство и способная к саморегуляции и поддержанию оптимальной численности особей. Каждый вид в пределах занимаемой территории (ареала), таким образом, распадается на популяции. Размеры их различны. В таком случае можно сказать, что биоценоз (греч. *koinos* – общий) – это совокупность взаимосвязанных между собой и с условиями среды популяций разных видов. Он складывается из совокупности растений (фитоценоз, растительное сообщество), животных (зооценоз), грибов (микоценоз), микробного населения (микробоценоз).

*Предметом экологии* являются объекты организменного, популяционно-видового, биоценотического и биосферного уровней организации в их взаимодействии с окружающей средой.

*Задачи общей экологии* – изучение двусторонних связей в системах: организм – среда; популяция – среда; сообщество – среда; биосфера – географическая оболочка; а также выяснение особенностей внутривидовых и межвидовых отношений.

Таким образом, экологию можно определить как науку, изучающую организацию и функционирование надорганизменных систем жизни и их естественной среды обитания с учетом изменений, вносимых в среду деятельностью человека.

Современная экология представляет собой сложный междисциплинарный комплекс наук, состоящий из трех главных разделов – общей, прикладной и социальной экологии.

## **1.2. История и основные тенденции развития современной экологии**

Экология является относительно молодой наукой, но в ее развитии можно выделить несколько этапов. Первый, предварительный, этап накопления сведений об органическом мире и неживой природе был самый длительный. Он охватывает период от социального становления человека до середины XIX века, когда в естествознании появились первые научные гипотезы,

объясняющие происхождение и разнообразие организмов, а также их распространение в зависимости от географических условий.

Истоки экологических представлений о мире можно найти в первых религиозно-философских воззрениях на природу и место человека в ней. Понимание природы бытия как единой духовной сущности Вселенной возникло в среде индийских жрецов-брахманов в начале первого тысячелетия до н.э. В VI веке до н.э. в Древнем Китае сложилось конфуцианство – этико-политическое учение, в письменных источниках которого большое внимание уделяется связям человека с внешним миром.

Происхождение Вселенной и природы интересовало древнегреческих и римских натур-философов, которым принадлежит множество общих гипотез и теорий, предвосхитивших позднейшие научные открытия. Особый интерес в этом отношении представляет наследие древнегреческого историка *Геродота*, жившего в V веке до н.э. и прозванного «отцом истории». Геродот родился в г. Галиокариааса, происходил из знатной семьи политиков, игравших значительную роль в жизни города. Он принимал участие в борьбе против тиранической власти и вынужден был покинуть родину. Некоторое время он жил на острове Самос, много путешествовал: посетил Азию, Вавилон, Северную Грецию, Италию, Сицилию, территорию Северного Причерноморья и др. Свои наблюдения он изложил в знаменитом труде «История», который, к сожалению, остался незавершенным.

Наши современники называют его труд «ценнейшим источником по истории греко-перских войн». В нем Геродот дает много достоверных географических и экологических сведений. Например, им описывается огромный лесной массив Тлея на территории нынешних Нижнеднепровских песков, известных из художественной литературы под названием Алешковских. Современные археологические и палеографические исследования показали, что Тлея была окончательно сведена человеком лишь к XII – XIII вв. Лесоводы же на протяжении более 100 лет считали Алешковские пески исконно безлесными.

Первые попытки обобщения сведений об образе жизни и взаимоотношениях живых существ встречаются в трудах *Аристотеля* (384-322 до н.э.) и *Теофраста* (372-287 до н.э.). Аристотель – древнегреческий философ и ученый, в 367 г. стал учеником Платона и в течение 20 лет был участником его Академии. В 343 г. Аристотель был приглашен царем Македонии воспитывать его сына Александра. Через 8 лет он вернулся в Афины и создал там свою школу, охватив почти все доступные его времени знания: философию, этику, искусство, экономическое учение, космологию, формы управления государством и биологию.

В области биологии одна из основных заслуг Аристотеля – его учение о биологической целесообразности, основанное на наблюдениях над строением живых организмов. Образцы целесообразности в природе Аристотель видел в таких фактах, как развитие органических структур из семени, различные проявления инстинкта животных, взаимная приспособленность их органов и др. В биологических работах Аристотеля, служивших долгое время основным источником сведений по зоологии, дана классификация и описано 500 видов животных. Наблюдения Аристотеля были столь точны, что его классификация просуществовала в неизменном виде 2000 лет, а некоторые группы организмов сохранились и в современных системах. Вклад Аристотеля в развитие биологии так велик, что его считают ее основоположником.

Теофраст (Феофраст) Эрезийский, живший в III веке до н.э. – «отец ботаники», ученик Аристотеля. Его настоящее имя – Тиртам, а прозвище происходит от двух греческих слов «theos» – бог и «fragus» – пожирать. Он явился автором более 200 трудов по естествознанию, создал первую классификацию растений, систематизировал накопленные к этому времени наблюдения по морфологии, географии и медицинскому использованию растений, написал труд «Исследования о растениях», в котором отмечал зависимость растительного покрова от климата и почв.

В средние века интерес к изучению природы ослабевает вследствие господства богословия и схоластики. В этот период, затянувшийся почти на целое тысячелетие, лишь единичные труды содержат факты научного значения.

*Ибн Сина* (Авиценна, Абу-Али Хусейн ибн Абдуллах), таджикский ученый, философ, врач, живший в 980-1037 гг., написал философские труды «Книга исцеления», «Книга указаний и наставлений», содержащие естественно-научные воззрения. Его энциклопедия теоретической и клинической медицины «Канон врачебной науки» в 5 томах – итог взглядов и опыта греческих, римских, индийских и среднеазиатских врачей, была много веков обязательным руководством для врачей и выдержала около 30 латинских изданий.

Ибн Сина был крупнейшим ученым средневековья. Он выражал прогрессивные для своего времени тенденции развития общества. Ибн Сина стремился возродить интерес к изучению природы, оживить исследовательскую творческую мысль, задавленную гнетом богословия. Он критически переработал предшествующие научные достижения и привел современные ему знания в систему. Как естествоиспытатель он придавал большое значение методу объективного объяснения фактов. Ибн Сина изучал многие вопросы естествознания: движение тел и свойства инерции, состав и свойства минералов, причины образования гор, происхождение живых существ,

строение и жизнь растений, особенно лекарственных, переходы от растений к животным, жизнь животных.

Эпоха Возрождения (конец XIII-XVI вв.) способствовала становлению научного мировоззрения, накоплению географических и биологических сведений которые способствовали все более глубокому пониманию природных явлений.

Формирование капиталистических отношений в XVI – конце XVIII века стимулировало развитие естественных наук. В конце эпохи Великих географических открытий нидерландский географ *Б. Варениус* (1622-1650 гг.) выделил небесный и земные круги. По его мнению, земля, включающая наряду с грунтом и минералами растений и животных, вода и атмосфера находятся в состоянии взаимопроникновения.

*К. Линней* (1707-1778 гг.) создал систему классификации растительного и животного мира, которая завершила огромный труд ботаников и зоологов первой половины XVIII века. Одной из огромных заслуг *К. Линнея* является то, что в своем труде «Система природы» (1735) он применил, а затем ввел в употребление бинарную номенклатуру, уточнил понятие «вид», установил четкое соподчинение систематических категорий (класс, отряд или порядок, род, вид, разновидность).

*Э. Дарвин* (1731-1802 гг.) – английский врач и поэт, дед *Ч. Дарвина*, автор 4-томного труда «Зоология или законы органической жизни», относится к числу крупных ученых последней трети XVIII века. Он развивал представления об эволюции животных под влиянием внешней среды:

«И меж растений царствует война.  
Деревья, травы – вверх растут задорно,  
За свет и воздух борются упорно,  
А корни их, в земле неся свой труд,  
За почву и за влажность спор ведут».

Он также высказывал идеи о зависимости существования одних организмов от других. При этом он описывал примеры, аналогичные тем, что мы сейчас называем цепями питания:

«Охотнице-сове, среди ночи темной,  
Не жаль певца любви и неги томной,  
А соловей съедает светляка,  
Не посмотрев на прелесть огонька;  
Светляк же, ночи светоч оживленный,  
Всползая вверх, цветок съедает сонный».

Одним из крупнейших ученых-энциклопедистов XVIII века считается русский путешественник *П.С. Паллас* (1747-1811 гг.), который оставил глубокий след в различных областях знания (географии, ботанике, медицине, зоологии, палеонтологии, этнографии и др.). Его академические экспедиции охватили огромную территорию от Поволжья и Урала до Ледовитого океана, от Петербурга и Москвы до Забайкалья и открыли новую эпоху в изучении природы России.

Экологические тенденции складывались и в зарождающейся в этот период науке о географическом распространении животных. Так, в ряде работ русского путешественника-натуралиста *И.И. Лепехина* (1740-1802 гг.) содержится большое количество сведений о видовом составе животных, их распространении, образе жизни и т.д. Именно он впервые высказал новые и смелые по тем временам мысли о тесном взаимодействии всех явлений природы, о зависимости распространения животных от климатических условий. Французский натуралист, ботаник и зоолог *Ж.Б. Ламарк* (1744-1829 гг.), автор первого эволюционного учения, считал, что внешние условия среды являются основной причиной приспособительных изменений организмов в их эволюции.

Естествоиспытатели XVIII века (*К. Линней, Ж.Л. Бюффон, Э. Дарвин, Ж.Б. Ламарк, П.С. Паллас, И.И. Лепехин и др.*) по существу заложили основы экологии. Возникновение и развитие органического мира, распространение и образ жизни организмов они рассматривали в зависимости от природных условий. Однако в XVIII веке все еще сохраняла силу библейская догма об акте творения.

В XIX веке происходит дальнейшая дифференциация биологических наук. География растений и география животных выделяются в самостоятельные дисциплины, что имело значение для развития экологии. Этот период связан с деятельностью немецкого естествоиспытателя *А. Гумбольдта* (1769-1859 гг.), основоположника географии растений, разработавшего положения об изолиниях, о физиономических формах растений, ассоциациях и другие экологические понятия. Развитие наук о Земле и органическом мире в первой половине XIX века привело к величайшему открытию прошедшего столетия – эволюционной теории *Ч. Дарвина* (1809-1882 гг.), которая имела решающее значение для дальнейшего изучения биосферы. Идеи Ч. Дарвина явились мощным толчком для дальнейшего развития экологии на качественно новой основе.

Оформление экологии в самостоятельную отрасль знаний произошло в 60-х годах XIX века. Выход в свет работ русских ученых *К.Ф. Рулье, Н.А. Северцова, В.В. Докучаева* положил начало второму этапу в истории экологии. Особое место в развитии прогрессивных биологических идей в этот период

занимает деятельность профессора Московского университета, русского биолога-эволюциониста К.Ф. Рулье (1814-1858 гг.) – основоположника экологии животных. Он признавал историческое развитие органического мира и его непрерывную связь с окружающей средой. Он первым дал определение понятию «среда», предложил классификацию факторов среды, среди которых различал физические, биотические и связанные с воздействием человека.

Идеи К.Ф. Рулье нашли воплощение в работах его учеников Н.А. Северцова (1827-1885 гг.) и *А.Н. Бекетова* (1825-1902 гг.). Магистерская диссертация Н.А. Северцова «Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии» – первое детальное экологическое исследование в мировой зоологической литературе, не утратившее своего значения и в наши дни. А. Н. Бекетов возглавил школу русских фитогеографов.

Термин «экология» был впервые употреблен американским писателем *Г.Д. Торо* в 1801 г. Однако именно немецкий дарвинист *Э. Геккель* (1834-1919 гг.) наполнил термин содержанием, дав впервые определение экологии в работе «Всеобщая морфология организмов» (1866 г.): *экология – наука о связях организмов с окружающим миром.*

В 1877 г. немецкий гидробиолог *К. Мебиус* (1825-1908 гг.) разработал учение о биоценозе как о сообществе организмов, связанных между собой. К этому же периоду относится деятельность русского ученого *В.В. Докучаева* (1846-1903 гг.). Его учение о природных зонах имело исключительное значение для развития экологии. Работы *В.В. Докучаева* легли в основу геоботанических исследований, исследованиям ландшафтов и взаимоотношениям растительности и почв. В конце XIX века профессором Казанского университета *Н.Ф. Леваковским* были заложены основы экспериментальной геоботаники. Русские ученые *С.И. Коржинский, А.Я. Гордягин, И.К. Пачоский, А.Н. Краснов, Г.И. Танфильев* и многие другие внесли существенный вклад в изучение растительных сообществ.

Особенно бурно начала развиваться экология в начале XX века, когда начинают издаваться специальные экологические журналы, появляются капитальные труды по экологии растений и животных. Основателем экологии растений считается датский ботаник *Е. Варминг* (1841-1924 гг.), который впервые использовал термин «экология» в современном смысле в книге «Ойкологическая география растений» (1901). В 1913 г. вышла в свет первая сводка по экологии (*Ч. Адамс*).

Понятие «биосфера», сформулированное *Ж.Б. Ламарком* и впервые введенное в науку *Э. Зюссом* в 1875 г., было развито в работах основоположника учения о биосфере *В.И. Вернадского* (1863-1945 гг.) в первой половине XX века. К важнейшим научным положениям учения о биосфере

относятся следующие: 1) живое вещество есть прежде всего планетарное явление и не может быть оторвано от биосферы, геологической функцией которого является; 2) в пределах биосферы везде встречаются либо живое вещество, либо следы его биохимической деятельности; 3) горные и осадочные породы и их производные, природные воды и атмосфера созданы живым веществом планеты; 4) космические излучения охватывают биосферу, пронизывают всю ее и все в ней, и биосфера должна рассматриваться как «область превращения космической энергии». Учение о биосфере явилось не только результатом накопления фактов и их объяснений, но и послужило толчком к постановке одной из важнейших проблем экологии – комплексному исследованию совокупности растений и их взаимодействий друг с другом, с животными и с абиотической средой.

Осознание сообщества организмов как целостного образования, находящегося в постоянной взаимосвязи со средой, привело к выработке основополагающих экологических понятий «экосистема» и «биогеоценоз». В 1935 г. английский геоботаник *А. Тенсли* (1871-1955 гг.) разработал учение об экосистемах, а в 1942 г. русский ботаник *В.Н. Сукачев* (1880-1967 гг.) – учение о биогеоценозе. С этого времени начинает развиваться энергетическое направление в экологии. Экология приобретает самостоятельность, выработав понятийный аппарат и основные концепции.

В 60-е годы XX века резко возрос общественный интерес к состоянию окружающей среды в связи с неблагоприятными для человечества последствиями ее загрязнения и истощения природных ресурсов. Устойчивое развитие общества все более сдерживается экологическими проблемами. Неограниченное использование природных ресурсов и свободное поступление отходов в окружающую среду привели к тому, что во многих странах практически не осталось ненарушенных естественных экосистем, способных, реализуя принцип Ле Шателье-Брауна, в полной мере выполнять свои средообразующие функции. Обострение взаимоотношений быстро развивающегося человеческого общества и изменяемой им географической среды выводит экологию на передовые рубежи естествознания.

С 60-х годов XX века начался третий, или современный, этап в развитии экологии, когда она из строго биологической науки превратилась в одну из ведущих комплексных наук, в «значительный цикл знания, вобрав в себя разделы географии, геологии, химии, физики, экономики...» (Реймерс, 1994), в науку, обладающую огромным фактическим и теоретическим материалом. Объектами ее исследований являются биосистемы различного уровня организации. Экология использует как традиционные (описательные,

сравнительно-описательные и картографические), так и новейшие методы исследования, как заимствованные из других наук, так и собственные.

Развитие экологии в этот период связано с именами таких крупных зарубежных ученых, как А. Пирс, Ч. Элтон, Ф. Клементс, В. Шелфорд, Ю. Одум, В. Тишлер, Э. Пианка, Р. Риклефс, Ф. Рамад, М. Бигон, А. Швейцер, Дж. Харпер, Р. Уиттекер, Т. Миллер, Б. Небел и др. Большой вклад в развитие отечественной экологии внесли И.П. Герасимов, А.М. Гиляров, В.Г. Горшков, Н.П. Наумов, В.В. Розанов, В.Д. Федоров, С.С. Шварц, В.В. Алехин, Л.Г. Раменский, П.Д. Ярошенко, Н.Ф. Реймерс, Ю.А. Израэль, Н.Н. Моисеев, А.В. Яблоков, А.Л. Яншин и др.

В последние три десятилетия изменился взгляд на экологию как на сугубо биологическую науку. Уже с начала века в экологии, помимо антропоцентрического (гр. *anthropos* – человек) направления, рассматривающего человеческое сообщество как отдельное царство, возвышающееся над царствами минералов, растений и животных, появилось биоцентрическое направление. Представители последнего считают человека продуктом эволюции биосферы; люди, как и другие млекопитающие, подчиняются законам природы, и их развитие идет параллельно с развитием остальных организмов. Поэтому сейчас *Homo sapiens* (человека разумного) со всей его многообразной деятельностью включают в сферу интересов экологической науки.

Рост общественного интереса к экологическим проблемам оказал глубокое влияние на академическую экологию. До 1970 г. ее рассматривали, главным образом, как на один из разделов биологии. Хотя и сейчас экология уходит своими корнями в биологию, она вышла за ее рамки, переросла в новую интегрированную дисциплину, связывающую естественные, технические и общественные науки. В некоторых крупных университетах развитых стран введены междисциплинарные квалификационные степени по экологии. Все большее признание приобретают взгляды на экологию как науку не только о природных, но и созданных человеком экосистемах.

Современная экология не только изучает законы функционирования природных и антропогенных экосистем, но и ищет оптимальные формы взаимоотношения природы и человеческого сообщества. Эта точка зрения стала доминантной в современном обществе, которое осознало опасность экологического кризиса, катастрофических преобразований планетарной системы. Предотвратить разрушение биосферы можно только на основе экологических знаний, которые помогают рационально эксплуатировать природные ресурсы, управлять естественными, аграрными, техногенными и социальными системами в соответствии с объективными законами природы. «И



нет силы на Земле, – писал В.И. Вернадский (1940), – которая могла бы удержать человеческий Разум в его устремлении». Он верил, что течение событий будущего может быть определено волей и разумом человека, планета вступит в новый этап эволюции – ноосферу (гр. *noos* – разум, *sphaira* – область) – эру, управляемую человеческим разумом, гарантирующим прогрессивное развитие на основе экологически грамотного использования и приумножения природных ресурсов. «Все человечество, взятое вместе, представляет ничтожную долю массы планеты. Мощность его связана не с материей, а с его мозгом. В истории биосферы перед человечеством открывается огромное будущее, если оно не будет употреблять свой разум и труд на самоистребление» (Вернадский, 1994).

Комплекс экологических проблем современной биосферы настолько объемный и сложный в разрешении, что на рубеже XX и XXI веков человечество начало осознавать конечность своего существования. В 1992 г. в Рио-де-Жанейро состоялась Конференция по окружающей среде и развитию на уровне глав государств и правительств. Конференция признала существующую модель развития цивилизации ведущей к катастрофе, так как в ней не учитываются экологические ценности и ущерб окружающей среде. В связи с этим провозглашена новая концепция – устойчивого развития, под которой понимается обеспечение баланса между решением социально-экономических задач и экологических проблем. Конференция приняла «Повестку дня на XXI век», которая является стратегией мирового сообщества на будущее и направлена на гармоничное достижение основных целей – высокого качества окружающей среды и развития экологически безопасной экономики во всех государствах мира.

К сожалению, наряду с научным анализом экологических проблем, ведущих к глобальному экологическому кризису (полной деструкции биосферы), в современном обществе нагнетается тревога, предвещающая гибель всего человечества при современных темпах техногенеза за 100-150 лет. По этому поводу следует отметить, что в живом веществе биосферы заложены огромные резервы для самовосстановления и саморазвития. Средообразующие функции живого вещества не раз глубоко трансформировали условия жизни на Земле, меняли весь комплекс ландшафтообразующих процессов. Изменения условий существования, вызываемые космическими или земными факторами, неоднократно становились причиной массовой гибели организмов, но вместе с тем они вызывали усиленный мутагенез и вспышки видообразования, обогащавшие биоту систематическими группами организмов, продвинутых в эволюционном отношении. Именно так когда-то обособился из животного мира человек разумный. Сегодня ему, чтобы не допустить экологической

катастрофы, прежде всего, необходимо научиться управлять своей деятельностью в интересах устойчивого развития в соответствии с законами природы.

Устойчивое развитие биосферы предполагает положительную динамику во взаимодействии важнейших компонентов в системе «человек – хозяйство – природа», которая должна устойчиво функционировать и обеспечивать поступательное движение социальной, экономической и экологической сфер. Иными словами, устойчивое развитие ориентировано на удовлетворение социально-экономических потребностей современного и будущего поколений без нанесения ущерба окружающей среде и возможно только на основе экологических знаний, экологического образования и воспитания, содействующих выработке конкретного поведения, развитию экологической культуры, и, как следствие, оптимизации взаимоотношений человека, общества и природы.

Современная экология представляет собой систему междисциплинарных научных представлений и является теоретической основой рационального природопользования и управления эволюцией биосферы.

Цель современной экологии состоит в изучении закономерностей взаимодействия компонентов в модели «человек-общество-природа». Основная задача современной экологии – найти пути сохранения биосферы и управления природными, антропогенными системами и человеческим обществом в соответствии с законами природы, а не вопреки им, найти гармонию между экономическими и экологическими интересами человека.

Таким образом, современная экология направляет свои действия на экологизацию всех аспектов жизнедеятельности человека. Под термином «экологизация» понимается внедрение мер, которые направлены на сохранение окружающей среды. Главным является разработка подходов, которые помогут человечеству встать на путь развития, при котором можно будет удовлетворять потребности современных людей и при этом не наносить вред окружающей среде. Для того чтобы достичь этой цели, ученые ставят перед собой ряд важных задач: исследовать роль человека и общества в биосфере, изучить критерии, которые определяют совместимость человека и биосферы, работать в направлении экологизации человеческого поведения, проводить мониторинг состояния окружающей среды, составлять прогнозы развития окружающей среды, исследовать механизмы регуляции численности живых организмов.

В настоящее время, в век научно-технического прогресса, когда у человека появились неограниченные возможности воздействия на природу, экология, как научная дисциплина, приобретает особое значение. Ее достижения успешно применяются в сельском хозяйстве, медицине, охране

природы и рациональном использовании ее ресурсов. Очевидна роль экологии и в разработке теоретических проблем, в частности тех, которые связаны с общими закономерностями миграции вещества и энергии в биосфере, с механизмами эволюции живой материи. Экология решает ряд задач из абсолютно разных, но неразрывно связанных дисциплин: социальные, экономические, технические, географические и биологические. Современная экология имеет ярко выраженный мировоззренческий аспект, поэтому она тесно связана и с философией.

### 1.3. Структура современной экологии

Несмотря на то, что современная экология – это междисциплинарная наука, в ее основе лежит *биоэкология*.

Биоэкология делится на общую и частную.

В состав общей биоэкологии входят разделы:

1. Факториальная экология – изучает факторы среды и закономерности их действия на организмы.
2. Аутоэкология, или экология организмов (гр. *autos* – сам) – изучает взаимодействие отдельных организмов со средой обитания.
3. Демэкология, или экология популяций (гр. *demos* – народ) – изучает структуру популяций и ее изменение под воздействием экологических факторов.
4. Синэкология, или экология сообществ (гр. *syn* – вместе) – изучает структуру и функционирование сообществ и экосистем.
5. Эволюционная экология – изучает экологические механизмы эволюционного преобразования популяций.
6. Палеоэкология – изучает экологические связи вымерших групп организмов и сообществ.
7. Морфологическая экология – изучает закономерности изменения строения органов и структур в зависимости от условий обитания.
8. Физиологическая экология – изучает закономерности физиологических изменений, лежащих в основе адаптации организмов.
9. Биохимическая экология – изучает молекулярные механизмы приспособительных преобразований в организмах в ответ на изменение среды.
10. Математическая экология – на основании выявленных закономерностей разрабатывает математические модели, позволяющие прогнозировать состояние экосистем, а также управлять ими.

Частная биоэкология изучает экологию отдельных таксономических групп и сред жизни (например: экологию животных, экологию млекопитающих, экологию растений, экологию водорослей; экологию грибов и

др.; геоэкологию – экологию суши, пресных вод, моря, Крайнего Севера, высокогорий и др.; биогеоценологию – сообщества живых организмов, обитающих в определенных пространствах окружающей среды, закономерности их организации, структуру и функционирование; глобальную экологию – учение о биосфере) и др.

Биоэкология тесно связана с:

– ландшафтной экологией, например, с экологией водных ландшафтов (океанов, рек, озер, водохранилищ, каналов и др.) и экологией наземных ландшафтов (лесов, степей, пустынь, высокогорий и др.);

– защитой окружающей среды (совокупность научных, правовых и технических мероприятий, направленных на рациональное использование, воспроизводство и сохранение природных ресурсов в интересах людей, на обеспечение биологического равновесия в природе).

Существует множество разделов экологии:

1) по объектам исследования (объектами экологии являются человек, животные, растения, грибы и микроорганизмы) на уровне особи или сообществ;

2) по средам исследования (водной, почвенной, наземно-воздушной, организменной, земной и космической);

3) по условиям обитания (тропической, умеренной и полярной зон);

4) по типу экосистем и загрязненности среды (естественных, измененных или антропогенных);

5) по значимости (фундаментальной и прикладной).

Отдельно выделяют разделы фундаментальной экологии, связанные с существованием и деятельностью человека:

– экология человека (изучает человека как биологический вид, вступающий в разнообразные экологические взаимодействия);

– социальная экология (изучает взаимодействие человеческого общества и окружающей среды);

– глобальная экология (изучает наиболее крупномасштабные проблемы экологии человека и социальной экологии).

Прикладная экология также имеет разделы:

– охрана окружающей среды (система мер, направленная на сохранение, восстановление, улучшение природной среды, включая искусственно созданную среду: города, водохранилища, каналы и др., а также на обеспечение благоприятных и безопасных условий среды обитания и жизнедеятельности человека);

– инженерная экология (система научно обоснованных инженерно-технических мероприятий, направленных на сохранение качества окружающей среды в условиях растущего промышленного производства: инженерные

методы исследования экологических систем, технические методы и средства защиты человека и окружающей среды от воздействия антропологических факторов);

- сельскохозяйственная экология (исследует аутоэкологию сельскохозяйственных растений и животных, а также агроэкосистемы);

- медицинская экология (комплексная научная дисциплина, рассматривающая все аспекты воздействия окружающей среды, на здоровье населения с центром внимания на средовых заболеваниях);

- урбоэкология, или экология населенных пунктов (гр. urbs – город) рассматривает урбоэкосистему как единый сложно устроенный организм, который активно обменивается веществом и энергией с окружающими его природными и сельскохозяйственными территориальными комплексами и другими);

- экология катастроф (экологическая катастрофа – необратимое изменение природных комплексов, связанное с массовой гибелью живых организмов);

- промышленная экология (прикладная наука о взаимодействии промышленности, как отдельных предприятий, так и техносферы в целом, и окружающей среды, и наоборот – влияние условий природной среды на функционирование предприятий и их комплексов; промышленная экология занимается принципами создания экологически безопасных технологий, ставя перед собой цель – предельно сократить влияние деятельности промышленных производств на процессы и круговороты веществ в природе);

- экологическое право (совокупность правовых норм, регулирующих общественные отношения в сфере взаимодействия общества и природы);

- экология административных районов и многие другие разделы.

К экологии часто относят большое число смежных дисциплин, главным образом из области охраны окружающей среды. Иногда понятия «охрана окружающей среды» и «охрана природы» считают синонимами экологии, что неправомерно, поскольку содержание экологии, как фундаментальной науки о взаимоотношениях организмов и среды, значительно шире учения об охране и защите этой среды, даже если в понятие среды включить всю природу Земли и ближайший космос.

Охрана окружающей среды – это комплекс международных, государственных, региональных и местных административно-хозяйственных, технологических, политических, юридических и общественных мероприятий, направленных на обеспечение социально-экономического, культурно-исторического, физического, химического и биологического комфорта, необходимого для сохранения здоровья человека. Охрана природы – это

совокупность мероприятий, направленных на сохранение, рациональное использование и воспроизводство природы Земли в интересах существующих и будущих поколений людей.

Задачи экологии меняются в зависимости от изучаемого уровня организации живой материи.

Популяционная экология исследует закономерности динамики численности и структуры популяций, а также процессы взаимодействий (конкуренция, хищничество) между популяциями разных видов.

В задачи биоценологии входит изучение закономерностей организации различных сообществ, или биоценозов, их структуры и функционирования (круговорот веществ и трансформация энергии в цепях питания).

Из множества определений предмета экологии вытекает и множество задач, стоящих перед современной экологией:

- изучение структуры пространственно-временных объединений организмов (популяций, сообществ, экосистем, биосферы);
- изучение круговорота веществ и потоков энергии в надорганизменных системах;
- изучение закономерностей функционирования экосистем и биосферы в целом;
- изучение реакции надорганизменных систем на воздействие разнообразных экологических факторов;
- моделирование биологических явлений для экологического прогнозирования;
- создание теоретической основы охраны природы;
- научное обоснование производственных и социально-экономических программ.

Главная же теоретическая и практическая задача экологии – раскрыть общие закономерности организации жизни и на этой основе разработать принципы рационального использования природных ресурсов в условиях все возрастающего влияния человека на биосферу.

#### **1.4. Методы экологических исследований**

Среди методов, используемых в экологии, по особенностям их применения, можно выделить как *общенаучные*, так и *частные*, только *экологические методы*. В соответствии с другой классификацией, методы экологии можно подразделить на *лабораторные и полевые*. Полевые методы позволяют установить результаты воздействия на организмы или их группировки определенного комплекса факторов, выяснить общую картину развития вида в конкретных условиях. Полевые исследования проводятся

непосредственно в природе с привлечением методов естественных и других наук. Лабораторные методы предполагают проведение лабораторных анализов природных объектов.

Полевые методы делятся на маршрутные, стационарные, описательные и экспериментальные методы. Полевые исследования в экологии наиболее значимы, поскольку именно они позволяют изучать экологические явления непосредственно в природной среде. Они позволяют установить взаимосвязи организмов со средой, выявить экологические факторы среды и определить адаптации живого к среде, в том числе в искусственно созданных условиях.

Среди общенаучных методов выделяют: наблюдение и описание; сравнительный метод; исторический метод; экспериментальный метод; метод моделирования; статистический метод и др.

*Наблюдение и описание* – по сути методы неразделимые, заключаются в длительном отслеживании состояния объекта или явления и последующей записи, фиксирующей всевозможные его/их изменения.

*Сравнительный метод* – основан на анализе сходства и различия изучаемых объектов и явлений.

*Исторический метод* – заключается в анализе хода развития исследуемого объекта.

*Экспериментальный метод* – помогает изучать объекты и явления природы в заданных условиях.

Среди экологических методов в науке чаще сталкиваешься с методом мониторинга; с микроскопическими методами исследования; с методом изоферментного анализа; с рентгеноструктурным анализом; с методом биоморфологического анализа; с методом группового анализа; с методом морфофизиологических индикаторов; с интродукционным методом; с методами индикации загрязнения среды; с методами инвентаризации природных ресурсов; с методом дистанционного исследования экосистем; с методом атомноадсорбционной спектрофотометрии и другими.

*Мониторинг* – комплексная система наблюдений, оценки и прогноза изменения состояния окружающей среды под влиянием антропогенных факторов. Основные задачи мониторинговых исследований: наблюдение за состоянием биосферы; оценка и прогноз состояния природной среды; выявление факторов и источников антропогенных воздействий на окружающую среду и пр. Выделяют следующие типы мониторинга: глобальный (биосферный), геофизический, климатический, биологический, экологический. Основа сети глобального мониторинга – биосферные заповедники.

Экологический мониторинг – основа глобального мониторинга, он включает наблюдения за различными компонентами биосферы, и в первую очередь за растительными и животными организмами.

*Микроскопический метод* – позволяет оценивать воздействие факторов среды на организм на анатомическом уровне. Для исследований сегодня применяется не только световой микроскоп, но и электронный микроскоп, сканирующий микроскоп, и компьютерные микроскопические приставки.

*Изоферментный анализ* дает возможность определить ферменты у особей одного и того же вида различающихся по морфолого-физиологическим признакам, с целью установления родства между ними. Наличие или отсутствие определенного изофермента широко используется как генетический маркер для определения принадлежности особи к определенной группе, а анализ частот изофермента одного белка – для определения границ популяций.

*Рентгеноструктурный анализ* – используется для получения информации о микроструктуре аморфных объектов. Метод основан на способности рентгеновских лучей проникать сквозь материалы. Широко используется сегодня для изучения структуры белковой молекулы, и ее изменений под воздействием вирусов и мутагенов.

*Биоморфологический анализ* – определение состава и соотношения жизненных форм в конкретном таксоне или фитоценозе.

*Метод группового анализа* – используется в целях характеристики таких признаков популяции, которые в силу относительно высокого варьирования у отдельных особей, не поддаются точному учету. Метод часто используется при определении возраста животных. Оценка признака производится путем изучения кривых его распределения в популяции.

*Метод морфофизиологических индикаторов* – позволяет по отдельным показателям, установленным для организма, оценить общее состояние особи. Например, количество гемоглобина и эритроцитов, содержание протеинов в плазме могут свидетельствовать о недоедании животного.

*Инвентаризация природных ресурсов* – это учет количества, качества, динамики запасов и степени эксплуатации естественных ресурсов. Инвентаризация включает картографирование объектов исследования, статистический учет и учет качественного состава, степень эксплуатации и определение режима охраны.

*Индикация загрязнений среды* – качественное обнаружение и количественное определение физико-химических веществ в объектах окружающей природной среды. Помимо ландшафтных индикаторов (снег, торф, вода) существуют биоиндикаторы, позволяющие определять степень загрязнения среды различными антропогенными токсикантами. Например,



хвойные растения являются биоиндикаторами на кислые осадки, являющиеся выбросами ТЭС, работающих на жидком и газообразном топливе. Нарушения хвойных пород фиксируются в радиусе 10-12 км от предприятия. В радиусе 3 км происходит их полное отмирание и замена мелколиственными породами. Сосна обыкновенная и ель европейская являются индикаторами на загрязнение воздуха диоксидом серы и фтористым водородом. Так, при загрязнении атмосферы диоксидом серы у сосны происходит побурение кончиков игл хвои.

*Интродукция* – комплекс работ по переносу растительных или животных объектов из дикого состояния в состояние культуры. Интродукция – начальный этап акклиматизации, являющейся одной из мер по обогащению местной флоры или фауны, и по сохранению биоразнообразия на конкретной территории.

*Дистанционное исследование экосистемы* – это получение информации о природных экосистемах бесконтактными (телеметрическими) методами, с помощью спутников, самолетов, космических кораблей. Спутниковое дистанционное зондирование позволяет дать оценку степени воздействия антропогенных факторов на растительный покров суши; выявить влияние лесных пожаров на природные экосистемы; помогает определить первичную

продуктивность и биомассу фитоценозов. Так, например, с помощью спутника «Космос» установлены состояние лесо-болотного комплекса Западной Сибири и степень воздействия на него хозяйственной деятельности человека.

*Атомноадсорбционная спектрофотометрия* – это комплекс методов, позволяющий в лабораторных условиях оценить содержание в биологических объектах любых элементов из таблицы Д.И. Менделеева, в том числе содержание тяжелых металлов.

*Статистический метод* – позволяет усреднять полученные данные, и тем самым получать более объективную информацию о количественных и меристических признаках изучаемых природных объектов и явлений. В ходе экологического исследования, которое обычно проводится на определенном числе особей, изучаются природные явления во всем их многообразии. Кроме того, выбор особи из популяции, и вида из сообщества, носит случайный характер. Поэтому только применение методов математической статистики дает возможность по случайному набору различных вариантов определить достоверность тех или иных результатов (степень отклонения от нормы, случайны они или нет) и получить объективное представление обо всей группировке.

Биосистемы, наряду с изменчивостью, обладают способностью к саморегуляции, поэтому наряду с методами вариационной статистики в

современной экологии широко применяются методы, связанные с такими областями математики как теория вероятностей, математическая логика, дифференциальные и интегральные исчисления, матричная алгебра и др.

В последние десятилетия развивается математическое моделирование, как наиболее эффективный метод изучения экосистем, который в совокупности с экспериментами и наблюдениями в природе получил название «системного анализа». Первые математические модели, разработанные в отношении биосистем – «паразит – хозяин» и «хищник – жертва», принадлежат А. Лотке (1923, 1925) и В. Вольтерре (1924). Они имеют большое практическое и теоретическое значение, так как показывают, как при постоянных условиях взаимоотношения хищников и их жертв, паразитов и их хозяев сами по себе могут возбудить колебания численности обоих партнеров. Успехи в изучении и моделировании экосистем способствовали окончательному утверждению в 70-х годах второй половины XX века экосистемной концепции как основы современной экологии.

Суть математического моделирования в том, что с помощью математических символов строится обратное упрощенное подобие изучаемой системы. Затем, меняя значения отдельных параметров, исследуют поведение данной искусственной системы. В построении математической модели выделяются следующие этапы: 1) изучается реальная экосистема, которую хотят смоделировать; 2) формулируется гипотеза; 3) строится математическая теория (модель); 4) модель проверяется на наличие расхождений с гипотезой. В настоящее время моделируют целые экосистемы, их отдельные компоненты, а также различные процессы в них. Но больше всего моделируют экологические ситуации, связанные с антропогенными воздействиями на среду, прогнозируя ответное поведение экосистем.

Метод моделирования делает возможным описание объектов и явлений природы относительно простыми моделями, воссоздаваемыми в лабораторных условиях. Модель – это абстрактное описание какого-то явления реального мира. Модели используются для прогнозирования динамики явления, для определения воздействия экологических факторов на объект, для оценки последствий антропогенного вмешательства в среду.

### **1.5. Основные экологические законы**

*Закон незаменимости биосферы:* биосфера – это единственная система, обеспечивающая устойчивость среды обитания при любых возникающих возмущениях. Нет никаких оснований надеяться на построение искусственных сообществ, обеспечивающих стабилизацию окружающей среды в той же степени, что и естественные сообщества.

*Закон биогенной миграции атомов* (В.И. Вернадского): миграция химических элементов на земной поверхности и в биосфере в целом осуществляется при непосредственном участии живого вещества - биогенная миграция.

*Принцип Реди*: живое происходит только от живого, между живым и неживым веществом существует непроходимая граница, хотя и имеется постоянное взаимодействие.

*Закон единства «организм – среда»*: жизнь развивается в результате постоянного обмена веществом и информацией на базе потока энергии в совокупном единстве среды и населяющих ее организмов.

*Закон однонаправленности потока энергии*: энергия, получаемая сообществом и усваиваемая продуцентами, рассеивается или вместе с их биомассой передается консументам, а затем редуцентам с падением потока на каждом трофическом уровне; поскольку в обратный поток (от редуцентов к продуцентам) поступает ничтожное количество изначально вовлеченной энергии (максимум 0,35%) говорить о «круговороте энергии» нельзя; существует лишь круговорот веществ, поддерживаемый потоком энергии.

*Закон необратимости эволюции Л. Долло*: организм (популяция, вид) не может вернуться к прежнему состоянию, уже осуществленному в ряду его предков, даже вернувшись в среду их обитания.

*Закон (правило) 10 процентов Р. Линдемана*: среднемаксимальный переход с одного трофического уровня экологической пирамиды на другой 10% энергии (или вещества в энергетическом выражении), как правило, не ведет к неблагоприятным последствиям для экосистемы и теряющего энергию трофического уровня.

*Закон толерантности В. Шелфорда*: лимитирующим фактором процветания организма (вида) может быть как минимум, так и максимум экологического воздействия, диапазон между которыми определяет величину выносливости (толерантности) организма к данному фактору.

*Закон оптимума*: любой экологический фактор имеет определенные пределы положительного влияния на живые организмы.

*Закон ограничивающего фактора* (закон минимума Ю. Либиха): наиболее значим тот фактор, который больше всего отклоняется от оптимальных для организма значений; от него зависит в данный момент выживание особей; веществом, присутствующим в минимуме управляется рост.

*Закон (принцип) исключения Г.Ф. Гаузе*: два вида не могут существовать в одной и той же местности, если их экологические потребности идентичны, т.е. если они занимают одну и ту же экологическую нишу.

*«Законы» экологии Б. Коммонера:* 1) все связано со всем; 2) все должно куда-то деваться; 3) природа «знает» лучше; 4) ничто не дается даром.

Из закона всеобщей связи («все связано со всем») вытекает несколько следствий:

- закон больших чисел – совокупное действие большого числа случайных факторов приводит к результату, почти не зависящему от случая, то есть имеющему системный характер; так, мириады бактерий в почве, воде, в телах живых организмов создает особую, относительно стабильную микробиологическую среду, необходимую для нормального существования всего живого; случайное поведение большого числа молекул в некотором объеме газа обуславливает вполне определенные значения температуры и давления;

- принцип А. Ле Шателье – К. Брауна – при внешнем воздействии, выводящем систему из состояния устойчивого равновесия, это равновесие смещается в направлении, при котором эффект внешнего воздействия уменьшается; на биологическом уровне он реализуется в виде способности экосистем к саморегуляции;

- закон оптимальности – любая система функционирует с наибольшей эффективностью в некоторых характерных для нее пространственно-временных пределах;

- любые системные изменения в природе оказывают прямое или опосредованное воздействие на человека – от состояния индивидуума до сложных общественных отношений.

Из закона сохранения массы вещества («все должно куда-то деваться») вытекают, по меньшей мере, два постулата, имеющих практическое значение:

- закон развития системы за счет окружающей ее среды гласит: любая природная или общественная система может развиваться только за счет использования материально-энергетических и информационных возможностей окружающей среды; абсолютно изолированное саморазвитие невозможно;

- закон неустранимости отходов или побочных воздействий производства, согласно которому образующиеся в процессе производственной деятельности отходы неустранимы бесследно, они могут быть лишь переведены из одной формы в другую или перемещены в пространстве, а их действие может быть растянуто во времени; закон исключает принципиальную возможность безотходного производства и потребления в современном обществе; материя не исчезает, а лишь переходит из одной формы в другую, оказывая влияние на жизнь.

Утверждение «ничто не дается даром» означает, что любое новое приобретение в эволюции экосистемы обязательно сопровождается утратой

какой-то части прежнего достояния и возникновением новых, все более сложных проблем; к примеру, с появлением многоклеточных организмов (грибов, растений, животных) и выходом их на сушу во много раз увеличилось биоразнообразие планеты, началось освоение экологических ниш и формирование биосферы Земли, но вместе с «многоклеточностью» к живым существам пришли старость и болезни, в том числе инфекции, злокачественные опухоли, паразитизм.

Из этого закона следуют:

- закон необратимости эволюции (однонаправленности развития): большие системы эволюционируют только в одном направлении – от простого к сложному; инволюция, регресс могут относиться только к отдельным частям или отдельным периодам развития системы;

- правило ускорения эволюции: с ростом сложности организации систем темпы эволюции возрастают; это правило в равной степени может быть отнесено и к сменяемости видов в эволюции органического мира, и к человеческой истории, и к развитию техники.

Еще одно следствие закона «ничто не дается даром» – не существует бесплатных ресурсов: пространство, энергия, солнечный свет, вода, какими бы неисчерпаемыми они ни казались, неукоснительно оплачиваются любой расходуемой их системой.

Принцип «природа знает лучше» определяет, прежде всего, то, что может и что не должно иметь места в биосфере. Все в природе – от простых молекул до человека – прошло жесточайший конкурс на право существования. Сегодня планету населяет лишь одна тысячная часть испытанных эволюцией видов растений и животных. Главный критерий этого эволюционного отбора – вписанность в глобальный биотический круговорот, заполненность всех экологических ниш. У любого вещества, выработанного организмами, должен существовать разлагающий его фермент, и все продукты распада должны вновь вовлекаться в круговорот. С каждым биологическим видом, который нарушал этот закон, эволюция рано или поздно расставалась.

## 2. СИСТЕМНОСТЬ И ОРГАНИЗОВАННОСТЬ ЖИЗНИ

### 2.1. Фундаментальные свойства и уровни иерархической организации биосистем

Для понимания предмета экологии необходимо иметь общие представления об основных свойствах живого и уровнях его организации. Жизнь – одна из форм существования материи, закономерно возникшая при определенных условиях. Живым организмам в отличие от объектов неживой природы присущи особенности, сформулированные Б.М. Медниковым в виде пяти аксиом теоретической биологии:

- все живые организмы оказываются единством фенотипа и программы для его построения (генотипа), передающейся по наследству из поколения в поколение (*аксиома А. Вейсмана*);

- генетическая программа образуется матричным путем: в качестве матрицы, на которой строится ген будущего поколения, используется ген предшествующего поколения (*аксиома Н.К. Кольцова*);

- в процессе передачи из поколения в поколение генетические программы в результате различных причин изменяются случайно и ненаправленно, и лишь случайно такие изменения могут оказаться удачными в данной среде (*1-я аксиома Ч. Дарвина*);

- случайные изменения генетических программ при становлении фенотипа многократно усиливаются (*аксиома Н.В. Тимофеева-Ресовского*);

- многократно усиленные изменения генетических программ подвергаются отбору условиями внешней среды (*2-я аксиома Ч. Дарвина*).

Аксиомы Б.М. Медникова названы им по именам ученых, впервые описавших данное явление. Из них можно вывести все основные свойства живой природы. К предмету экологии прямое отношение имеют, прежде всего, два фундаментальных свойства биосистем, проявляющихся на всех уровнях их организации: дискретность и целостность. Живые объекты в природе относительно обособлены друг от друга (особи, популяции, биоценозы). Любая особь многоклеточного организма состоит из клеток, клетка – из органоидов, органоиды – из высокомолекулярных органических соединений, те – из дискретных атомов и т.д. В то же время сложная организация живого немислима без взаимодействия ее частей – без целостности. Целостность биологической системы качественно отличается от целостности неживого, прежде всего тем, что целостность живого поддерживается в процессе развития.

Живые системы – открытые, они постоянно обмениваются веществом и энергией с окружающей средой. Среди живых систем нет двух одинаковых. Эта

уникальность проявления дискретности и целостности живого основана на явлении конвариантной редупликации (самовоспроизведения с изменениями на основе матричного принципа). Конвариантная редупликация – единственное специфическое свойство живого на Земле, благодаря которому при самовоспроизведении живых организмов происходит не механическое повторение, а воспроизведение дискретных наследственных отклонений от исходного состояния – мутации.

Проявления жизни на Земле чрезвычайно многообразны, однако можно выделить несколько уровней организации живого: молекулярный, клеточный, тканевый, органный, организменный, популяционный, биоценотический, экосистемный, биосферный. Теоретически данный биологический спектр может быть продолжен до бесконечности в обе стороны. Уровни располагаются в иерархическом порядке, то есть ступенчатым рядом. На каждой ступени в результате взаимодействия с окружающей средой возникают характерные функциональные биосистемы, которые можно изучать на любом из названных уровней или промежуточных. Например, системы «паразит-хозяин» и лишайник представляют собой промежуточные уровни организации жизни между популяцией и биоценозом.

Рассмотренные уровни жизни выделяются авторами, прежде всего, по удобству для их изучения. Если же попытаться выделить их, исходя из их дискретности и целостности, то получится следующий ряд: молекулярно-генетический, онтогенетический, популяционно-видовой и биогеоценотический.

На молекулярно-генетическом уровне элементарными единицами являются гены, а основными элементарными явлениями, связанными с ними – способность к конвариантной редупликации, мутациям и передавать хранящуюся в них информацию внутриклеточным управляющим системам. На онтогенетическом уровне элементарными единицами жизни являются особи с момента их возникновения и до смерти. По существу онтогенез – это процесс развертывания, реализации наследственной информации, закодированной в генах особи и ее апробация в конкретной среде. Особи в природе не абсолютно изолированы друг от друга, а объединены более высоким рангом биологической организации на популяционно-видовом уровне. Особи объединяются в популяции, а популяции – в виды. Популяция – элементарная структура жизни на популяционно-видовом уровне, на котором действуют: мутационный процесс, популяционные волны, изоляция и естественный отбор. Результатом воздействия этих факторов является изменение генотипического состава популяции. Популяции – неделимые далее эволюционные единицы

жизни, это генетически открытые системы (особи из разных популяций иногда скрещиваются и популяции обмениваются генетической информацией).

Виды представляют собой систему популяций. Это наименьшие в природе генетически закрытые системы (скрещивание особей разных видов в большинстве случаев не дает плодовитого потомства). Таким образом, если популяции являются элементарными единицами эволюции, то виды – качественные этапы эволюции. Популяции и виды существуют в определенной среде, включая как биотические, так и абиотические компоненты. Конкретная среда протекания эволюции отдельных популяций – биогеоценоз – элементарная единица жизни на биогеоценозическом уровне организации. Основой для сложения биогеоценозов служат растения и некоторые прокариоты (продуценты), которые представляют жизненную среду для гетеротрофов – животных и грибов, редуценты, которые разлагают остатки организмов, вовлекая их вновь в жизненную среду. Экосистемы Земли связаны круговоротом веществ и потоком энергии друг с другом и в совокупности образуют биосферу планеты.

Важным свойством рассмотренной иерархической организации биосистем является возникновение на каждом новом уровне свойств, отсутствовавших на предыдущем. Такие качественно новые, эмергентные (англ. emergence – появляться), свойства нельзя предсказать, исходя из свойств компонентов, и их нельзя свести к обыкновенной сумме этих свойств. Этот принцип несводимости свойств целого к сумме его компонентов – один из основных принципов экологии.

## **2.2. Организм как открытая дискретная самовоспроизводящаяся система**

Одним из существенных свойств организмов является обмен веществ с окружающей средой. Организмы потребляют вещества и энергию, используют их для обеспечения химических реакций, а затем возвращают в среду эквивалентное количество энергии и веществ, но в другой форме. Организм – открытая система, находящаяся в стационарном состоянии: скорость поступления веществ и энергии из среды уравнивается скоростью переноса веществ и энергии из системы. Организмы резко отличаются от объектов неживой природы своей исключительной сложностью и высокой структурной и функциональной упорядоченностью. Организм дискретен и целостен, то есть состоит из отдельных, тесно связанных взаимодействующих частей, образующих структурно-физиологическое единство. Структурная сложность начинается с гигантских полимерных молекул и продолжается на уровне клеток многоклеточного организма, его тканей и органов.



Организм – это самовоспроизводящаяся система. У потомков сохраняются строение и функции родительских форм. В основе наследования признаков лежит матричный принцип репликации и синтеза молекул нуклеиновых кислот. Новый организм возникает в большинстве случаев из оплодотворенной яйцеклетки в процессе ее роста и развития. Взаимосвязь между поколениями осуществляется в ходе передачи наследственного материала и последующего на основе этой информации индивидуального развития – онтогенеза. Самоудвоение молекул ДНК делает возможным не только сохранение у потомков наследственных особенностей родителей, но и отклонение от них – изменчивость. При смене многочисленных поколений происходит изменение видов, или историческое развитие – филогенез. Способность передавать из поколения в поколение изменения наследственного материала лежит в основе выработки у организмов адаптации к среде.

### **2.3. Гомеостаз и регуляция внутренней среды организмов**

Стационарное состояние организмов, как и всех других биосистем, не означает полного уравнивания со средой. Равновесие возможно только после смерти организма, когда он становится термодинамически стабильным по отношению к среде. Организмы нуждаются в постоянном притоке энергии извне, поэтому равновесие со средой является динамическим. Мерой эффективности взаимодействия организмов со средой является степень отклонения того или иного параметра от оптимального уровня и скорость возвращения к нему. Регулируют стабильность гомеостатические (гр. *homoios* – одинаковый и *statos* – неподвижный) механизмы. Организмы как биосистемы основаны на таком соединении компонентов, при котором действует принцип обратной связи: перенос веществ и энергии из системы регулируется их поступлением. Наиболее распространена в организмах отрицательная обратная связь, которая повышает их стабильность. При ее нарушении возникает ряд последствий, которые приводят к устранению этого нарушения и возвращению системы в исходное состояние.

Принцип обратной связи можно рассмотреть на примере регулирования температуры в электрической печи. Система управления в ней состоит из входа (электрический ток), выхода (температура печи) и термостата, который может быть установлен на определенную температуру. Если он настроен на температуру 150°C, электрический ток будет идти через нагревательный прибор, пока температура в печи не достигнет 150°C, а затем термостат выключится и нагревание прекратится. Когда температура падает ниже 150°C, термостат вновь включится и электрический ток повысит температуру до заданного значения. В этой системе термостат играет роль детектора ошибки.

Ошибкой является разница между фактическим выходом и его заданным значением, и она ликвидируется за счет увеличения входа.

В организмах существуют и более сложные регуляторные устройства. Эти механизмы включают дополнительные детекторы или эффекторы (на случай отказа основных), действующие на разных уровнях. Например, у гомойотермных организмов детекторы температуры, находящиеся внутри тела и на его поверхности, обеспечивают почти постоянную температуру внутренних областей тела. Терморецепторы кожи, играющие роль детекторов окружающей температуры, посылают импульсы в гипоталамус, который выполняет функцию модулятора, и вносит коррективы раньше, чем успевают измениться температура крови.

Внутренняя среда одноклеточных организмов регулируется избирательной проницаемостью клеточной мембраны и активностью ферментов. Поддержание стационарного состояния в клетке зависит от скоростей поступления и использования клеткой веществ. Так как их непосредственным окружением является внешняя среда, которую они не могут контролировать, они целиком зависят от нее. Насколько это возможно, они приспособляются к условиям существования и приобретают к ним толерантность. Обилие микроорганизмов во всех средах жизни указывает на их высокую способность к выживанию, несмотря на простоту строения.

Непосредственным окружением для клеток многоклеточных организмов является межклеточная жидкость (у растений – клеточный сок, у насекомых – гемолимфа, у иглокожих – вода, у большинства остальных животных – тканевая жидкость). Состав межклеточной жидкости может регулироваться организмом в зависимости от совершенства и эффективности его гомеостатических систем. Птицы и млекопитающие обладают наиболее совершенной регуляцией параметров тканевой жидкости – содержания в ней воды, газов, ионов, гормонов, питательных веществ, отходов метаболизма, реакции среды, температуры. Эти параметры жестко регулируются при участии тканей, органов или систем органов. У большинства животных механизм регуляции включает реакции желез внутренней секреции или нервной системы, которые координируются регуляторными центрами головного и спинного мозга.

Таким образом, гомеостатические механизмы имеют большое адаптивное значение. Все метаболические системы работают наиболее эффективно лишь в узких пределах по обе стороны от оптимума. Роль органов и систем, участвующих в гомеостазе, в том и состоит, чтобы, работая порознь и сообща, препятствовать отклонениям от оптимума, вызываемым изменениями внешней и внутренней среды.

### 3. ОРГАНИЧЕСКИЙ МИР ЗЕМЛИ

#### 3.1. Систематика организмов

Организмы на Земле чрезвычайно разнообразны. Они отличаются по среде обитания, форме, размерам, подвижности, поведению, способам добывания пищи и многим другим признакам. Изучением их многообразия, выявлением сходства и различий, классификацией по группировкам (таксонам) разного ранга занимается наука систематика (от гр. *systematicos* – упорядоченный). Систематика служит базой для многих биологических наук. Особое значение систематики заключается в возможности ориентироваться во множестве ныне живущих и давно вымерших групп организмов. Она дает картину филогенетического развития органического мира, отражая родственные связи между отдельными группами организмов и помогая решить одну из важнейших проблем биологии – происхождение видов и других таксонов.

Попытки привести в систему организмы предпринимались еще в Древней Греции. Аристотель (IV век до н.э.) описал около 500 видов животных и разделил их на группы. Наблюдения Аристотеля были столь точны, что его классификация просуществовала в неизменном виде 2 тыс. лет. Однако основы систематики как науки были заложены лишь в XVIII веке К. Линнеем. Он ввел для обозначения видов бинарную номенклатуру и установил иерархическую соподчиненность таксонов.

С развитием науки в систему органического мира Земли вносятся уточнения и дополнения. Так, до недавнего времени органический мир делили на два царства – растения и животные. В настоящее время к ним добавили царства дробянок и грибов (рис. 1). Отдельно выделяют царство неклеточных организмов – вирусов.

В основу деления живого на царства положены способы питания, особенности ультраструктуры органоидов и другие принципы. В соответствии с этими принципами все организмы делят на прокариотические и эукариотические. К прокариотам относят единственное царство Дробянки. Эукариотические организмы входят в состав 3-х царств: Растения, Животные, Грибы. На схеме (рис. 1) видно, что все организмы имеют единое происхождение, но развитие царств носило параллельный характер.

Общее число видов, когда-либо населявших планету, оценивается учеными в 500 млн. В настоящее время на Земле насчитывается около 2 млн. видов: 1,5 млн. видов животных, 400 тыс. видов растений, 100 тыс. видов грибов, 5 тыс. видов дробянок.

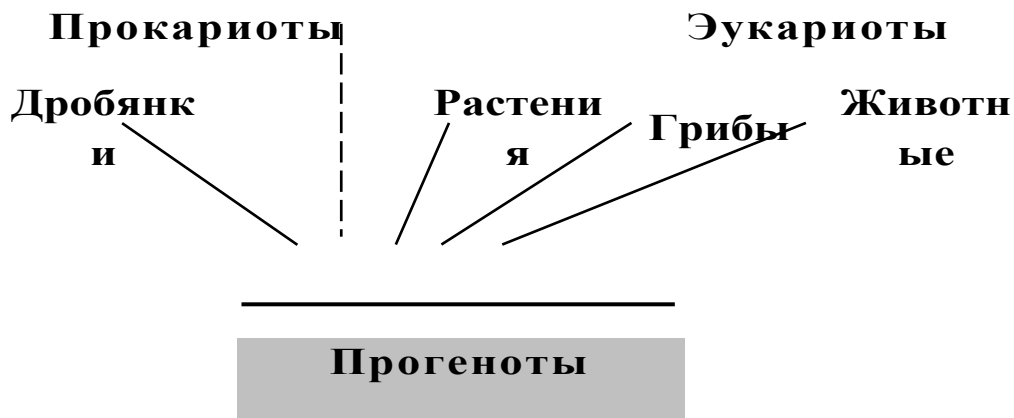


Рисунок 1 – Схема филогенетических отношений царств организмов

### 3.2. Таксономические категории

Под таксономической категорией (греч. *taxis* – расположение, порядок и *nomos* – закон) понимают общее название классификационных групп организмов.

Основная таксономическая категория – вид. Виды существуют в природе независимо от нашего сознания. Это реальные отдельности царств организмов. Виды генетически и морфологически неоднородны. Особи, образующие вид, могут различаться, образуя подвиды, разновидности и формы.

Для обозначения вида существует бинарная (лат. *bis* – дважды), или биномиальная, номенклатура на латинском языке, предложенная К. Линнеем в 1753 г. Видовая категория обозначает целостность, специфичность, обособленность, тогда как более высокие категории (род, семейство и др.) выполняют функции объединения и упорядочения, подчеркивая не различия между видами, а их сходство. Благодаря наличию сходства виды формируют определенные сгущения, отделенные друг от друга пустыми или сильно разряженными участками. Сгущения близких видов формируют роды.

Категория рода отличается от других категорий более высокого ранга тем, что его название входит в название всех относящихся к нему видов. Таким образом, род представляет собой собирательную таксономическую категорию, состоящую из видов, связанных между собой родственными отношениями. Хотя род представляет собой дискретный комплекс видов, однако эта дискретность не так велика, чтобы затемнить родовую общность между ними. Род может быть поли-, олиго- или монотипным. При этом следует отметить, что род включает монофилетические виды, отделенные от видов других родов явным разрывом. Считается, что разрывы между родами обратно пропорциональны их размерам. В крупных родах выделяют подроды, секции и подсекции.

Подобно тому, как родственные виды объединяются в роды, близкие роды объединяются в семейства. Семейство определяют как систематическую категорию, включающую либо один, либо группу близких родов, имеющих общее происхождение и отделенную от других семейств ясно выраженным разрывом. Величина разрыва обратно пропорциональна величине семейства. Группу родственных семейств обычно объединяют в порядок (отряд). Порядок (отряд) включает один или несколько филогенетически связанных семейств, что делает систему более обозримой и запоминаемой.

Класс представляет собой более высокую таксономическую категорию. Классы объединяют близкие группы порядков (отрядов) и различаются между собой более резко, чем порядки (отряды). В свою очередь классы объединяются в отделы (типы), которые соответствуют главным ветвям филогенетического древа. Высшей таксономической категорией является царство.

### 3.3. Источники энергии для организмов

В соответствии с тем, какой источник углерода они используют, все организмы по типу питания делят на две группы: автотрофы и гетеротрофы. Автотрофы – организмы, живущие за счет неорганического источника углерода (диоксида углерода). Гетеротрофы используют органический источник углерода.

Известны два основных типа гетеротрофного питания: голозойный и сапротрофный. Все организмы, питающиеся *голозойно*, захватывают пищу внутрь тела, где она подвергается перевариванию, превращаясь в небольшие растворимые молекулы, которые могут всасываться и усваиваться организмом. К голозойным организмам относится большинство животных и хищные цветковые растения и грибы. Животные, которые питаются растительной пищей, называются травоядными, животной пищей – плотоядными, животное-растительной – всеядными. Если животные поглощают пищу в виде мелких частиц, их называют микрофагами. Существуют животные, потребляющие только жидкую пищу (тли, комары и др.).

*Сапротрофами* называют организмы, питающиеся мертвым органическим веществом (многие бактерии и грибы). Они выделяют ферменты в окружающую среду непосредственно на потенциальный продукт, который под их воздействием расщепляется. Растворимые продукты расщепления всасываются и ассимилируются организмом. Однако значительная часть низкомолекулярных веществ самим сапротрофом не используется, их всасывают растения. Деятельность сапротрофов является важным звеном в круговороте веществ, так как обеспечивает возвращение необходимых для жизни элементов от мертвых к живым организмам.

Хотя энергия существует во многих формах, для автотрофных организмов пригодны только две из них, а именно световая и химическая. В таблице 1 представлены классификации организмов – по источнику энергии и по источнику углерода.

Те организмы, которые синтезируют необходимые им органические вещества за счет энергии света, называются фототрофами (гр. *photos* – свет, *trophe* – пища), а те, которым для этого нужна химическая энергия, – хемотрофами. Для фототрофов характерно наличие пигментов (в том числе какая-либо из форм хлорофила), которые поглощают энергию света и превращают ее в химическую энергию.

Таблица 1 – Классификация организмов по источникам энергии и источникам углерода

| Источники энергии                               | Источники углерода  |  |
|---|---|--|
|   | Автотрофные:<br>(используют углекислый газ)   | Гетеротрофные:<br>(используют органический углерод)  |
| Фототрофные:<br>(используют энергию света)      | Фотоавтотрофные:<br>растения, цианобактерии,<br>зеленые и пурпурные<br>серобактерии       | Фотогетеротрофные:<br>некоторые пурпурные несерные<br>бактерии, хищные цветковые<br>растения           |
| Хемотрофные:<br>(используют химическую энергию) | Хемоавторофные:<br>некоторые бактерии<br>(участвующие в круговороте N <sub>2</sub> и др.) | Хемогетеротрофные:<br>животные, грибы, бактерии<br>(большинство), паразитические<br>цветковые растения |

Процесс фототрофного питания называют фотосинтезом. Как видно из таблицы 1, хемотрофные организмы целиком зависят от фототрофных, которые поставляют им энергию, а гетеротрофные организмы – от автотрофных, снабжающих их соединениями углерода. Некоторые организмы не укладываются в предложенную схему, так как питаются миксотрофно: на свету – фототрофно, в темноте – гетеротрофно (эвглена зеленая и др.).

### 3.4. Фотосинтез и хемосинтез

Все живое на Земле зависит от фотосинтеза – либо непосредственно, либо косвенно. Фотосинтез переводит световую энергию и углерод в доступные для организмов формы и обеспечивает выделение кислорода в атмосферу, что необходимо аэробным организмам. В результате фотосинтеза на Земле образуется 150 млрд. тонн органического вещества и выделяется около 200 млрд. тонн свободного кислорода в год. Фотосинтез создал и поддерживает современный состав атмосферы, необходимый для жизни на Земле. Он препятствует

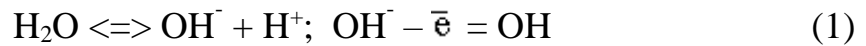
увеличению концентрации углекислого газа в атмосфере, предотвращая парниковый эффект. Созданная фотосинтезом атмосфера защищает живое от губительного коротковолнового УФ-излучения (кислородно-озоновый экран атмосферы).

Человечество зависит от фотосинтеза еще и потому, что оно использует ископаемое энергетическое топливо. Из общего количества солнечной радиации, которое попадает на Землю, часть поглощается, отражается или рассеивается в атмосфере, и до ее поверхности доходит лишь около половины. Из них только 1/4 лучей имеет длину волны, подходящую для фотосинтеза, и всего лишь около 0,4 % таких лучей используются растениями для чистого прироста биомассы (это примерно 1 % той энергии, которая доходит до растений). Именно эта ничтожная доля всей доступной энергии практически и поддерживает жизнь на Земле.

Главный фотосинтезирующий орган высших растений – лист. Его строение и функции тесно взаимосвязаны. Столбчатые клетки мезофилла листа содержат особые органоиды – хлоропласты, в которых находится вещество из класса липоидов хлорофилл. Хлоропласты покрыты оболочкой из 2-х мембран (наружной и внутренней). Внутренняя мембрана образует мембранную систему из плоских, заполненных жидкостью, тилакоидов. Они образуют стопки – граны, которые соединяются между собой ламеллами (одиночными тилакоидами). Мембранная система погружена в строму – основное вещество хлоропласта. В мембранах локализованы фотосинтетические пигменты – хлорофилл и каротиноиды. Хлорофилл поглощает красный и сине-фиолетовый свет. Зеленый свет он отражает, что придает растениям зеленую окраску. Каротиноиды (каротины и ксантофиллы) – пигменты, поглощающие в сине-фиолетовой области солнечного спектра. Обычно они замаскированы хлорофиллом, но хорошо выявляются перед листопадом, так как хлорофилл распадается первым.

Процесс фотосинтеза осуществляется в хлоропластах в 2 этапа. В тилакоидах протекают реакции, вызываемые светом (световые), а в строме хлоропластов – реакции, не связанные со светом (темновые).

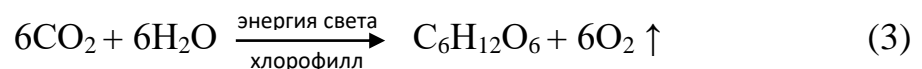
*Световые реакции.* Свет, попадая на молекулы хлорофилла, приводит их в возбужденное состояние, в результате которого они теряют электроны. Электроны переносятся специфическими соединениями (переносчиками) за пределы мембраны тилакоида и накапливаются на ее внутренней поверхности, создавая отрицательно заряженное электрическое поле. Места этих электронов занимают электроны воды, так как одновременно под действием света она подвергается фотолизу:



Свободный кислород выделяется в атмосферу, а протоны водорода  $\text{H}^+$  накапливаются на внешней поверхности мембраны, образуя положительно заряженное электрическое поле. Этот процесс увеличивает разность потенциалов по обе стороны мембраны. При достижении критической разности потенциалов (200 мВ) протоны водорода устремляются по протонному каналу (его образует фермент АТФ-синтетаза) в сторону хлоропласта. На выходе из протонного канала создается высокий уровень энергии, которая идет на синтез АТФ. Молекулы АТФ в строме участвуют в темновых реакциях фиксации углерода. Протоны водорода, соединяясь с электронами, образуют атомарный водород, который восстанавливает переносчик НАДФ<sup>+</sup>, который также участвует в темновых реакциях фиксации углерода.

*Темновые реакции.* Они протекают в строме хлоропласта, куда поступают АТФ, НАДФ•Н от тилакоидов и углекислый газ из воздуха. Кроме того, в строме постоянно находятся пятиуглеродные сахара – пентозы, которые образуются в цикле Кальвина (цикле фиксации  $\text{CO}_2$ ). К пентозе  $\text{C}_5$  присоединяется  $\text{CO}_2$ , образуя нестойкое шестиуглеродное соединение  $\text{C}_6$ . Оно расщепляется на две триозы ( $\text{C}_3$ ). Каждая триоза принимает по одной фосфатной группе от АТФ и превращается в первый углевод – триозофосфат. После чего триозы соединяются, образуя глюкозу:  $2\text{C}_3 = \text{C}_6 = \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$

Суммарная реакция фотосинтеза:



Строго говоря, фотосинтез заканчивается, как только образуется триозофосфат, поскольку все дальнейшие реакции происходят и у нефотосинтезирующих организмов.

Лимитирующим фактором световых реакций фотосинтеза является свет, темновых – концентрация углекислого газа, которая зависит напрямую от температуры. Концентрация хлорофилла, как правило, не бывает лимитирующим фактором, однако количество хлорофилла может уменьшаться при различных заболеваниях, недостатке минеральных веществ и старении листьев. Сравнительно высокая концентрация кислорода в атмосфере ингибирует фотосинтез, так как кислород конкурирует с углекислым газом за активный центр фермента, участвующего в его фиксации. Некоторые газы промышленного происхождения, особенно озон и диоксид серы, даже в малых

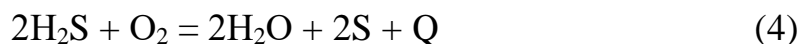


концентрациях повреждают листья у многих растений, что снижает интенсивность фотосинтеза на 10-15 %.

В настоящее время учеными предпринимаются попытки использовать фотосинтез в качестве источника энергии. Если удастся смоделировать начальные этапы фотосинтеза, когда за счет энергии света идет расщепление воды на водород и кислород, водород можно было бы сжигать как топливо, а продуктом сгорания была бы вода. Такая система могла бы существенно дополнить используемые человеком формы энергии.

В природе органическое вещество создают не только растения и цианобактерии, содержащие хлорофилл, но и бактерии, которые используют в качестве источника углерода углекислый газ, но энергию получают с помощью химических реакций. Этот автотрофный процесс называют хемосинтезом. Энергия, получаемая при окислении различных неорганических соединений (водорода, серы, железа II, аммиака, нитритов и др.), запасается в форме аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ).

В водоемах, в которых накапливается сероводород, живут бесцветные серобактерии. Энергию, необходимую для синтеза органических соединений, они получают, окисляя сероводород:

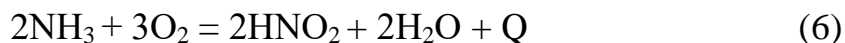


Свободная сера при этом накапливается в клетках серобактерий в виде множества крупинок. При недостатке сероводорода серобактерии окисляют ее до серной кислоты:



Образовавшаяся энергия используется ими на синтез органического вещества из углекислого газа. Энергетический эффект окисления сероводорода до серной кислоты составляет 666 кДж на каждую окисленную грамм-молекулу сероводорода. Огромное количество серобактерий обитает в Черном море, в котором глубже 200 м, а в некоторых местах почти от уровня моря, вода насыщена сероводородом.

Чрезвычайно широко распространены в почве и в различных водоемах нитрифицирующие бактерии. Одни из них добывают энергию путем окисления аммиака:



Другая группа нитрифицирующих бактерий окисляет азотистую кислоту до азотной кислоты:



Процесс нитрификации происходит в почве в огромных масштабах и служит источником нитратов. Общий энергетический эффект составляет 773 кДж.

Широко распространены в почве бактерии, окисляющие водород, постоянно образующийся при анаэробном разложении различных органических остатков:



Как в пресных, так и морских водоемах обитают хемосинтезирующие бактерии, окисляющие соединения железа и марганца. Благодаря их жизнедеятельности на дне водоемов образуется огромное количество руд железа и марганца.

### 3.5. Дыхание

Клеточное дыхание – это окисление субстрата, приводящие к выработке химической энергии. Оно осуществляется в митохондриях. Если для него требуется кислород, то дыхание называют аэробным, если же реакции идут в отсутствие кислорода, то говорят об анаэробном дыхании.

Для любого вида работы, выполняемой в клетке, используется энергия в единственной форме – энергии фосфатных связей АТФ. АТФ – легкоподвижное соединение, представляющее собой мононуклеотид с тремя остатками фосфорной кислоты. Его образование происходит на внутренней мембране митохондрий. АТФ синтезируется во всех клетках при дыхании за счет энергии окисления углеводов, жиров и других органических веществ. В клетках растений основное количество АТФ синтезируется в хлоропластах в ходе фотосинтеза (во много раз больше, чем в митохондриях). Расщепляется АТФ с разрывом фосфорно-кислородных связей и выделением энергии. Под действием ферментов молекула АТФ гидролизуется, превращаясь сначала в аденозиндифосфорную кислоту (АДФ), а затем – в аденозинмонофосфорную кислоту (АМФ). Реакция отщепления каждой грамм-молекулы фосфорной кислоты сопровождается высвобождением 40 кДж. Молекулы различных веществ заряжаются энергией путем присоединения фосфатной группы, то есть путем фосфорилирования. Перенос фосфатной группы играет важную роль в реакциях синтеза полимеров. Например, аминокислоты могут соединяться в пептиды только после предварительного фосфорилирования.

Большинство клеток в первую очередь тратят углеводы. Полисахариды гидролизуются до глюкозы, которая окисляется в три фазы: гликолиз

(безкислородное расщепление до пировиноградной кислоты), цикл Кребса (цикл лимонной кислоты) и окислительное фосфорилирование (дыхательная цепь). При отсутствии кислорода пировиноградная кислота превращается в этанол (брожение), либо в молочную кислоту (анаэробное дыхание). Для анаэробов – это конечный этап расщепления веществ.

Гликолиз – фаза, общая для анаэробного и аэробного дыхания, две остальные осуществляются лишь в аэробных условиях. В присутствии кислорода пировиноградная кислота из цитоплазмы, где она образуется, переходит в митохондрии, где она полностью окисляется до воды и углекислого газа с одновременным фосфорилированием АДФ в АТФ. При этом 2 молекулы АТФ образуются в ходе гликолиза, 2 – в цикле Кребса, 34 – в дыхательной цепи. Чистый выход при полном окислении одной молекулы глюкозы составляет 38 молекул АТФ. Как видно, аэробное дыхание обеспечивает клетку свободной энергией намного больше, чем анаэробное.

## 4. ЦАРСТВА ЖИВОЙ ПРИРОДЫ

### 4.1. Царство Дробянки (*Mycota*)

Дробянки микроскопические (не  $>10$  мкм), одноклеточные, колониальные и многоклеточные организмы. Структура тела многоклеточных дробянок – нитчатая. Основная структурная единица тела дробянок – прокариотическая клетка. Она существенно отличается от эукариотической. В прокариотической клетке отсутствует ядро, обособленное от цитоплазмы мембранами. Аналогом ядра в клетке является генофор – структура, несущая гены. Это одна кольцевая молекула дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК), превышающая по длине клетку в 700-1000 раз, не имеющая белковой оболочки и не окруженная мембраной. Генофор также называют нуклеоидом или нуклеоплазмой. Молекула ДНК прикреплена в одной точке к внутренней поверхности плазматической мембраны.

В прокариотической клетке отсутствуют покрытые мембраной органоиды (пластиды, митохондрии и др.), но имеются другие структуры, выполняющие их функции. Эти структуры образуются из цитоплазматической мембраны и представляют собой ее складки, на внутренней поверхности которых локализованы многочисленные ферменты или пигменты. В цитоплазме много мелких рибосом и гранулярных включений. Рибосомы прокариотической клетки отличаются размерами и белковым составом от рибосом эукариотической клетки. За исключением микоплазм, прокариоты имеют прочную клеточную оболочку, в состав которой входят гликопептид муреин и мурамная кислота, которые отсутствуют у эукариот.

Клетки некоторых прокариот имеют жгутики, которые напоминают жгутики эукариот только внешне. Это тонкие, прочные, волнообразно изогнутые, длинные (в несколько раз превышают длину клетки) нити, состоящие из одной жесткой молекулы белка флагеллина, которая связана со сложным вращающим механизмом. Механизм состоит из кольца, которое вращается за счет электрического потенциала и лежит внутри другого, большего по размеру неподвижного кольца. Жгутики совершают быстрые вращательные движения и за 1 с. прокариоты передвигаются на расстояние равное 20 диаметрам клетки. Вращательное движение прокариот – уникальное явление, свойственное только им. Однако у прокариот, не имеющих жгутиков, совсем другой способ движения – скольжение, которому способствует выделение слизи через поры клеточной оболочки.

В прокариотической клетке отсутствуют циклоз, пиноцитоз и фагоцитоз. Прокариоты способны, в отличие от эукариот, для перенесения экстремальных условий к эндоспорообразованию. Многие из них фиксируют атмосферный

азот (например, цианобактерии). Среди них есть аэробные и анаэробные организмы.

Прокариотические организмы отличаются от эукариотических также особенностями размножения. Основным способом размножения – бесполой. Формы бесполого размножения: дробление, почкование, экзо- и эндоспорообразование, с помощью гормогониев. Дробление – способ деления одноклеточных дробянок и вегетативных клеток тела многоклеточных. При этом клетка увеличивается в размерах, происходит репликация ДНК, плазматическая мембрана и клеточная оболочка впячиваются, постепенно перешнуровывая клетку пополам.

Прокариотам свойственна и генетическая рекомбинация, которая происходит в результате переноса участка молекулы ДНК от одной клетки к другой. Рекомбинация может происходить в результате полового размножения (конъюгации), переноса вирусами (бактериофагами) и другими способами. Однако самый важный источник изменчивости прокариот – это мутации. Большая скорость размножения (20-30 мин.) и высокая частота мутаций обуславливают их удивительную способность к адаптации.

Большинство дробянок – гетеротрофы, но встречаются фотоавтрофы (цианобактерии, зеленые серобактерии, виды рода прохлорон, пурпурные несерные бактерии и др.) и хемотротрофы (водородные бактерии, архебактерии и др.). Большинство групп фототрофных дробянок фотосинтезируют без выделения кислорода. Исключение составляют цианобактерии.

Дробянки – первые организмы на Земле (их остатки находят в докембрийских отложениях). Они характеризуются высокой пластичностью и приспособленностью к перенесению неблагоприятных условий. Дробянки встречаются повсеместно за исключением кратеров действующих вулканов и пятен радиации: в пресных и морских водах, на почве, скалах, в снегах, на ледниках, в горячих источниках.

Дробянки играют большую роль в разложении органических остатков. Вместе с другими деструкторами сапротрофные бактерии разлагают целлюлозу, выделяя в окружающую среду гидролитические ферменты либо тесно прилегая к ее волокнам и поглощая продукты гидролиза. Целлюлоза также подвергается ими сбраживанию с выделением этилового спирта, уксусной и молочной кислот, углекислого газа и других соединений. Симбиотические бактерии переваривают клетчатку в пищеварительном тракте травоядных животных. Кроме того, сапротрофные бактерии играют важную роль в создании плодородной почвы, обеспечивая вместе с грибами и другими организмами образование гумуса. Почвенные и клубеньковые свободноживущие бактерии обогащают почву солями аммония, азотной и азотистой кислот.

Велико значение бактерий в современной биотехнологии. Разработаны промышленные методы получения с их помощью ферментов, белков, аминокислот. Развитие генной инженерии позволило осуществить перенос генов, кодирующих синтез инсулина у человека, в клетки бактерий и начать промышленное производство гормона. Удалось перенести в клетки бактерий и ген белка интерферона, который обычно образуется у человека в ответ на вирусную инфекцию.

Способность бактерий расщеплять органические вещества применяется при очистке сточных вод. Многие из них используются в получении молочнокислых продуктов, масла, сыров, органических кислот, прядильного сырья, средств для защиты растений. Некоторые группы бактерий применяются в силосовании кормов, квашении овощей, в качестве удобрений. Таким образом, положительное значение дробянок в природе и в жизни человека очень велико. Отрицательная роль состоит в том, что они возбуждают различные заболевания человека и других видов, портят пищевые продукты, вызывают «цветение» воды в загрязненных водоемах.

#### **4.2. Царство Грибы (Fungi, Mycota)**

Грибы – большая группа организмов (около 100 тыс. видов), занимающая особое место в системе органического мира. Они выделены в самостоятельное царство на основании ряда отличительных признаков от других эукариотических организмов – растений и животных.

От растений грибы отличаются: 1) первичной гетеротрофностью и неспособностью к фотосинтезу; 2) присутствием в обмене веществ мочевины; 3) образованием в качестве запасного продукта гликогена; 4) содержанием в клеточной оболочке хитина; 5) синтезом лизина (аминокислоты) через аминопимелиновую кислоту, как у растений.

От животных грибы отличаются: 1) хорошо выраженной клеточной стенкой; 2) адсорбтивным типом питания (путем всасывания); 3) неограниченным ростом; 4) отсутствием подвижности в вегетативном состоянии; 5) размножением частями тела и с помощью спор; 6) нитевидной формой многоклеточного тела.

У грибов также имеются специфические черты, которые указывают на отсутствие их прямого родства с ныне живущими эукариотами и оправдывающие их выделение в самостоятельное царство живых организмов.

Вегетативное тело большинства грибов представляет собой грибницу, или мицелий (гр. *mykes* – гриб) – систему тонких ветвящихся нитей или гиф, находящихся на поверхности субстрата, где живет гриб или внутри него. Через нее путем осмоса происходит всасывание пищи. Грибница может иметь

перегородки – клеточная (септированная), или не иметь их – неклеточная (несептированная). Септа всегда развивается в мицелии от стенки гифа к ее центру (центропетально). Септа может быть простой или сложной (долипоровой) – с трубчатыми расширениями у поры. Во втором случае пора прикрыта мембранными колпачками. Через поры септы перемещаются не только питательные вещества, но и органоиды, в том числе и ядра. У некоторых грибов вегетативное тело представлено одиночными почкующимися или делящимися клетками (например, дрожжи). В цикле развития некоторых грибов существует фаза склероция – особого видоизменения мицелия, помогающего переносить им неблагоприятные условия.

Клетка у большинства грибов покрыта твердой оболочкой – клеточной стенкой. Ее нет у зооспор и вегетативного тела некоторых грибов. Внутри располагается плазмалемма, окружающая протопласт. Клеточная стенка на 80-90 % состоит из азотистых и безазотистых полисахаридов. В ее состав входят также белки, липиды, полифосфаты, пигменты (меланины) и др. Основным полисахаридом у большинства грибов является хитин, у некоторых – целлюлоза или глюканы. В вакуолях запасаются гликоген, волютин, липиды, жирные кислоты.

У грибов различают бесполое и половое размножение. Формы бесполого размножения: 1) частями мицелия; 2) артросторами (оидии), образующимися в результате распада гиф на отдельные клетки; 3) хламидосторами (образуются так же, как артросторы, но имеют более толстую темно окрашенную оболочку; 4) почкованием; 5) спорами бесполого размножения – спорангиосторами, конидиями; зоосторами.

Споры бесполого размножения могут развиваться эндогенно и экзогенно. Зоосторы формируются эндогенно в зоосторангиях, имеют жгутики (один или два). Спорангиосторы и конидии развиваются на специализированных веточках мицелия (соответственно на конидиеносцах или спорангиеносцах). Спорангиосторы образуются эндогенно в спорангиях, конидии – экзогенно.

Формы полового размножения грибов зависят от способов образования их зачатков: аскосторами, базидиосторами и зоосторами. В основе полового размножения лежат следующие типы полового процесса: 1) гамегамия (изо-, гетеро-, оогамия); 2) хологамия; 3) гаметангиогамия (специфический для грибов тип); 4) соматогамия (специфический для грибов тип). Половые органы у грибов могут возникать непосредственно на мицелии (например, у дрожжей), но чаще они образуются внутри или снаружи особых плодовых тел, которые формируются из переплетений гиф (клейсто-, пери-, апотеций, шляпка с ножкой и др.).

В цикле развития аскомицетов и базидиомицетов имеется дикариотическая фаза, неизвестная у других организмов. Она наступает после гаметангиогамии. Сливаются при этом только плазмы, а ядра образуют дикарион – ассоциацию 2-х ядер. Они сливаются позже в сумках или базидиях, формируя эндогенные аскоспоры или экзогенные базидиоспоры.

Для многих грибов известно явление гетерокариоза, открытое в 1912 г. Бургеффом: ядра, находящиеся в общей цитоплазме, генетически различны либо в результате мутации, либо из-за слияния генетически различных гиф. В гетерокариотическом мицелии ядра могут сливаться, а при митотическом делении таких диплоидных ядер может наблюдаться рекомбинация. Такой процесс был открыт в 1952 г. Понтекорво и Ропером и назван ими парасексуальным. По их мнению, парасексуальный цикл – гибкая и широко распространенная система генетического изменения грибов, вообще или почти не размножающихся половым путем. Он состоит из нескольких этапов: 1) слияние ядер гетерокариона и образование диплоидного гетерозиготного ядра; 2) размножение диплоидных гетерозиготных ядер в мицелии; 3) митотическая рекомбинация диплоидных гетерозиготных ядер; 4) вегетативная гаплоидизация диплоидных гетерозиготных ядер в результате утраты ими половины хромосом.

Как и митоз, мейоз у грибов протекает своеобразно. Ядерная оболочка не исчезает и не появляется затем заново у дочерних клеток, а лишь перетягивается между ними и внутри нее образуется аппарат веретена деления. Центриоли отсутствуют.

Грибы, как и животные – гетеротрофы. Однако в отличие от них грибы поглощают питательные вещества, всасывая их всей поверхностью тела путем диффузии. Пищеварение у грибов внешнее, осуществляемое внеклеточными ферментами. По типу питания среди грибов различают сапротрофные, паразитические и симбиотические организмы. Сапротрофные грибы входят в экосистемах в группу редуцентов – деструкторов органического вещества. Они также являются составной частью той желеобразной пленки из живых организмов, которая покрывает камни «загрузки фильтра» в очистных сооружениях. Среди почвенных грибов многие виды образуют симбиотические ассоциации с корневой системой высших растений – микоризу. Грибы также участвуют в создании лишайника – симбиотического союза с цианобактериями или водорослями. Паразитические грибы чаще поражают растения и могут быть факультативными или облигатными. Наиболее известными заболеваниями растений, которые наносят ущерб сельскому хозяйству, являются мучнистая роса, ржавчина и головня. Большой вред



наносят грибы-паразиты и лесу (трутовики и др.). Известны грибы – возбудители болезней человека (стригущего лишая, парши и др.).

Хозяйственное значение грибов велико. Первым антибиотиком, который стали применять в клинической практике, был пенициллин, который продуцируют некоторые виды грибов. До сих пор он остается самым важным антибиотиком, так как новые еще более эффективные антибиотики являются его синтетическими производными. Некоторые грибы являются удобными объектами генетики, новыми источниками пищи, используются в бродильном производстве, сыроварении и хлебопечении.

### **4.3. Царство Растения (Planthe, Vegetabilia)**

Растения – неподвижные эукариотические организмы, способные к фотосинтезу, имеющие плотные клеточные оболочки из целлюлозы и запасующие крахмал. Размеры и строение растений колеблются в широких пределах – от 2-3 мкм у одноклеточных водорослей до сложно устроенных цветковых с тканями и органами. При всем разнообразии растениям свойственно закономерное чередование поколений гаплоидного гаметофита и диплоидного спорофита. Гаметофит и спорофит могут быть одинаковыми как по строению, так и по продолжительности жизни (изоморфная смена поколений у эктокарпуса и др.). Но у наземных растений оба поколения различаются по форме и размерам (гетероморфная смена поколений), и могут быть самостоятельными (папоротниковидные и др.) или развиваться один на другом (моховидные, цветковые и др.). Эволюция растений направлена на увеличение размеров спорофита и редукции полового поколения – гаметофита.

Растения условно делят на низшие и высшие. К низшим растениям относят все отделы водорослей (зеленые, бурые, красные и др.). Водоросли – большая группа водных растений (около 65 тыс. видов), занимающих в растительном царстве совершенно особое, исключительное место, как в историческом аспекте, так и по той роли, которая принадлежит им в круговороте веществ на Земле. Не вызывает сомнения, что именно водоросли дали начало наземным растениям, проложив им дорогу на сушу. Этот акт подготавливался всем ходом развития водорослей, в них шел активный формообразовательный процесс. Методом проб и ошибок отбирались наиболее перспективные формы, и создавался такой тип организации, который позволил растениям перейти к наземному образу жизни.

В двух жизненных древнейших областях биосферы (открытое море и прибрежная суша) царствуют именно водоросли и их роль здесь сравнима с ролью других растений на суше. По современным оценкам на долю водорослей приходится приблизительно половина мировой первичной продукции

(количество фиксированного углерода), половина кислорода. Именно с водорослей начинается большинство пищевых цепей: все морские и многие пресноводные цепи. Эти цепи питания через зоопланктон, ракообразных и других организмов доходят до рыб.

Водоросли участвуют в геологическом и биологическом круговоротах веществ. Их остатки, оседая на дно, служат, с одной стороны, пищей для редуцентов экосистем (бактерий, грибов, актиномицетов), а с другой стороны, образуют осадочные накопления – илы, сапропели, диатомит, который на 50-80 % состоит из панцирей диатомей, известняки, некоторые из которых сложены в основном из остатков золотистых и харовых водорослей.

Биомасса водорослей в Мировом океане оценивается в 1,7 млрд. тонн, биомасса животных – в 32,5 млрд. тонн. Однако продуктивность фитопланктона настолько высока (550 млрд. тонн в год), что создается значительная кормовая база для многочисленных морских животных, продукция которых почти в 10 раз меньше.

Наземные водоросли поселяются на твердых субстратах с постоянным или периодическим увлажнением (на коре деревьев, на мхах, валунах и скалах, на заборах, крышах домов и т.д.) На протяжении всей жизни они окружены воздухом, источником воды для них служат дождь и роса. При пересыхании или промерзании наземные водоросли переходят в состояние анабиоза.

К условиям жизни в почве приспособились около 2 тыс. видов различных водорослей. Основная масса почвенных водорослей обнаруживается в поверхностном слое почвы до глубины 1 см. У почвенных водорослей широко распространены приспособления, позволяющие переносить засуху (образование слизистых чехлов, состоящих из полисахаридов и способных быстро поглощать и удерживать большое количество воды и др.). Почвенные водоросли играют большую роль в накоплении органического вещества в почвах и формировании их структуры.

Хозяйственное значение водорослей велико. Они издавна употребляются в пищу, так как богаты белками, витаминами, солями йода и брома (ламинария и др.). Лекарственные препараты из водорослей применяются при склерозе, расстройстве щитовидной железы, в качестве слабительного средства и в гинекологической практике. Из водорослей получают агар и каррагенан, используемые в качестве питательной среды для выращивания микроорганизмов. Из срединной пластинки и клеточных стенок некоторых бурых водорослей получают альгиновую кислоту и ее производные, которые широко применяют в качестве отвердителей и желеобразователей в косметике, в кондитерской промышленности, для получения глазурированной керамической посуды, лаков и др. Водоросли используются в очистке сточных вод (в

открытых «окислительных прудах»). Они также являются материалом для научных исследований (хлорелла в исследованиях фотосинтеза и др.).

В определенных условиях водоросли в огромных количествах скапливаются в воде, вызывая ее «цветение». Под этим понимают взрывоподобное размножение водорослей и аэробных бактерий, разлагающих их остатки. Вода при этом полностью лишается кислорода, что вызывает массовую гибель других растений и водных животных. Запускает весь этот процесс увеличение концентрации питательных веществ водоема, которое часто искусственно создается человеком.

К высшим относятся растения, в развитии которых наблюдается стадия зародыша, а вегетативное тело расчленено на органы. Это сложные многоклеточные организмы, имеющие проводящую систему (из трахеид и сосудов), обеспечивающую обмен веществами между полярными частями организма. Отсюда возникло еще одно название высших растений – сосудистые.

Выход на сушу предков высших растений (зеленых водорослей), вероятно, произошел в конце девонского периода палеозойской эры, т.е. около 415-430 млн. лет назад. Предполагают, что выходу растений из воды на сушу способствовал возникший симбиоз с грибами (зигомицетами). Присутствие гриба в тканях подземных органов древнейших растений, по-видимому, способствовало лучшему освоению твердого субстрата. Переход предков растений к жизни на суше (в совершенно новые условия: больше кислорода, меньше воды) мог произойти лишь при условии выработки у них ассимиляционных тканей; многоклеточных половых органов, (антеридиев и архегониев), защищенных слоем стерильных тканей; в развитии у спорофита или гаметофита вегетативных органов (корень, стебель, лист).

Антеридии – небольшие овальные или шаровидные тельца, одетые снаружи стенкой из одного или нескольких слоев стерильных клеток. Внутри антеридия находится диплоидная спермагенная ткань, которая производит сперматозоиды. При их созревании стенка разрывается. Архегонии – небольшие бутылкообразные или колбообразные тельца. В расширенной части, брюшке, образуется яйцеклетка, брюшная и канальцевая клетки, в шейке – шейковые канальцевые клетки. Снаружи располагается стенка архегония – бесплодные клетки, защищающие внутренние клетки от высыхания. К моменту созревания яйцеклетки канальцевые клетки ослизняются и архегоний на верхушке вскрывается. Антеридии и архегонии имеются не у всех высших растений. Их нет у цветковых растений, так как в процессе эволюции они претерпели редукцию. Растения, имеющие архегонии, называются

архегониальными. Из высших растений к ним относятся мхи, плауны, хвощи, папоротники, голосеменные.

Все высшие растения оогамны. После оплодотворения у них возникает зигота, которая затем превращается в зародыш, дифференцированный в различной степени (сильно – у цветковых и голосеменных, слабо – у остальных). На ранних стадиях развития зародыш защищен женским гаметофитом, то есть идет задержка зиготы внутри женского гаметагангия. Если растение размножается спорами, то перед их образованием обязательна редукция – мейоспора всегда гаплоидна. В исследуемом цикле идет неправильное (гетероморфное) чередование поколений – гаметофита и спорофита. Предполагают, что у предков наземных растений смена поколений была правильной (изоморфной).

С момента выхода на сушу высшие растения развиваются в 2-х направлениях. Они образовали две эволюционные ветви – гаплоидную и диплоидную. Первая ветвь представлена единственным отделом – моховидными. Эта группа характеризуется преобладанием в жизненном цикле гаметофита. Вторая эволюционная ветвь представлена остальными высшими (хвощи, плауны, папоротники, псилоты, голо- и покрытосеменные). Здесь прогрессивно развивался спорофит, в то время как гаметофит претерпевал редукцию. Окружающие нас растения (папоротники, злаки, хвойные и лиственные деревья, разнотравье) – спорофиты. В условиях суши диплоидный спорофит с более богатой генетической основой, обеспечивающей широкую изменчивость, обладающий сложным внутренним и внешним строением, оказался более жизнеспособным, чем гаметофит.

Одни высшие растения (мхи, плауны, хвощи и папоротники) расселяются с помощью спор – их называют высшими споровыми растениями, другие (голосеменные и цветковые) – с помощью семян – их называют семенными. Высшие споровые растения обитают во влажных местах, так как им для размножения необходима влага – их мужские гаметы (сперматозоиды) переносятся к женским половым клеткам (яйцеклеткам) только в капельно-жидкой воде.

Господствовавшие в палеозое древовидные папоротники, хвощи и плауны в наше время представлены многоклеточными травами, за исключением тропических древовидных папоротников. Отдел плауновидных насчитывает около 30 видов, хвощевидных – 1 тыс. видов, папоротниковых – 12 тыс. видов. Отдел моховидных включает около 25 тыс. видов и стоит по количеству видов на втором месте после цветковых. Они с карбона, в слоях которого находят их первые ископаемые остатки, мало изменились и занимают в современных ценозах свойственные им влажные и болотистые

местообитания. В цепях питания прошлых геологических эпох высшие споровые растения занимали ведущее место: они служили пищей для травоядных земноводных, пресмыкающихся. В настоящее время их роль как кормовых растений заметно уменьшилась, но значение в природе так же велико: они удерживают влагу в почве и регулируют водный баланс территорий; создают условия для сохранения и прорастания семян семенных растений, являются средой обитания для животных; и отмирающих частей сфагновых мхов образуется торф.

В хозяйстве человека велика роль древовидных ископаемых форм споровых растений, давших залежи каменного угля, который, как и торф, служит топливом и ценным химическим сырьем. Некоторые виды плаунов содержат сильный парализующий яд и находят применение в медицине. Споры ряда видов плаунов содержат масла, что позволяет использовать их в пиротехнике. Благодаря гигроскопичности их применяют в качестве детской присыпки и при фасонном литье. Некоторые хвощи накапливают много кремнезема и поэтому находят применение для изготовления чистящих веществ. Хвощ полевой используется научной медициной в качестве мочегонного средства и при отеках из-за плохого кровообращения. Сфагновые мхи – прекрасный перевязочный материал благодаря своей гигроскопичности (масса поглощенной воды в 25 раз превышает собственную биомассу) и сильной бактерицидности – (сфагновые повязки использовались в наполеоновской армии, японцами и нашей медициной). Перспективны мхи и для очистки сточных вод горнодобывающих предприятий, так как они поглощают ионы добываемого элемента. Мхи используются и для биоиндикации качества окружающей среды, а также для поиска полезных ископаемых.

Высшие споровые растения – живые ископаемые, дошедшие до наших дней, и многие из них подлежат государственной охране: в Красную книгу РФ (2008) включено 23 вида – папоротниковидных, три – плауновидных, 61 – моховидных.

Семенные растения – самая процветающая группа наземных растений, обладающая очень важными преимуществами: 1) разноспоровостью; 2) появлением неплавающих мужских гамет, пыльцы, пыльцевой трубки и семязачатка с пыльцевходом; 3) освобождением полового процесса от необходимости присутствия свободной воды; 4) расселением с помощью семян; 5) преобладанием в жизненном цикле спорофита и др. Наиболее древними из семенных растений являются голосеменные, появившиеся около 350-370 млн. лет назад в ходе девонско-силурского иссушения климата на Земле, вызванного общим поднятием суши и интенсивным горообразованием.

Наибольшего расцвета голосеменные растения достигли в мезозойскую эру, придя на смену вымирающим древовидным папоротниковидным, плауновидным и хвощевидным. Голосеменные доминировали в растительном покрове Земли около 220 млн. лет. Теперь они представлены лишь небольшим числом родов (66) и видов древесных растений (около 700). Несмотря на незначительное видовое разнообразие, они все еще составляют заметную долю в биологической продукции мировой флоры. В холодной зоне северного полушария голосеменные занимают огромные территории, образуя хвойные леса. Эти леса составляют примерно 1/3 лесов планеты и являются средой обитания многих видов животных: это и пища, и защита, и место выведения и выращивания потомства птиц и млекопитающих. В настоящее время хвойные леса в значительной степени истреблены в результате лесозаготовок, лесных пожаров, а также вследствие строительства дорог, городов, предприятий. Немалую роль в сокращении площади лесов играют осушение болот, добыча полезных ископаемых, загрязнение воздуха, рекреация. Потеря лесных богатств – серьезное экологическое бедствие, имеющее глобальный характер. В Красную книгу РСФСР (1988) включено 10 видов голосеменных растений.

В жизни человека хвойные занимают второе место после цветковых растений. Они широко используются в хозяйственной деятельности человека, прежде всего как строительный материал и сырье для целлюлозно-бумажной промышленности. Они обеспечивают народное хозяйство огромным количеством веществ, применяемых во всех его сферах, используются в качестве топлива, декоративных и полезационных растений. Им придается большое значение в морфологической индикации загрязнения атмосферного воздуха.

Более половины видов всех известных на Земле растений (около 250 тыс. видов) составляют покрытосеменные (цветковые) растения, которые за короткий исторический отрезок времени (120-130 млн. лет) завоевали сушу. Несмотря на свою относительную молодость, они играют решающую роль в формировании растительного покрова планеты, создают основную часть наземной фитомассы и, в конечном итоге, определяют возможность существования человека как биологического вида. Цветковые растения произрастают во всех климатических зонах и, обладая высочайшей толерантностью, могут существовать в самых разных экологических условиях.

Расцвет и господство цветковых растений, начиная с мелового периода, определяется рядом структурно-физиологических преимуществ перед голосеменными, как в генеративной, так и вегетативной сфере. Для них характерно наличие наиболее совершенных элементов проводящей системы – сосудов ксилемы со сложными перфорациями и ситовидных клеток флоэмы,

сопровождающимися живыми клетками – спутницами. Благодаря эволюционной пластичности проводящей системы цветковые отличаются большим разнообразием жизненных форм. Среди голосеменных растений известны только деревья и кустарники, тогда как среди цветковых наряду с ними встречаются полукустарники, кустарнички и полукустарнички, однолетние и многолетние травы. Общей физиологической чертой цветковых является высокая степень их устойчивости к действию неблагоприятных метеорологических факторов. Они способны выдерживать максимальные дозы солнечного света, проявляя при этом большое разнообразие.

Всем цветковым растениям присущ особый орган размножения – цветок, который наряду с разнообразием в размерах, форме, окраске и т.д. отличается единством в строении и типе оплодотворения. Разнообразие цветков обеспечивает различные способы опыления и разнообразных агентов переноса пыльцы. Характерная особенность всех цветковых – наличие плода, основная функция которого – рассеивание семян. Подобно опылению, в этой сфере также достигнуто огромное разнообразие в приспособлениях к распространению семян различными агентами. Важным и специализированным свойством всех цветковых является высокая интенсивность ростовых процессов, связанная с ранней половой детерминацией в результате сильной редукции женского гаметофита.

Перечисленные особенности цветковых растений являются лишь частью того мощного арсенала средств, которые позволили им победить в борьбе за существование в условиях возросшей солнечной активности и высокого уровня радиации в середине мелового периода. Особая роль цветковых растений в биосфере состоит в том, что без них не возможно существование современных животных и человека. Они, как и другие растения, участвуют в аккумуляции солнечной энергии, извлекая из атмосферы диоксид углерода и выделяя кислород, тем самым поддерживая постоянство ее состава; являются определяющим звеном в сложных цепях питания большинства консументов и редуцентов; участвуют в создании устойчивости биосферы, обеспечивая ее биологическое разнообразие; образуют различные фитоценозы, обуславливая разнообразие ландшафтов и экологических условий; при их непосредственном участии формируется почва.

Значение цветковых растений в жизни человека общеизвестно. Существует пять основных сфер, где прямо или косвенно используются цветковые растения: 1) в качестве продуктов питания для человека и корма для животных; 2) как источник сырья для промышленности; 3) как лекарственные средства и сырье для получения медицинских препаратов; 4) в декоративном

озеленении; 5) в фитоиндикации качества среды и ее охране. В Красную книгу РФ (2008) включено 474 вида цветковых растений.

Таким образом, растения создают среду обитания человека – «зеленые легкие» Земли, целостность и стабильность биосферы, красоту, пищу и здоровье людей, как в физическом, так и духовном смысле.

#### **4.4. Царство Животные (Animalia)**

Животные имеют ряд общих черт с растениями в строении и жизнедеятельности (клеточное строение; единство химического состава, обмена веществ, наследственных и других биологических свойств и др.), что свидетельствует об общности их происхождения. В то же время животным свойственен ряд особенностей, отличающих их от растений. Наиболее глубокое различие заключается в их характере питания. Животные в большинстве своем – гетеротрофные организмы, являющиеся основными консументами в экосистемах и создающие вторичную продукцию. Большинство животных активно передвигаются во взрослом состоянии. Клетки животных не имеют таких производных протопласта, как целлюлозные клеточные оболочки, вакуоли с клеточным соком и пластиды растений. Запасают они полисахарид гликоген. В основе обмена веществ – расщепление органических веществ, полученных в результате активного поиска и захвата пищи внутрь тела, где она переваривается. Способность к росту у животных ограничена и наблюдается только в молодом возрасте.

В процессе эволюции по мере изменений условий окружающей среды строение тела животных усложнялось. У организмов развивались частные приспособления к определенному образу жизни в конкретных условиях среды (идиоадаптации) и упрощения (дегенерации), которые обеспечивали значительное расширение ареалов и увеличение численности видов. Широкое приспособительное значение и возможности для освоения различных сред жизни имели ароморфозы животных, повышающие общий уровень их организации (гомойотермия у птиц и млекопитающих; живорождение, выкармливание детенышей молоком и забота о потомстве у млекопитающих; 4-х камерное сердце у птиц и млекопитающих и многие др.).

В настоящее время насчитывается более 2 млн. видов одноклеточных (тип Простейшие) и многоклеточных животных (типы: Кишечнополостные, Плоские, Круглые и Кольчатые черви, Моллюски, Членистоногие и Хордовые). За прошедшее столетие на Земле уничтожено более 100 видов млекопитающих. В настоящее время под угрозой вымирания находится около 120 видов. Очень важной стала проблема сохранения и увеличения численности белого медведя,



снежного барса, зубра, дикого пятнистого оленя, некоторых видов китов, тюленей и многих других животных.

Значение животных в природе огромно. Они играют важную роль в круговороте веществ, в почвообразовании, в формировании осадочных пород, являются пищей для других животных. Животные являются опылителями цветковых растений и распространителями их семян. Значительную роль в экологии южных морей играют коралловые рифы и атоллы, которые служат убежищами и нерестилищами для рыб. Многие водные животные играют роль биофильтраторов воды, обеспечивающих ее очистку (например, моллюски и др.). Домашние и дикие животные занимают важное место в обеспечении человека разнообразными продуктами питания, техническим и лекарственным сырьем.

Велико значение дождевых червей в создании органического вещества и структуры почвы. Они питаются разлагающимися растительными остатками, заглатывая их вместе с почвой (4-5 г в сутки). В их пищевод открываются три пары известковых желез, нейтрализующих гуминовые кислоты. За год на площади 1 га они перерабатывают до 30 тонн почвы. Почва, пропущенная через кишечник дождевых червей, содержит в 5 раз больше азота, в 7 раз больше фосфора, в 11 раз больше калия, чем обычная почва. Дождевые черви также способны перерабатывать отходы производства и мусорные кучи.

Наряду с положительным значением для человека велика и отрицательная роль многих видов животных. Среди них встречаются возбудители опасных заболеваний растений, человека и животных и их распространители. Грызуны и клещи приносят вред сельскохозяйственным растениям и промышленному земледелию, губят урожай. Они также являются резервуаром опасных инфекций.

## 5. СРЕДЫ ОБИТАНИЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

### 5.1. Понятия о среде обитания и экологическом факторе

На Земле принято различать четыре среды жизни: водную, наземно-воздушную, почву, организмы. Первой средой жизни на Земле стала вода. Постепенно организмы заселили сушу, создавая при этом почву. Параллельно с формированием разнообразия организмов в водной, наземно-воздушной и почвенной средах возникали экто- и эндопаразиты, которым средой жизни служили другие организмы.

Среды жизни обычно подразделяют на среды обитания. Под средой обитания понимают совокупность материальных тел, явлений и энергии, воздействующих на организмы. Например, озеро в водной среде жизни – это конкретная среда обитания. Среда обитания каждого организма складывается из множества элементов неорганической и органической природы и элементов, привносимых человеком в результате его хозяйственной деятельности.

В свою очередь, в средах обитания различают более узкие комплексы условий – местообитания. Они могут слагаться из абиотических условий, но могут включать и живые объекты. В любом случае, местообитание организма – это место, где он живет, или место, где его обычно можно найти.

К окружающей среде относится вся природная среда (возникшая на Земле вне зависимости от человека) и техногенная среда (созданная человеком). Понятие «окружающая среда» было введено Я. Юкскюлем (1864-1944 гг.) для «внешнего мира, окружающего живые существа в той мере, в какой он воспринимается органами чувств и органами передвижения животных и побуждает их к определенному поведению». Я. Юкскюль считал, что живые существа и среды их обитания взаимосвязаны между собой и образуют вместе единую систему - окружающую нас действительность. В процессе приспособления к окружающей среде организм, взаимодействуя с ней, отдает и принимает различные вещества, энергию, информацию. Окружающая среда – это все, что окружает организм и прямо или косвенно влияет на его состояние и функционирование. Концепция «окружающей среды» Я. Юкскюля положила начало экспериментальным исследованиям взаимоотношений животных того или иного вида со средой их обитания.

Организмы существуют в одной или нескольких средах жизни. Например, человек, большинство видов птиц, млекопитающих и др. являются обитателями только наземно-воздушной среды. Другие организмы (комары, земноводные, растения и др.) проходят разные фазы индивидуального развития в различных средах.

Каждая среда обитания представляет совокупность специфических экологических факторов. Под экологическим фактором понимают любой элемент среды, способный оказывать прямое или косвенное влияние на организмы хотя бы на протяжении одной из фаз их индивидуального развития. Экологический фактор всегда имеет количественную характеристику (см, кг, мм и т.п.).

Действие экологического фактора может быть не прямым, а опосредованным, воздействуя в этом случае через многочисленные причинно-следственные связи. Например, на «птичьих базарах», на которых наблюдается колоссальное скопление птиц, в роли экологического фактора выступает их помет. Он попадает в воду, минерализуется деструкторами и вызывает усиленное размножение водорослей. Это в свою очередь ведет к увеличению численности зоопланктона. Последним питаются рыбы, а ими – птицы. Таким образом, птичий помет как элемент среды действует не прямо, а через сложную систему взаимодействия различных экологических факторов.

Комплекс экологических факторов местообитания, который позволяет организму нормально существовать, называют экологической нишей. Экологическая ниша организма зависит не только от места, где он живет, но включает также общую сумму его требований к окружающей среде. Если местообитание – это «адрес» организма, то экологическая ниша – «функциональный статус» организма в сообществе. Для определения статуса организма в природном сообществе необходимы сведения об его активности, питании, влиянии на другие организмы, с которыми он взаимодействует, об источниках энергии и путях ее распределения; а также соответствующих популяционных характеристиках. Для характеристики экологической ниши чаще всего используются два измерения: ширина и перекрывание ниши. Группы видов в сообществе, обладающих сходными функциями и нишами одинакового размера, называют гильдиями. Виды, занимающие одинаковые ниши в разных географических областях, называют экологическими эквивалентами.

## **5.2. Общие закономерности воздействия экологических факторов на организмы**

В отношении любого фактора экологической ниши каждый организм обладает приобретенным в ходе филогенеза, генетически детерминированным, уникальным физиологическим диапазоном толерантности, в пределах которого этот фактор является для него переносимым. Сила воздействия фактора, соответствующая наилучшим показателям жизнедеятельности организма называется оптимальной, а соответствующее ей значение на шкале – оптимумом (рис. 2).

Чем больше отклонение от оптимума в ту или другую сторону, тем сильнее данный фактор угнетает жизнедеятельность особей данного вида. Поэтому таких зон угнетения (пессимума) две. Величина зоны оптимума позволяет судить об экологической амплитуде вида – тех условиях, при которых особи не только существуют, но и активно размножаются. Диапазон толерантности вида обычно неодинаков для особей разного возраста, разного пола для выполнения различных функций. Он ограничен критическими значениями данного фактора, за пределами которых нормальная жизнедеятельность особей становится невозможной. Крайние значения фактора на шкале называются минимум и максимум. Вывод о том, что рост растения зависит от того элемента питания, который присутствует в среде в минимальном количестве, стал известен как «закон минимума» (Ю. Либих, 1840).

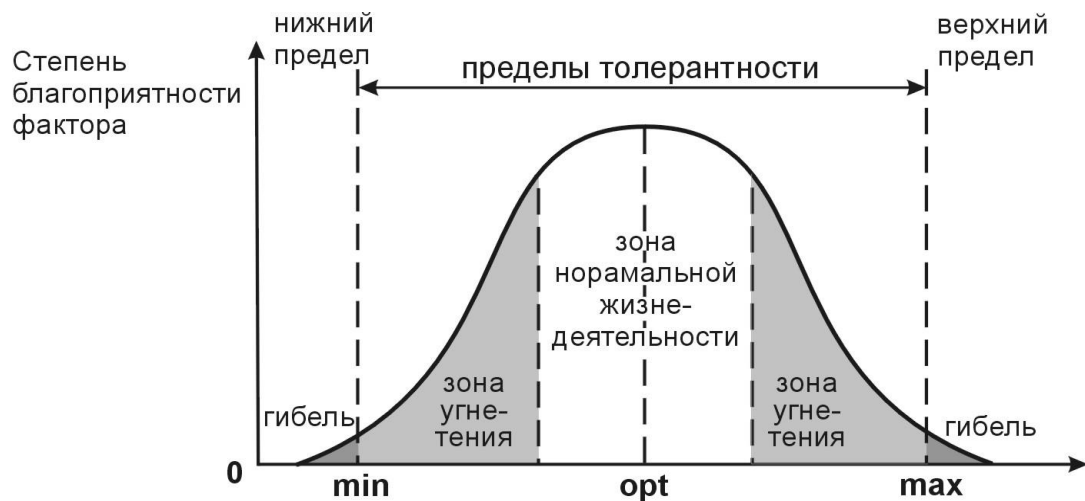


Рисунок 2 – Влияние интенсивности фактора на жизнедеятельность организма (общие закономерности)

Представление о лимитирующем влиянии максимума ввел В. Шелфорд, сформулировавший в 1913 г. закон толерантности. Этот закон лежит в основе теоретического обоснования величины предельно допустимых концентраций загрязнителей (ПДК). Применительно к ксенобиотикам нижний предел толерантности значения не имеет, а верхний предел не должен превышать ни при каких условиях. Поэтому те пороговые значения фактора, при которых в организме еще не могут произойти необратимые патологические изменения, должны приниматься в качестве ПДК. К некоторым экологическим факторам неприменимо понятие оптимума (все значения ионизирующей радиации).

Различают экологический и ценотический оптимумы видов, которые в связи с их различной конкурентоспособностью, часто не совпадают у одного и того же вида. Так как отдельные факторы среды могут взаимозаменяться, их различные сочетания могут вызывать сходные реакции. Поэтому в природе

существуют отличающиеся по форме и по размерам от диапазонов толерантности экологические диапазоны присутствия (экологические потенции), которые отражают фактическую реакцию организма при воздействии всего комплекса факторов среды (рис. 3).

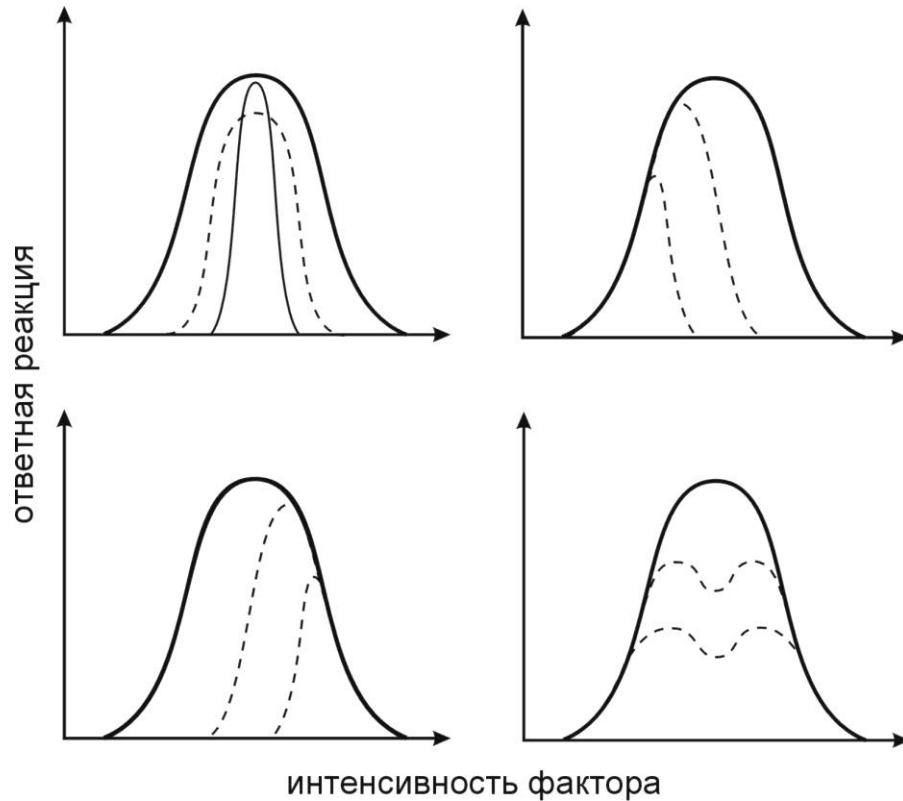


Рисунок 3 – Типы диапазонов экологического присутствия (-----) и физиологической толерантности (————)

### 3. Принципы классификации экологических факторов

Любой организм в природной среде подвергается воздействию огромного числа факторов. Классическим и наиболее традиционным делением экологических факторов считается их подразделение на три основные группы: абиотические (температура, свет, влажность, давление и др.), биотические (факторы питания и различных взаимодействий особей и их группировок между собой, популяционные характеристики и др.), антропогенные (рожденные деятельностью человека). В основе данной классификации лежит происхождение факторов.

В соответствии со способностью экологических факторов реагировать изменением на обратное воздействие объекта их делят на внешние и внутренние. Внешние – экологические факторы, действия которых вызывают определенные изменения в экосистемах, но сами они практически не

испытывают обратного воздействия (солнечная радиация; оптимальное давление; скорость течений, ветра и др.). Внутренние – экологические факторы, испытывающие на себе обратное воздействие организмов и поэтому изменяющиеся (характеристики приземного слоя атмосферы, запасы различных веществ, характеристики почвы, численность популяций и др.).

Широко распространена также классификация экологических факторов на две категории: 1) факторы, не зависящие от плотности популяции (климатические и др.); 2) факторы, зависящие от плотности популяции (преимущественно биотические). В зависимости от результата воздействия экологические факторы принято делить на три группы: 1) ограничители; 2) модификаторы; 3) раздражители.

*Ограничители* – экологические факторы, имеющие в конкретных условиях пессимальное значение, т.е. наиболее удаляющееся от оптимума; они устраняют виды с территорий, изменяя их ареал. *Модификаторы* – экологические факторы, изменяющие демографические характеристики популяций, влияющие таким образом на плотность популяций. *Раздражители* – экологические факторы, способствующие появлению у организмов адаптивных модификаций (количественное изменение обмена веществ; такие качественные изменения как спячка, листопад и др.).

Экологические факторы классифицируют и по многим другим признакам: по времени возникновения, по периодичности, по очередности действия, по среде возникновения и др.

### **5.3. Краткая характеристика важнейших абиотических факторов среды**

Абиотический компонент экосистемы (совокупность абиотических факторов) в свою очередь подразделяется на: 1) эдафические (почвенные); 2) климатические; 3) топографические и др. физические факторы (в том числе воздействие волн, морских течений, огня).

*Эдафические факторы.* Почвой называют слой вещества, лежащий поверх горных пород земной коры. В ее состав входят четыре важных структурных компонента: 1) минеральная основа (скелет) – 50-60 %; 2) органическое вещество – до 10 %; 3) воздух – 15-25 %; 4) вода – 25-35 % от общего состава почвы. Таким образом, почва представляет собой 3-х фазную систему из твердого, жидкого и газообразного вещества.

Минеральный скелет почвы – это неорганический компонент, возникший из материнской горной породы в результате различных видов выветривания. Минеральные частицы различаются по размеру (от валунов и камней до песка и физической глины). Структура почвы определяется соотношением песка

( $d > 0,002$  мм) и глины ( $d < 0,002$  мм). Всего выделяют 11 структурных классов почвенной структуры. Идеальная почва содержит приблизительно равные количества физического песка и глины (суглинок).

Большая часть минеральных частиц имеет кристаллическую структуру. Песок состоит в основном из очень инертного минерала – кварца. Кремнезем служит источником силикат-ионов ( $\text{SiO}_4^{2-}$ ), которые, соединяясь с катионами ( $\text{Al}^{3+}$ ,  $\text{Fe}^{3+}$ ,  $\text{Fe}^{2+}$ ), образуют электро-нейтральные силикаты, обладающие кристаллической структурой.

Глинистые минералы образуют в почве коллоидные суспензии. Каждый кристалл такого минерала содержит слой силиката и слои гидроокиси алюминия. В результате у них формируется отрицательный заряд, который нейтрализуется катионами из почвенного раствора. Благодаря этому ион калия не выщелачивается из почвы, а вступает в обменные реакции с почвенным раствором и растительными тканями.

Органическое вещество почвы (гумус, перегной) образуется при разложении остатков организмов и их частей детритофагами и редуцентами. Гумус – это сложная смесь изменчивого состава, образованная органическими молекулами различных типов (фенольные соединения, карбоновые кислоты и сложные эфиры жирных кислот). Гумус находится в коллоидном состоянии, отдельные его частицы образуют комплексы с глинистыми минералами. Так же как и глина, гумус обладает высокой катионообменной способностью.

Воздух находится в почве в промежутках между частицами почвы, которые называют некапиллярными. Почвенный воздух имеет сходный состав с воздухом атмосферы, но в нем меньше кислорода и больше диоксида углерода.

Вода находится в почве в различных формах: 1) гравитационной влаги, которая удерживается вокруг почвенных частиц, но свободно передвигается вниз до грунтовых вод; 2) гигроскопической влаги, находящейся вокруг коллоидных частиц и более прочно удерживающейся в почве; 3) капиллярной влаги, которая находится в капиллярных промежутках почвы поверх гигроскопической влаги, и свободно перемещается от частиц с большим количеством влаги к частицам с меньшим; 4) парообразной влаги; 5) льда.

К эдафическим факторам также относят химические характеристики почвы: концентрацию водородных ионов (pH), содержание  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ , и др. катионов, содержание N, P и K.

*Климатические факторы.* Свет – это один из наиболее важных для жизни абиотических факторов. Если пренебречь небольшими количествами энергии, идущей из раскаленных недр Земли, то вся энергия, получаемая поверхностью Земли, исходит от Солнца (99,9 % в общем балансе энергии Земли). Солнечная радиация представляет собой электромагнитное излучение в

широком диапазоне волн. Практически поверхности Земли достигают только видимые лучи с длиной волны от 3900 до 7700 А°, небольшая часть ультрафиолетовых лучей и инфракрасных лучей.

Часть радиации, отражается от облаков и уходит в мировое пространство (42 %). Другая часть, приходящаяся на инфракрасную часть спектра, поглощается водяным паром и участвует в нагревании воздуха. Ультрафиолетовые лучи, губительные для жизни, поглощает озон, образующийся на высоте 20-25 км. Остающаяся солнечная радиация (приблизительно 43 %) достигает Земли либо в форме прямой (27 %), либо рассеянной (16 %) солнечной радиации. Рассеяние вызывается молекулами атмосферных газов (это придает небу голубой цвет) и твердыми частицами, находящимися в воздухе во взвешенном состоянии (это придает небу беловатый или сероватый оттенок, особенно над большими городами). Изходящей на Землю радиации с экологической точки зрения только инфракрасные, видимые и ультрафиолетовые лучи играют биологическую роль. Значение остальных еще мало известно, если не считать их мутагенного воздействия.

Количественными характеристиками солнечной радиации служат ее интенсивность (количество светового потока, приходящегося на перпендикулярную лучам поверхность в единицу времени, выражается в Дж/см<sup>2</sup>/мин.) и освещенность (световой поток, приходящийся на единицу площади поверхности, выраженный в люксах (1лк = 1 люмен на 1 м<sup>2</sup>). Интенсивность радиации измеряется актинометрами и пиргелиометрами, освещенность – люксметрами. Для оценки света, кроме количественных характеристик важно знать и качественный состав, то есть соотношение лучей разной длины волны.

Свет – один из самых динамичных факторов среды, имеет годовую, сезонную и суточную ритмику. Количество и качество радиации, поступающей на Землю, в первую очередь зависит от географической широты местности (чем она меньше, тем больше радиация). Влияет на радиацию и ряд причин местного характера: 1) состояние атмосферы; 2) особенности рельефа – крутизна и экспозиция склонов и др.; 3) альбедо – отражающая способность поверхности, на которую падает свет.

*Важнейшие процессы, происходящие в организмах с участием света:*

1. Фотосинтез. В среднем 1-5 % падающего на растения света используется для фотосинтеза. Свет необходим и для синтеза хлорофилла.
2. Транспирация. Около 75 % солнечной радиации расходуется на испарение воды растениями.
3. Фотопериодизм. Важен для синхронизации жизнедеятельности и поведения организмов.



4. Движение. Фототропизмы, фотонастии у растений. Фототаксис у животных.

5. Зрение. У животных зрение – главная сенсорная функция. Гремучие змеи и кальмары видят инфракрасное излучение, пчелы – ультрафиолетовую часть солнечного спектра, человек – от фиолетовых до темно-красных лучей.

6. Прочее. Синтез витамина Д у человека. Защитные приспособления к ультрафиолетовым лучам (загар, поведенческие реакции избегания и др.).

*Температура.* Главный источник тепла – солнечное излучение, но еще есть геотермальные источники. Жизнь – это способ существования белковых тел и нуклеиновых кислот, поэтому границы существования жизни – это температуры, при которых возможно нормальное строение и функционирование этих соединений. В среднем это температуры от 0 до +50°C (однако целый ряд организмов обладает специализированными белками и приспособлены к активному существованию при других температурах). Между этими крайними точками интенсивность метаболизма удваивается при повышении температуры на каждые 10°C. Большинство организмов способны контролировать температуру тела (гомойотермные), другие нет (пойкилотермные).

Температура зависит от географической широты, сезона, времени суток, экспозиции, типа среды обитания (в водной среде из-за высокой теплоемкости воды не происходит резких изменений температуры, т.е. температурные условия здесь более стабильны, чем на суше).

*Влажность.* Вода необходима для жизни, так как протекание всех химических процессов в клетках и функционирование организмов в целом, возможны только при достаточной обеспеченности их водой. Вода может быть лимитирующим фактором в наземных экосистемах.

Вода поступает из атмосферы в виде осадков: дождя, снега, града, росы. В природе происходит ее распределение на поверхности суши. В этом цикле вода может находиться в газообразном, жидком и твердом состоянии.

Вся вода на Земле подразделяется на морскую (океаны – 97 %) и пресную воду – 3 % (пласты льда – 74,5 %; грунтовая вода – 25,08 %; озера – 0,3 %; почвенная влага – 0,06 %; атмосфера – 0,035 %; реки – 0,03 %).

*Ветер.* В атмосфере и в океане постоянно происходит циркуляция, энергию которой поставляет Солнце. Результатом этой циркуляции является перераспределение водяных паров и других газов, так как атмосфера захватывает их в одном месте (где вода испаряется), переносит и отдает в другом месте (с дождем).

*Топографические факторы.* Главный топографический фактор – высота. С высотой снижается средняя температура, увеличивается суточный перепад

температур; возрастают количество осадков, скорость ветра и интенсивность радиации; понижаются атмосферное давление и концентрации газов. Все эти факторы влияют на растения и животных, обуславливая вертикальную зональность. К топографическим факторам также относятся экспозиция склона и его крутизна, пожары и др.

#### **5.4. Адаптации организмов к изменяющейся среде**

Для каждого организма, и в целом для вида, существует свой оптимальный режим условий. Он неодинаков даже для отдельных стадий развития одного организма. В зависимости от того, какой уровень оптимума того или иного фактора наиболее приемлем для видов, среди них различают тепло- и холодолюбивые, влаго- и сухолюбивые, приспособленные к высокой или низкой концентрации соли в среде и т.д. Для каждого вида характерна и степень выносливости к определенному фактору среды.

Свойство видов адаптироваться к тому или иному диапазону факторов среды обозначают понятием «экологическая пластичность». Чем шире диапазон колебаний экологического фактора, в пределах которого данный вид может развиваться и размножаться, тем выше его экологическая пластичность, тем шире диапазон его толерантности. Экологически непластичные (маловыносливые) виды называют стенобионтами (от гр. *stenos* – узкий), более выносливые – эврибионтами (от гр. *euryus* – широкий).

Эврибионтность обычно способствует широкому распространению видов, но таких организмов на Земле очень мало. Чаще всего эври- или стенобионтность проявляется к конкретному фактору. Отношение организмов к колебаниям того или иного фактора выражают прибавлением приставки эври- или стено- к названию фактора. Например, по отношению к температуре различают эвритермные и стенотермные организмы, к соли – эври- и стеногалинные и т.д.

Любое свойство организма, обеспечивающее его выживание в окружающей среде и способствующее добыванию пищи, использованию других ресурсов и защищающее его от врагов и экстремальных условий среды, называется адаптацией. Практически любой организм имеет комплекс разнообразных адаптаций. Выделяют три типа адаптаций: структурные, физиологические и поведенческие. *Структурные* адаптации затрагивают различные формы тела (строение ног и клюва у птиц; стебля, листьев, корней, цветков, плодов – у растений; форма тела и плавники у рыб и т.д.). Например, для светолюбивых растений характерны приземистость, расположение листьев в розетке, укороченные побеги и др.; в Арктике и в высокогорьях большинство насекомых имеют темную окраску тела для усиленного поглощения солнечных

лучей; жизнь при сумеречном освещении часто приводит к гипертрофии глаз у животных (совы и другие животные, ведущие ночной образ жизни).

*Физиологические* адаптации внешне почти не проявляются. Например, у корабельных червей, питающихся древесиной, в пищеварительном тракте есть особый фермент, позволяющий им переваривать такой корм. Кенгуровая крыса юго-западных пустынь Северной Америки благодаря чрезвычайно экономичному обмену веществ способна обходиться без воды всю жизнь, потребляя семена с высоким содержанием воды. В высокогорьях выживают виды, которые приспособились к разреженной атмосфере благодаря особой форме гемоглобина, связывающего и переносящего кислород намного эффективнее, чем у равнинных видов животных. *Поведенческие* адаптации широко распространены среди животных (впадение в спячку, перемена позы, перемещение в пространстве, смена мест обитания и др.).

В отношении теплокровных животных известны три правила: 1) правило Бергмана – размеры тела тем меньше, чем теплее климат, и тем больше, чем он холоднее; 2) правило Аллена – выступающие части тела в холодном климате короче, чем в теплом; 3) правило Глогера – окраска животных в холодном и сухом климате светлее, чем в теплом и влажном. Эти правила равнозначны для всех млекопитающих, включая человека, и управляют их адаптациями. Например, монголоиды, сформировавшиеся в суровом климате Центральной Азии, имеют более короткие конечности, чем другие расы, что способствует меньшей отдаче тепла; эскимосы лучше переносят морозы, потребляя больше кислорода и производя больше тепла.

Однако адаптации человека в целом не столь яркие, как у животных. Одна из причин этого явления – это то, что человек в эволюционном плане – существо молодое. Человек специализировался на разносторонности во всем, что позволило занять ему, не дифференцируясь на виды, большое количество экологических ниш: он живет везде – от Арктики до Антарктиды и может питаться любой пищей. Человек не поддался естественному отбору с постепенным накоплением адаптаций. Он создал огонь, одежду, оружие и другие элементы среды, независимые от его тела, но усиливающие его адаптивные способности, в том числе и специфические.

Существуют три основных пути адаптаций организмов к изменяющейся среде: активный, пассивный и избегание неблагоприятных воздействий.

*Активный* путь – это усиление сопротивляемости, развитие регуляторных механизмов, позволяющих осуществлять все жизненные функции организмов, несмотря на отклонение экологического фактора от оптимального значения. Так, активное противостояние иссушению характерно для растений (суккуленты) и животных (ксерофильные насекомые и др.) аридных районов.

*Пассивный* путь – это подчинение жизненных функций организма изменению факторов среды. В отношении тепла этот путь свойственен всем растениям и пойкилотермным животным, которые отличаются более низким уровнем обмена веществ. Пассивное подчинение водному дефициту проявляют организмы, способные выносить высушивание (лишайники, нематоды, напочвенные водоросли и др.) и виды, впадающие в летнюю спячку (суслики и др. грызуны).

*Избегание неблагоприятных воздействий* – общий способ для всех групп организмов. Они вырабатывают такие жизненные циклы, при которых более уязвимые стадии развития завершаются в самые благоприятные сроки. Например, карликовость тундровых растений помогает использовать тепло приземного слоя и избегать влияния низких температур воздуха.

Под влиянием факторов окружающей среды различные признаки организма изменяются в различной степени. Одни из них экологически пластичны и изменчивы, другие менее пластичны, третьи лишь незначительно могут быть изменены условиями среды. Границы изменчивости признака, вызванной влиянием среды и не связанной с изменением генотипа, называют его нормой реакции. Норму реакции обуславливают гены организма, а от среды зависит, какой вариант в пределах этой нормы реакции реализуется в данном случае. Степень выраженности и частота проявления генов в фенотипе определяются их различными формами взаимодействия, а также факторами среды. Таким образом, наследуются не признаки организма, а способность его генотипа в результате взаимодействия с условиями развития давать определенный фенотип, или, иначе говоря, наследуется норма реакции организма на внешние факторы среды. Широкая норма реакции (широкая приспособляемость) в природных условиях может иметь большое значение для сохранения и процветания вида.

### **5.5. Краткая характеристика важнейших биотических факторов среды**

Распространение и численность организмов ограничиваются не только условиями абиотической среды, но и их отношениями с другими организмами как того же вида, так и других. Непосредственное живое окружение организма составляет его биотическую среду, а ее факторы называются биотическими (численность, плотность, структура популяций и др.).

Биотические взаимоотношения делят на две группы: внутривидовые (действующие на уровне популяций) и межвидовые (действующие между популяциями разных видов). Внутривидовые отношения (конкуренция, взаимопомощь, каннибализм) создают особую экологическую ситуацию, как

в популяции, так и в сообществе в целом. К этой группе факторов принадлежат и особенности поведения животных при групповом образе жизни («эффект группы»). Например, при росте популяции, когда ее численность приближается к максимуму, вступают в действие внутренние физиологические механизмы регуляции численности: возрастает смертность, снижается плодовитость, возникают стрессы, драки и т.п., то есть пространство и пища становятся предметом конкуренции.

К межвидовым отношениям относятся: 1) конкуренция; 2) хищничество; 3) паразитизм; 4) аменсализм; 5) мутуализм и симбиоз; 6) комменсализм; 7) взаимопомощь; 8) нейтрализм.

*Конкуренция.* Конкурентными называют отношения, возникающие между видами со сходными экологическими требованиями. Это единственная форма экологических отношений, отрицательно сказывающаяся на обоих партнерах. Если два вида с одинаковыми экологическими потребностями окажутся в одном сообществе, рано или поздно один конкурент вытесняет другого. Это закон (принцип) конкурентного исключения Гаузе (по имени русского ученого Г.Ф. Гаузе, подтвердившего его экспериментально в 1932 г.). Победителем в конкурентной борьбе оказывается вид, который имеет в данной экологической обстановке хотя бы небольшие преимущества перед другим. В результате конкуренции в биоценозе уживаются совместно только те виды, которые смогли разойтись в своих экологических требованиях, то есть занять различные экологические ниши.

Таким образом, конкуренция, возникающая между экологически близкими видами, может иметь два следствия – либо вытеснение одного вида другим, либо расхождение обоих видов по своей экологической специализации. Механизмы выхода из конкуренции при этом различные: 1) размерная дифференциация; 2) пространственная дифференциация; 3) различия во времени активности; 4) поведенческая дифференциация. Любой из этих механизмов ведет к эффекту экологического высвобождения. Например, совместно могут обитать несколько травоядных видов из одной трофической группы, когда сбор пищи приурочен к разным ярусам растений, к разным участкам местообитания или к разному времени суток и т. д. (так, ястребы питаются днем, совы – ночью; львы охотятся на более крупных животных, а леопарды – на более мелких).

Конкурентные отношения – один из важнейших механизмов формирования видового состава ценозов, пространственного распределения видов и регуляции их численности. Они играют большую роль в эволюционном развитии видов. Различают прямую конкуренцию

(интерференцию) и непрямую (эксплуатацию). Интерференция – одна из форм внутривидовой конкуренции, связанная с борьбой за местообитание, выражающейся в прямых столкновениях между особями (например, защита индивидуальной территории у животных). Примером эксплуатационной конкуренции служат взаимоотношения между кустарниками и травами в аридных районах. Так, быстро растущие однолетние травы с глубокой корневой системой снижают содержание влаги в почве до такого уровня, при котором проростки кустарников не могут выжить. Со своей стороны более высокие кустарники, затеняя травы, способствуют их угнетению.

Из принципа Гаузе следует, каждый вид в природе занимает определенное своеобразное место. Оно определяется положением вида в пространстве, выполняемыми им функциями в сообществе и его отношением к абиотическим условиям существования. Место, занимаемое видом или организмом в экосистеме, называется экологической нишей. Экологическая ниша как функциональное место вида в экосистеме не может долго пустовать. Известно правило обязательного заполнения экологических ниш: пустующая экологическая ниша всегда бывает естественно заполнена.

*Хищничество и паразитизм.* Отношения типа «хищник-жертва», «паразит-хозяин» основаны на прямых пищевых связях, которые для одного имеют отрицательные, а для другого положительные последствия. Любой гетеротрофный организм, который может существовать за счет ловли и умерщвления животных – хищник. Ему свойственно охотничье поведение. Хищники подразделяются на собирателей и ловцов. Собиратели (насекомоядные птицы – зяблики, кулики и др.) ведут поиск и сбор добычи. У них размеры тела значительно превышают размеры жертв, численность жертв высокая и они легко доступны. Ловцы тратят на добычу жертв много сил и энергии. Хищничество, связанное с активным поиском и энергичными способами овладения сопротивляющимися и убегающими жертвами, ведет к выработке разнообразных экологических адаптаций, как у ловцов, так и их жертв.

Виды жертвы выработали целый ряд защитных механизмов, зависящих от их степени активности. При активном способе защиты от врагов естественный отбор способствует развитию органов чувств, быстроты реакции, скорости бега, инстинктов обманного поведения – все это ведет к прогрессивной эволюции группы. При пассивном способе защиты у жертв развивается покровительная окраска, твердые панцири, шипы, иглы, инстинкты затаивания и др. В свою очередь трудность обнаружения и поимки жертв способствует у хищников отбору на лучшие органы чувств, на быструю реакцию, выносливость при преследовании и т.д. Таким образом, экологические связи системы «хищник-

жертва» направляют ход эволюции сопряженных видов. Хищники обычно эвритрофны. Большинство из них способно переключаться с одной добычи на другую, особенно на ту, которой много и она доступнее. Это их обязательное приспособление, без него (при узкой специализации) они находились бы в сильной зависимости от численности определенного вида жертвы.

Паразитизм в отличие от хищничества характеризуется стенотрофностью. Так как хозяин обеспечивает паразиту не только пищу, но и микроклимат, защиту и т.п., то, чем выше приспособленность паразита к условиям существования, тем вероятнее его успех в размножении и оставлении потомства. Среди паразитов преимущество получают те, которые способны более полно и длительно использовать хозяина, не приводя к его слишком ранней гибели и обеспечивая тем самым себе наилучшее существование. Паразит изнуряет, но не губит хозяина. В свою очередь, отбор на сопротивляемость организма хозяина также приводит к тому, что вред от присутствия в нем паразита становится все менее ощутимым. В ходе эволюции первоначально острые отношения хозяина и паразита могут перейти в нейтральные и даже во взаимопользующую постоянную связь двух видов.

Катастрофический вред от паразитов выражен преимущественно лишь в тех связях, которые еще не стабилизированы длительным ходом естественного отбора. Поэтому случайно занесенные вредители поражают сельскохозяйственные растения или животные часто намного сильнее, чем местные. Среди паразитических отношений есть и такие, при которых гибель хозяина – обязательное следствие пребывания в нем паразита. Этот тип связей характерен для насекомых, откладывающих свои яйца или личинки в других. Такие насекомые называются паразитоидами.

Основная экологическая роль хищничества и паразитизма состоит в том, что, последовательно питаясь друг другом, организмы создают условия для круговорота веществ, без которого невозможна жизнь. Кроме того, эти отношения служат способом взаимной регуляции численности видов.

*Математическая модель конкуренции Лотки-Вольтерры.* Математическую модель взаимодействия животных первым предложил А. Лотка (1923, 1925). Он разработал теорию взаимоотношений животных в системе «паразит-хозяин». Независимо от него В. Вольтерра разработал математическую модель взаимодействия животных в системе «хищник-жертва». Он же проанализировал и взаимоотношения, возникающие между двумя конкурирующими видами. Результаты исследований А. Лотки и В. Вольтерры в основном сходны. Уравнения, предложенные ими, можно использовать для моделирования конкурентных взаимоотношений. Для

некоторого ограниченного пространства, когда каждый вид имеет определенный уровень равновесия, одновременный рост их популяций может быть выражен следующими уравнениями:

$$\frac{dN_1}{Dt} = r_1 N_1 \frac{K_1 - N_1 - \alpha N_2}{K_1} \quad (9)$$

$$\frac{dN_2}{Dt} = r_2 N_2 \frac{K_2 - N_2 - \beta N_1}{K_2} \quad (10)$$

где  $N_1$  и  $N_2$  – численность первого и второго вида;  $K_1$  и  $K_2$  – предельная плотность их популяций, которая может быть достигнута при отсутствии конкурента;  $\alpha$  и  $\beta$  – коэффициенты конкуренции, характеризующие тормозящее влияние второго вида на первый и наоборот (они, как правило, меньше единицы).

Из уравнений следует, что подавляющее влияние каждой особи второго вида на первый равно  $\alpha / K_1$ , а первого на второй –  $\beta / K_2$ . Исход конкуренции зависит от относительных значений  $K_1$ ,  $K_2$ ,  $\alpha$  и  $\beta$ . Их различные комбинации дают четыре варианта воздействия видов друг на друга (табл. 2).

Пользуясь уравнениями (1) и (2) можно определить, какой должна быть плотность популяций каждого вида, чтобы они не могли увеличивать свою численность. Очевидно, что  $N_1$  не может возрасть при  $N_2 = K_1 / \alpha$ , а когда  $N_1$  достигает величины  $K_2 / \beta$ , не может увеличиваться  $N_2$ .

В природе не наблюдается строго циклических колебаний численности конкурирующих видов, предполагаемых моделью Лотки-Вольтерры. Тем не менее, принцип математического моделирования сложных межвидовых взаимоотношений позволяет значительно углубить представления о механизмах регуляции численности популяций видов в биоценозах.

*Симбиотические и другие взаимоотношения.* В природе широко распространены взаимовыгодные (мутуалистические) отношения видов, степень развития которых может быть различной – от временных контактов до такого состояния, когда присутствие партнера становится обязательным условием жизни каждого из них. Подобные, неразделимые, полезные связи двух видов получили название симбиоза.

Классический пример *симбиоза* – лишайники, которые представляют собой тесное сожительство гриба и фотобионта (цианобактерии или зеленой водоросли). Гриб получает от фотобионта органические вещества, а фотобионт – воздух и неорганические соли, защиту от чрезмерного высыхания и



инсоляции. Отношения компонентов в лишайнике выгодны обоим еще и потому, что длительная адаптация друг к другу привела к возникновению качественно новых симбиотических свойств лишайника как единого организма (принцип эмерджентности). Эти новые свойства позволили лишайникам широко расселиться по всей Земле, занимая специфические экологические ниши. Существование в природе более 20 тыс. видов лишайников также свидетельствует об успехе такого способа существования.

Таблица 2 – Возможные варианты конкуренции по А. Лотке и В. Вольтерре

| Характер взаимоотношений                           | Варианты при условиях:                               |   |
|--|--|---|
|  | Вид 1 подавляет вид 2<br>( $K_2/\beta < K_1$ )       | вид 1 не подавляет вид 2<br>( $K_2/\beta > K_1$ )                             |
| Вид 2 подавляет вид 1<br>( $K_1/\alpha < K_2$ )    | Каждый вид может подавлять друг друга<br>(вариант 3) | Всегда побеждает вид 2<br>(вариант 2)   |
| Вид 2 не подавляет вид 1<br>( $K_1/\alpha > K_2$ ) | Всегда побеждает вид 1<br>(вариант 1)                | Ни один из видов не подавляет другой – устойчивое сосуществование (вариант 4) |

К типичным симбиотическим отношениям организмов также относятся: микориза, сожительство бобовых растений с клубеньковыми бактериями, отношения термитов и жвачных животных с их кишечными сожителями и др.

Форму биотических взаимоотношений, при которой сожительство видов на одной территории не влечет никаких последствий, называют *нейтрализмом*. Эти отношения обычно развиты в насыщенных видами сообществах, где они не связаны друг с другом непосредственно, а зависят от состояния сообщества в целом.

При *аменсализме* для одного из двух взаимодействующих видов последствия взаимного обитания отрицательны, а для другого безразличны. Такая форма взаимодействия чаще встречается у растений. Например, травы под пологом леса испытывают отрицательное влияние со стороны затеняющих их деревьев, тогда как для последних такое соседство может быть безразличным.

Другой вариант взаимоотношений видов в сообществе – *комменсализм*. Извлекая пользу для себя (пища, убежище) виды – комменсалы не приносят второму виду никакого вреда или пользы. Примерами комменсализма являются: поселение эпифитов на деревьях, насекомых в норах и гнездах, обитание личинок насекомых в жидкости кувшинок насекомоядных растений и др. Отношения типа комменсализма очень важны в природе, так как

способствуют более полному освоению среды и использованию пищевых ресурсов.

Таким образом, с общеэкологических позиций все виды необходимы друг другу. В естественных условиях ни один вид не стремится и не может привести к уничтожению другого. Более того, исчезновение кааого-либо естественного врага из экосистемы может привести к вымиранию того вида, на котором развивается этот враг. Отношения между организмами являются одним из основных регуляторов численности и пространственного распределения видов в природе. Негативные взаимодействия между организмами проявляются сильнее на начальных стадиях развития сообщества или в нарушенных сообществах. В процессе развития сообществ обнаруживается тенденция к уменьшению роли отрицательных взаимодействий и увеличению положительных, повышающих степень выживания взаимодействующих видов.

Все эти обстоятельства человек должен учитывать при проведении мероприятий по управлению экосистемами и отдельными популяциями с целью использования их в своих интересах, а также предвидеть косвенные последствия.

## 6. СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ

### 6.1. Понятие о популяциях в экологии

Термин популяция (лат. *populus* – народ, население) впервые стал употребляться в литературе с начала XX века. В 1903 г. известный датский генетик и селекционер В.И. Иоганнсен определил популяцию как совокупность биотипов (групп гомозиготных и гетерозиготных особей, имеющих одинаковый генотип) и противопоставил ей чистую линию из гомозиготных особей, изменчивость внутри которой носит фенотипический характер.

С этого времени популяция стала объектом изучения генетики и понимается как группа особей, наследственность которых объединена посредством свободного скрещивания. При этом генетики не отвергают существование популяций у апомиктичных и самоопыляющихся форм. Но они считают главными (менделевскими) только те популяции, внутри которых особи свободно скрещиваются между собой. Именно к ним применим закон Харди-Вайнберга (1908), согласно которому соотношение частот генотипов в популяции при отсутствии миграций, отбора, мутаций сохраняется постоянным из поколения в поколение. Имея математическую сущность, этот закон дает возможность рассчитать равновесное состояние для идеальной популяции и проанализировать причины отклонений в структуре реальных популяций от этого состояния.

Несколько позже генетиков к изучению популяций обратились экологи. Они определяют популяцию как часть населения вида, занимающую определенную территорию. Это, без сомнения, слишком общая характеристика популяции, но в ней подчеркиваются два главных момента: 1) популяция – совокупность особей одного вида; 2) популяция всегда обособлена территориально. Таким образом, экологи в отличие от генетиков, считают важным не только взаимодействие особей популяции между собой, но и с условиями среды обитания (ее абиотическими и биотическими компонентами). Кроме того, они не сводят взаимодействие особей только к процессам скрещивания и не абсолютизируют их необходимость. В этом заключается специфика экологического подхода к изучению популяций.

На современном этапе развития экологии одним из самых популярных в научной отечественной литературе является определение популяции А.М. Гилярова (1990): «Популяция – это любая, способная к воспроизведению, совокупность особей одного вида, более или менее изолированная в пространстве и времени от других аналогичных совокупностей того же вида».

Популяция – элементарная единица эволюции, форма существования вида в природе. Каждый вид, занимая определенный ареал, представлен в нем

иерархической системой популяций. Различают следующие типы популяций: географические, экологические и ценоотические. Между географическими популяциями существуют географические и климатические преграды, препятствующие свободному обмену между ними генетической информацией. Это самые крупные популяции видов, внутри которых существуют экологические (эдафические) популяции, которые разделены экологическими условиями. Обмен генетической информацией в экологических популяциях возможен. В свою очередь экологические популяции включают более мелкие ценоотические популяции (ценопопуляции), приуроченные к определенным биоценозам. Между ценоотическими популяциями постоянно происходит свободное скрещивание и обмен генетической информацией.

Как видим, обособленность популяций внутри вида зависит от разных причин: рельефа местности; климата; биологических особенностей вида (подвижности зачатков или взрослых особей, способности преодолевать естественные преграды, адаптироваться к новым условиям среды, конкурентной мощности, поведенческой стратегии, образа жизни, типа питания и др.); наличия достаточных ресурсов среды (пищи, убежищ и т.д.).

Различия между отдельными популяциями могут быть выражены в разной степени. Они могут затрагивать не только их групповые характеристики, но и качественные особенности физиологии, морфологии и поведения отдельных особей. Эти различия создаются в основном под влиянием естественного отбора, приспособляющего каждую популяцию к конкретным условиям ее существования. Например, популяции зайца-беляка из разных частей ареала различаются окраской, размерами, строением пищеварительной системы.

## **6.2. Основные популяционные характеристики**

Популяции, как групповые объединения, обладают рядом специфических свойств, которые не присущи отдельной особи. Их называют основными характеристиками популяции.

*Популяционный ареал.* Очень важным при характеристике популяции является пространство, на котором популяция существует в течение своей жизнедеятельности. Подобное пространство называют *ареалом* популяции. Популяции формируются исторически в определенных экологических условиях, поэтому каждая популяция характеризуется экологической определенностью – распространена на своем популяционном ареале в пределах ареала вида. Его протяженность (размеры) зависит, прежде всего, от биологических особенностей вида (например, популяции крупных животных,

способных преодолевать большие пространства, имеют больший ареал, чем популяции мелких животных с ограниченной подвижностью).

Поскольку ареал представляет собой участок суши или акватории, заселенный организмами определенного вида, то наиболее полное и точное его описание мы получаем путем отображения его на географической карте. Приняты два способа изображения ареалов – точечный и контурный. Нередко, в обиходе, даже сами ареалы называют точечными или контурными.

Несмотря на уникальность каждого ареала, их сопоставление позволило биогеографам выявить характеристики внешней среды, или группы факторов, которые порознь или в разных сочетаниях ограничивают распространение видов и тем самым определяют положение границ их ареалов. Это: *физико-географические факторы* (береговые линии, горные системы, глубина водоемов, границы между океаническими водными массами и т.п.); *климатические факторы* (изотерма января, общегодовая сумма положительных температур, или число дней в году со средними положительными температурами, количество осадков, коэффициент влажности воздуха, - представляющий отношение осадков к показателю испарения, и т.д.); *эдафические факторы* (механические и физические свойства субстрата); *биотические факторы* (топические, трофические и форические отношения); *биоценотические условия* (обуславливают четкую приуроченность популяций конкретного вида к какому-либо единственному биогеоценозу).

В ареале выделяют *зону оптимума* – территорию, на которой вид представлен наибольшим количеством популяций и *зону пессимума* – область, на которой популяции неустойчивы. В зоне оптимума вид проявляет максимум доступной ему эвритопности, заселяя несколько разнообразных биотопов. Эту часть ареала вида иногда называют его *ценоареалом*.

Периферия ареала представляет *область стерильного выселения*, в которой условия настолько неблагоприятны для вида, что особи в популяциях либо вообще не приступают к размножению, либо не дают жизнеспособного потомства (например, липа на северо-восточной границе ареала, где она представлена не высокорослым деревом, а кустарником, существующим под пологом еловых и елово-мелколиственных лесов). Ареалы меняются со временем. Область первичного возникновения вида называется его первичным ареалом. Далее особи могут расселяться, приводя к расширению ареала. В отдельных местностях может, в тоже время, наблюдаться локальное вымирание, что приводит к сокращению и фрагментации ареала.

Территории, на которых сохраняется вид, сокративший свой ареал, называют *рефугиумами*. Популяционный ареал динамичен, он может расширяться или сокращаться по годам и даже в связи с сезонами года.

Значительное расширение ареала происходит при миграциях животных. Постепенное освоение нового пространства способствует формированию новых популяций в процессе адаптации вида к новым условиям среды.

Выделяют несколько типов ареалов: *сплошной и дизъюнктивный (разорванный)*. Небольшие ареалы, занимающие какую-либо ограниченную территорию, относят к *эндемическим*. Эндемизм возникает вследствие двух причин. Любой вид вначале распространен на очень ограниченной территории (представлен несколькими популяциями) и оказывается ее эндемиком вследствие того, что его ареал попросту еще не успел расшириться. Это явление *неоэндемизма*, обусловленное молодостью вида. Эндемитами могут стать и древние виды, сократившие свой ареал и сохраняющиеся только в небольших рефугиумах, где условия остаются более или менее приемлемыми для их существования. Это *палеоэндемизм*, вызванный значительным изменением среды на большей части бывшего ареала вида. Также выделяют реликтовые виды и реликтовые ареалы. Под первыми понимают виды, относящиеся к древним таксонам, пик развития которых приходился на прошлые геологические эпохи. Под вторыми, понимают ареалы, значительно сократившие свою площадь.

Сосуществование видов подчиняется правилу конкурентного исключения Г.Ф. Гаузе, согласно которому в одном биотопе не могут совместно обитать разные виды с одинаковыми или очень сходными требованиями к окружающей среде. Чем ближе родство видов, тем сильнее на них проявляется действие правила конкурентного исключения. Поэтому близкородственные виды населяют смежные, или даже разъединенные территории; перекрывание их ареалов имеет место в малой степени (например, атласский кедр и ливанский кедр). Замещающие друг друга на протяжении ареала высшего таксона близкородственные виды называют *викарными* (Тимонин, 2002).

*Численность и плотность*. Под численностью понимают общее число особей в популяции. Плотность – число особей, отнесенное к некоторой единице пространства или объема. Численность популяции всегда специфична для вида, составляя от нескольких сотен до нескольких тысяч, и постоянно варьирует в определенных пределах. Особенно важен нижний предел – минимальная численность популяций. По мнению современных исследователей, ни одна популяция не может длительно существовать путем самоподдержания при численности меньшей, чем в несколько сотен. Кратковременные группировки особей различных видов, состоящие из нескольких десятков особей, существующие обычно не более 1-2-х поколений, нельзя назвать популяциями. Популяцией можно считать лишь такую

группировку особей, которая способна самостоятельно эволюционировать в течение неограниченного времени.

*Онтогенетическая структура.* Популяция состоит из особей, различающихся по возрасту. Совокупность особей одного возрастного состояния называют онтогенетической группой (причем имеется в виду не абсолютный возраст, а фаза онтогенеза). Процентное соотношение в популяции разных онтогенетических групп называют онтогенетической структурой.

Онтогенетическая структура популяций зависит от: 1) биологических особенностей вида (продолжительности и образа жизни, интенсивности и периодичности размножения, скорости онтогенеза и его фаз и др.), которые вырабатываются в процессе эволюции как приспособления к определенным условиям; 2) климатических и экологических условий; 3) биотических факторов (конкуренты, вредители, паразиты и т.д.).

В большом жизненном цикле растений (полном онтогенезе) выделяют четыре периода: латентный (период первичного покоя); прегенеративный (виргинильный); генеративный; постгенеративный. Периоды делят на *онтогенетические состояния*.

Латентный период представлен покоящимися семенами. В прегенеративном периоде выделяют следующие онтогенетические состояния: проростки (р); ювенильные особи (j), имматурные (im) и виргинильные (v) растения; в генеративном – молодые ( $q_1$ ), взрослые ( $q_2$ ) и старые ( $q_3$ ) генеративные растения; в постгенеративном – субсенильные (ss) и сенильные (s) растения.

*Проростки* имеют смешанное питание за счет запасных веществ семени и собственной ассимиляции. Для них характерно наличие зародышевых структур: семядолей, зародышевого корня и, как правило, одноосного побега.

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

*Имматурные* растения имеют признаки и свойства, переходные от ювенильных к взрослым. У них происходит смена типов нарастания, начинается ветвление побега и т.д.

*Виргинильные* растения имеют черты типичной жизненной формы в структуре подземных и надземных органов, однако генерация у них отсутствует.

У *молодых генеративных* растений появляются генеративные побеги, продолжается рост вегетативных органов и происходит окончательное формообразование взрослых структур. В отдельные годы у них могут быть перерывы в цветении. *Взрослые генеративные* растения отличаются самой

высокой семенной продуктивностью. Они достигают наибольшей мощности, имеют наибольший ежегодный прирост. Они также могут иметь перерывы в цветении. У *старых генеративных* растений происходит резкое снижение генеративных функций, ослабление процессов корне- и побегообразования, процессы отмирания преобладают над процессами новообразования, усиливается дезинтеграция.

У *субсенильных* растений происходит прекращение плодоношения, упрощение жизненной формы, появление листьев имматурного типа. *Сенильные* растения отличаются крайней дряхлостью, у них появляются ювенильные черты, партикуляция и другие старческие признаки.

Распределение особей ценопопуляции по онтогенетическим состояниям называют ее *онтогенетическим спектром*. Если в возрастном спектре ценопопуляции в момент наблюдения представлены только семена и молодые особи (подрост), ее называют *инвазионной* (молодая ценопопуляция только что внедрившаяся в фитоценоз). Если ценопопуляция представлена всеми или почти всеми возрастными состояниями, ее называют *нормальной*. Такая ценопопуляция способна к самоподдержанию семенным или вегетативным путем. Нормальная ценопопуляция, состоящая из особей всех возрастных групп, называется *полночленной*, а если отсутствуют некоторые возрастные группы – *неполночленной*. Если ценопопуляция не содержит молодых особей, ее называют *регрессивной*. Такая ценопопуляция не способна к самоподдержанию и зависит от заноса зачатков из вне. Инвазионная ценопопуляция может перейти в нормальную, а нормальная – в регрессивную.

У животных (как и у некоторых растений) в зависимости от особенностей размножения вида члены популяции могут принадлежать к одной генерации или к разным. В первом случае все особи близки по возрасту и почти одновременно проходят этапы жизненного цикла (например, нестадная саранча). Во втором случае виды делят на две группы: размножающиеся один раз в жизни (например, майский жук) и размножающиеся многократно (например, полевка). У них разные генерации существуют в популяции одновременно. Длительно размножающаяся часть популяции животных называется *запасом*. От его размеров зависит численность видов. У видов с ежегодным достаточно большим пополнением запаса можно изымать ежегодно значительную часть популяции без угрозы подорвать ее численность (например, у горбуши возможен вылов 50-60 нерестящихся особей, так как она созревает уже на 2-й год жизни, а у кеты нормы изъятия меньше, так как она созревает позднее).

Спектры популяций одного вида в разных местообитаниях, а нередко и в очень близких условиях, могут значительно отличаться друг от друга.



Нормальные популяции могут дать два типа возрастного спектра: 1) левосторонний, когда подавляющее большинство или все особи относятся к ранним возрастным группам; старых, а иногда и генеративных, особей нет совсем или они единичны (рис. 4, А); 2) правосторонний, когда популяция целиком или в большинстве состоит из особей относительно поздних возрастных состояний – кривая при этом растет до s-состояния, а потом падает (рис. 4, Б). Популяции с правосторонним спектром надо рассматривать как относительно старые, так как на протяжении какого-то отрезка времени притока молодых особей было мало. Популяции с левосторонним спектром – как молодые.

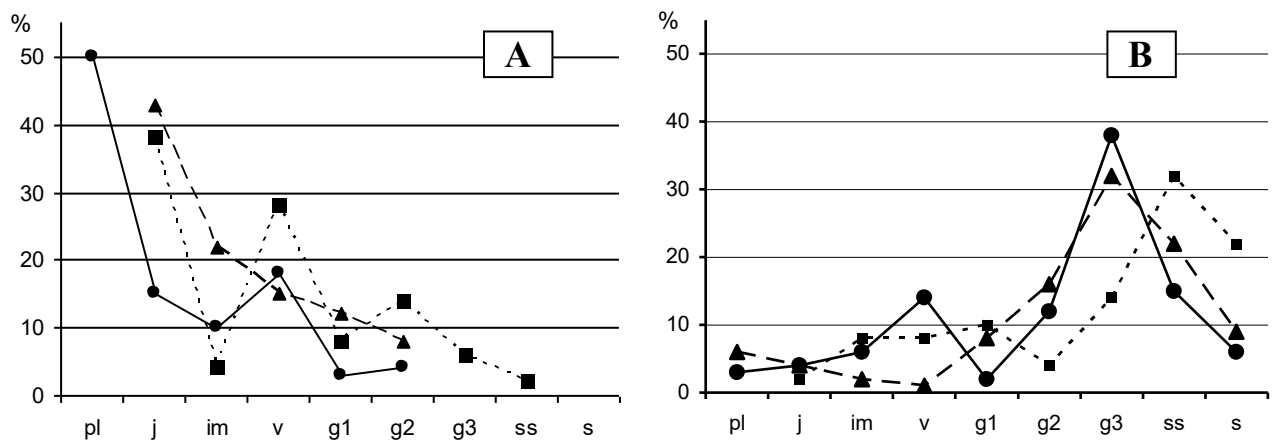


Рисунок 4 – Онтогенетические спектры популяций:

А – левосторонний; Б – правосторонний

Левосторонние спектры могут возникать по разным причинам: из-за длительного перерыва в инспермации, достаточно для того, чтобы все молодые особи успели состариться и вымереть; после неблагоприятных для прорастания и сохранения проростков условий в течение столь же длительного времени; после катастроф, отмирания старых особей и т.д. При достаточно обильном снабжении зачатками и при наличии благоприятных для них условий кривая молодой популяции монотонно убывает, достигая какого-то первичного минимума.

*Половая структура.* Процентное соотношение особей разного пола в популяции называют *половой*, или *сексуальной*, структурой. Известно, что генетический механизм определения пола обеспечивает расщепление потомства по полу в отношении 1:1. В силу неодинаковой жизненности мужских и женских особей (правило Геодекяна) – первичное соотношение отличается от вторичного соотношения уже при появлении особей на свет и от третичного, характерного для взрослых особей. У человека вторичное

соотношение полов составляет на 100 девочек 106 мальчиков. К 16 годам на 100 девочек приходится 100 мальчиков из-за их повышенной смертности; к 50 годам – на 100 женщин – 85 мужчин; к 80 годам – на 100 женщин – 50 мужчин.

И у животных, и у растений вторичное и третичное соотношение полов может колебаться в значительных пределах. Например, у некоторых паразитических видов и у общественных насекомых наблюдается сильный сдвиг в сторону самок. Роль самцов в размножении сводится здесь к оплодотворению яиц, а для этой цели одного самца хватает надолго. У некоторых рыб, ящериц и водных беспозвоночных самцов в популяции нет вовсе: самки продуцируют яйца, которые развиваются партеногенетически.

Соотношение полов в популяции устанавливается не только по генетическим законам, но и под влиянием среды. Например, у ариземы японской из крупных клубней вырастают женские особи, из мелких – мужские. У рыжих лесных муравьев из яиц, отложенных при  $t < 20^{\circ}\text{C}$ , развиваются самцы, а при  $t > 20^{\circ}\text{C}$  – самки. Самцы развиваются партеногенетически, так как при  $t < 20^{\circ}\text{C}$  мускулатура семяприемника, где хранится после копуляции сперма, не расслабляется и сперма не поступает в яйцевод самки. Личинка водного червя Бонелия зеленая развивается в самку, если не сможет прикрепиться к взрослой самке. Если же личинка прикрепится, то из нее вырастет самец.

*Генетический полиморфизм.* Генофонд – главнейшая особенность всех популяций. Мутационный процесс и процесс рекомбинации постоянно увеличивают генетическое разнообразие популяций вследствие сокращения количества мутаций в гетерозиготах в рецессивном состоянии. Общий облик таких популяций мутации не нарушают.

Генетический полиморфизм позволяет популяциям использовать для приспособления не только вновь возникшие мутации, но и те, которые возникли очень давно и существовали в популяции в скрытом виде. То есть, любая популяция имеет «мобилизационный резерв» наследственной изменчивости. Несмотря на гетерогенность составляющих ее особей, любая популяция представляет собой единую генетическую систему, находящуюся в динамическом равновесии.

*Пространственная структура.* Пространственное размещение особей в популяции может быть случайным, равномерным и групповым. При случайном распределении особи размещены в пространстве неравномерно и их скрещивание носит случайный характер. При равномерном распределении особи размещены через более или менее равномерные промежутки (например, деревья в зрелом лесу). Здесь большую роль играет радиус индивидуальной активности – расстояние, преодолеваемое отдельной особью. Если он

небольшой по сравнению с размерами самой популяции и расстояниями до соседних популяций, то степень давления географической изоляции относительно велика. У

растений и грибов радиус индивидуальной активности равен расстоянию разноса спор, семян и вегетативных зачатков. У животных радиус активности несравненно больше. При групповом расселении особи живут группами (осоковые кочки на болоте, стада млекопитающих, колонии птиц и т.д.). На больших пространствах особи одной и той же географической популяции при распределении могут образовывать комбинации из всех типов размещения.

В каждом конкретном случае тип распределения особей популяции в занимаемом ею пространстве оказывается приспособленным, то есть позволяет оптимально использовать имеющиеся ресурсы. Способы, которыми достигается рациональный характер размещения, определяются системой взаимоотношений между членами популяции.

В популяциях растений особи чаще всего распределены крайне неравномерно, образуя скопления – ценопопуляционные локусы. Жизнь таких популяций протекает в форме несинхронных возрастных изменений локусов, при этом изменяются их протяженность и местоположение в фитоценозе.

У высших животных внутривидовое распределение регулируется системой инстинктов. Им свойственно особое территориальное поведение – реакция на местонахождение других членов популяции. Территориальное поведение животных направлено на обеспечение собственного существования (поиск пищи, рытье нор и т.д.) и на установление отношений с соседними особями (охрана участков, сигнализация и т.д.). Минимальные размеры индивидуальной территории зависят от кормовых ресурсов среды. При такой системе размещения каждая оседлая особь не встречает конкуренции на своем участке, что повышает шансы на выживание и оставление потомства.

## 7. ГОМЕОСТАЗ И ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ

### 1. Гомеостаз популяций

Поддержание определенной численности популяций на постоянном уровне называют гомеостазом. В основе гомеостаза лежат изменения физиологических особенностей, роста, поведения каждой особи в ответ на увеличение или уменьшение численности популяции. Механизмы популяционного гомеостаза зависят от экологической специфики вида, его подвижности, степени воздействия хищников, паразитов и др.

Гомеостаз популяции может проявляться в жестких и смягченных формах. Жесткие формы обычно заканчиваются гибелью части особей популяции. В растительном мире это проявляется в явлениях самоизреживания фитоценозов. Например, на стадии всходов и молодых растений в лесных сообществах на одном гектаре насчитывается до несколько сотен тысяч древесных растений. К возрасту спелости число экземпляров не превышает обычно 1 тысячи на 1 га. Остальные погибают в результате острой внутривидовой конкуренции.

У животных результат острой внутривидовой борьбы за существование часто проявляется в форме каннибализма. Такое явление наиболее часто происходит среди хищных животных. Например, взрослые окуни при высокой численности популяции, особенно в небольших водоемах, начинают питаться своими мальками. Каннибализм также характерен для личинок паразитоидных перепончатокрылых, некоторых грызунов и др. Поедание потомства домашними животными, по-видимому, один из случаев атавизма данного явления, которое раньше имело место в природных популяциях их предков.

Смягченные формы гомеостаза обычно проявляются через ослабление части особей, исключения их из процессов размножения. Случаи гибели особей при этом менее вероятны. К таким формам относятся угнетающие химические выделения во внешнюю среду более сильными особями, стрессовые явления, разграничение территории, миграции между популяциями и др.

Химические выделения в среду характерны как для растительных, так и животных организмов. Известно, что подрост в лесу часто находится в угнетенном состоянии в результате дефицита света и других факторов. Опытным путем установлено, что на состояние подроста также влияют выделения корней взрослых растений, играющих ингибирующую роль. На примере лабораторных животных показано, что, воздух, подаваемый из перенаселенных помещений, в помещения, где плотность животных высока, приводит к замедлению и угнетению последних. Аналогичные результаты получены в опытах с головастиками.

Другой механизм ограничения численности популяции – такие изменения физиологии и поведения особей при увеличении плотности, которые приводят, в конечном счете, к проявлению инстинкта массовой миграции. В результате происходит выселение большей части популяции за пределы ее территории. Особенно ярко это проявляется у насекомых, которым свойственна фазовость – резкое разнокачественное состояние особей. У тлей, например, появляется фаза с хорошо развитыми крыльями; у пустынной саранчи в годы массового размножения проявляется стадная фаза, отличающаяся повышенной возбудимостью, прожорливостью, лучшим развитием летательного аппарата и др.

Явление территориальности наиболее четко выражено у животных. К нему относятся различные способы охраны территории, например, пение птиц, мечение участков и другие сигналы, особенно в период размножения и вскармливания потомства.

У млекопитающих, особенно в группах с иерархическим подчинением, распространенной формой гомеостаза является стресс – реакция как механизм, регулирующий рождаемость. Доминирующие в популяциях особи данной реакции не проявляют. Реакция напряжения свойственна подчиненным животным. Стрессовое состояние у них приводит к временному гормональному блокированию функций половых органов, не вызывая при этом необратимых изменений. После устранения перенаселенности способность к размножению восстанавливается в короткие сроки.

Степень развития механизмов популяционного гомеостаза находится в тесной связи с биотическими взаимоотношениями, а в последнее время, с антропогенными факторами.

## 7.2. Динамика популяций

Под динамикой популяций понимают изменения ее численности. Основными динамическими характеристиками любой популяции являются рождаемость (число потомков, производимых самкой за единицу времени) и смертность (число погибших особей за единицу времени). Рождаемость и смертность – противоположные явления, которые действуют одновременно и от которых зависит численность популяции. В большинстве случаев ее рост обеспечивается рождаемостью, значительно реже иммиграцией из соседних популяций. Снижение размеров популяции, прежде всего, связано со смертностью и, реже, с эмиграцией особей.

Рождаемость и смертность принято выражать в коэффициентах: если  $dN$  – число рожденных особей в популяции, то коэффициент рождаемости  $b = dN / dt$ ; если  $dN$  – число погибших особей, то коэффициент смертности  $d = dN / dt$ .

Разность  $r = b - d$  представляет собой коэффициент прироста изолированной популяции – врожденная скорость естественного увеличения популяции.

Если допустить, что коэффициент прироста имеет постоянную величину, то зависимость численности популяции от времени будет выражаться экспоненциальной кривой (рис. 5, а). Она отражает биотический потенциал вида – теоретический максимум потомков от одной пары (или одной особи) за единицу времени, который может быть достигнут, если популяцию не будут лимитировать факторы среды. В природе подобный гипотетический рост невозможен. Таким способом численность особей может увеличиться лишь в особых обстоятельствах в течение коротких отрезков времени (например, сразу после посева микроорганизмов на питательную среду).

В естественных условиях коэффициент прироста не остается постоянной величиной, так как рождаемость и смертность зависят от факторов среды (пищевых ресурсов, размеров территории, катастрофических явлений и т.д.), возраста и состояния особей. Поэтому наблюдающийся рост численности популяции выражает s-образной зависимостью, которую называют логистической кривой роста (рис. 5, б). Такой тип роста зависит от плотности популяции. При нулевом росте популяция стабильна – рождаемость в ней уравновешена смертностью, численность популяции соответствует понятию «емкость среды». Логистическая кривая роста свойственна популяциям водорослей весной, насекомых в местах с обильными запасами пищи и др.

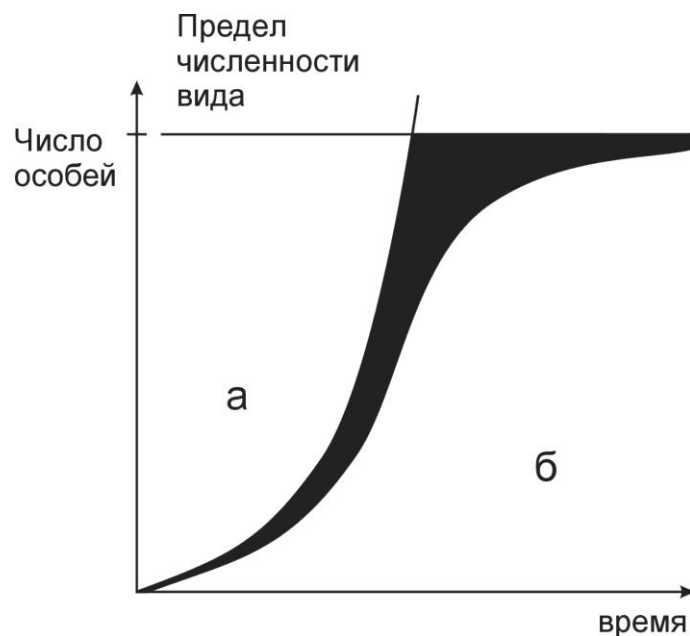


Рисунок 5 – Кривые роста популяций:

а – экспоненциальная; б – логистическая

Внезапное падение плотности популяции может произойти в результате истощения ресурсов среды, эмиграции, снижения скорости размножения и воздействия других факторов и такой тип роста не зависит от плотности.

Значения коэффициентов рождаемости и смертности зависят от многих факторов, как действующих на популяцию извне, так и от ее собственных свойств (биологических особенностей вида, возрастной и половой структуры популяции, образа жизни и др.). Объективный показатель способности организмов увеличивать свою численность – максимальная скорость прироста популяции. Этот параметр обратно пропорционален продолжительности жизни организмов, размерам тела и среднему времени генерации.

Продолжительность жизни особей популяции, возраст, в котором данный вид наиболее уязвим, и способы регуляции численности его популяций можно оценить, используя кривые выживания, свойственные каждому виду. Форма кривой выживания зависит от смертности особей на той или иной стадии жизненного цикла. Наиболее типичны три кривые выживания (рис. 6). Большинство животных и растений подвержено старению. Это проявляется в снижении с возрастом жизнеспособности особей вида. Как только начинается старение, вероятность смерти возрастает.

Кривая 1 соответствует ситуации, когда большинство особей имеют одинаковую продолжительность жизни и умирают в течение короткого отрезка времени. В таких популяциях тип выживания близок к предельному (рис. 6, А), когда старение служит главным фактором, влияющим на смертность (например, популяция человека в развитой стране с высоким уровнем медицинского обслуживания и рациональным питанием; популяции однолетних культурных растений и др.).

Причем, кривая выживания для мужчин, по сравнению с аналогичной кривой для женщин, менее выпуклая, поэтому страховой полис для них в большинстве стран Запада в 1,5 раз дороже, чем для женщин.

Кривая 2 (рис. 6, 2) характерна для популяций, в которых смертность постоянна в течение всего жизненного цикла. В них особи гибнут до начала заметного старения (например, популяции гидры, большинства растений и др.).

Кривая 3 (рис. 6, 3) характерна для популяций организмов с высокой смертностью в ранние периоды жизни (например, популяции архаров, некоторых птиц, рыб, многих беспозвоночных и др.).

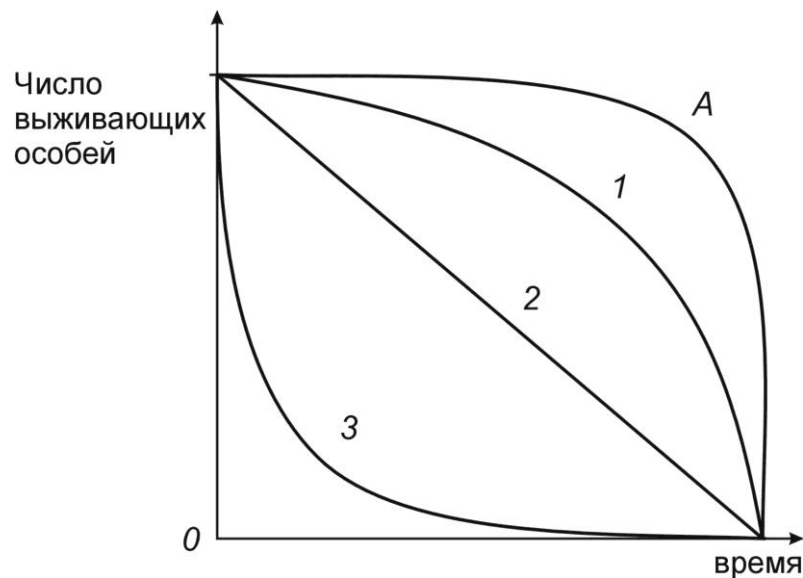


Рисунок 6 – Различные типы кривых выживания:

A – дрозифила; 1 – человек; 2 – пресноводная гидра; 3 – устрица

Различают периодические (повторяющиеся) и непериодические колебания численности естественных популяций. Периодические колебания численности могут быть сезонными (популяции насекомых, птиц, грызунов и др.), когда к концу каждого периода размножения достигается предельная численность популяции за счет молодых особей), и циклическими (популяции песка, рыси, полярной совы и др.), когда максимальная численность достигается в среднем через определенные промежутки лет (например, 4 года, 10 лет и т.д.). У некоторых подобное чередование происходит так четко, что можно предсказывать величину популяции на несколько лет вперед (например, рыси в Канаде достигают максимальной численности каждые 10 лет, причем цикл колебаний хищников следует за циклом основной жертвы – зайца, циклы численности популяций которого вызваны также периодическими снижениями количества фитомассы).

Непериодические колебания численности популяций в природе наблюдаются редко и часто носят катастрофический характер (например, массовое размножение морской звезды у берегов Австралии; вспышки саранчи, непарного шелкопряда, колорадского жука и др.).

Большинство популяций регулируют свою численность, согласовывая рождаемость и смертность. Выдвигают два прямо противоположных объяснения подобной регуляции:

1) смертность целиком обусловлена внешними факторами и затрагивает одну и ту же долю особей в популяции, то есть не зависит от плотности;



популяции регулируют свою численность, подгоняя рождаемость под смертность;

2) смертность всегда зависит от числа входящих в популяцию особей – чем их больше, тем выше риск гибели; так как количество убежищ, путей защиты и ресурсов ограничено, все большее число особей погибает от голода, болезней, хищников и т.д.; популяции при этом регулируют свою численность за счет смертности, зависящей от плотности.

Ни ту, ни другую точку зрения нельзя принять целиком или полностью отвергнуть. Поэтому главное – выяснить, способны ли виды в разных ситуациях регулировать свою рождаемость и смертность и, если да – то при помощи каких механизмов. Вероятно, что они существуют, представляя собой альтернативные эволюционные решения, называемые адаптивными, или жизненными, стратегиями. Жизненные стратегии видов – особые приспособления, обеспечивающие им возможность обитать совместно с другими организмами и занимать определенные экологические ниши в соответствующих биоценозах.

Виды, которые быстро размножаются, имея высокую врожденную константу роста численности популяции, называются *r*-видами. Это обычно «оппортунистические» типичные пионерные виды нарушенных местообитаний. Они занимают местообитание лишь в течение одного или нескольких поколений. Затем они переселяются на новое место. Отдельные популяции могут регулярно вымирать, но вид при этом перемещается и выживает. Виды с относительно низким значением *r* называют *K*-видами. Скорость их размножения чувствительна к плотности популяции и остается близкой к уровню равновесия, определяемому емкостью среды. Они более конкурентоспособны и характерны для поздних стадий сукцессии.

Считают, что *r*- и *K*-виды используют соответствующие две жизненные стратегии: *r*-стратегию и *K*-стратегию. Хотя и существует целый ряд промежуточных стратегий, эти две стратегии имеют большое значение в популяционной экологии и экологии сообществ. По существу они представляют два различных решения одной задачи – длительного выживания и расселения вида в пространстве.

## 8. БИОЦЕНОЗЫ

### 8.1. Основные понятия синэкологии

В природе популяции разных видов интегрируются в макросистемы более высокого ранга – биоценозы, или сообщества. Любой биоценоз является биотической частью той или иной экосистемы. Он представляет собой совокупность популяций различных видов организмов, совместно населяющих участок земной поверхности и характеризующихся определенными отношениями как друг с другом, так и с абиотической средой. Основными компонентами биоценоза являются фитоценоз (совокупность популяций растений), зооценоз (совокупность популяций животных), микоценоз (совокупность популяций грибов) и микроценоз (совокупность популяций дробянок).

При исследованиях биоценоза его границы устанавливаются по фитоценозу, имеющему легко распознаваемые черты. Фитоценоз является экологическим каркасом биоценоза, обуславливающим его состав и структуру.

Участок земной поверхности (суши или водоема) с более или менее однородными абиотическими условиями (рельефом, климатом, почвами и др.), занимаемый биоценозом, называется биотопом. Биотоп представляет собой естественное жизненное пространство биоценоза. Однородность климатических условий определяет его климатоп, почвенно-грунтовых – эдафотоп, увлажнения – гидротоп. Часть биотопа, занятая отдельным видом, называется местообитанием, или экотопом (для наземных животных чаще употребляется термин «станция»). Все члены биоценоза предъявляют сходные требования к важнейшим абиотическим факторам среды, но занимают при этом собственные экологические ниши (комплекс биотических связей данного вида и его экологических претензий).

Территориальную совокупность однородных биотопов объединяют в биохору (например, биохора пустынь, биохора лесов умеренного пояса и др.). Биохоры образуют жизненные области: сушу, море и внутренние водоемы – наиболее крупные подразделения биосферы с собственным набором абиотических факторов среды. Таким образом, организация жизни на биоценоотическом уровне иерархична.

Биоценозы как естественные группировки видов имеют собственные законы возникновения, функционирования и развития. По В. Тишлеру, сообщества всегда возникают (складываются) из готовых частей (видов), имеющих в окружающей среде. Размеры биоценозов определяются только внешними причинами, их части взаимозаменяемы. Один вид (или комплекс видов) может занять место другого со сходными экологическими требованиями

без ущерба для всей системы. Биоценозы, как все надорганизменные системы, существуют в основном за счет уравнивания противоположно направленных сил (например, хищники и их жертвы и т.д.). В основе функционирования сообществ лежит количественная регуляция численности одних видов другими.

## **8.2. Видовой состав биоценоза и методы его оценки**

Каждый биоценоз характеризуется строго определенным видовым составом, зависящим от его истории, условий и степени разнородности среды и биологических особенностей, входящих в него видов. Молодые, только что сформировавшиеся сообщества обычно включают меньше видов, чем зрелые. Наименьшим видовым разнообразием также обладают биоценозы, в биотопах которых один или несколько факторов среды сильно уклоняются от оптимума (биоценозы в полярных арктических пустынях, биоценозы, часто подвергающиеся природным катастрофическим или антропогенным воздействиям и др.). И, наоборот, везде, где условия абиотической среды приближаются к оптимальным для жизни, возникают богатые видами сообщества (коралловые рифы, тропические леса, долины рек в аридных районах и др.). Подобные сообщества возникают и в биотопах с большим разнообразием местообитаний и в местах контактов соседствующих биоценозов («пограничный эффект»). Разнообразие среды создается не только абиотическими факторами, но и самими организмами, так как им свойственны средообразующие функции.

Виды, преобладающие в биоценозе по численности, или видовой насыщенности, называются доминантами. Они могут быть постоянными (например, деревья в лесу) или временными, господствующими на протяжении определенного временного промежутка (например, весенние эфемероиды в травяном покрове дубрав). В многоярусном биоценозе доминанты имеются во всех ярусах (например, в сосново-можжевельниково-черничном лесу в древесном ярусе доминирует сосна, в кустарниковом – можжевельник, в травяном – черника). В биоценозе может находиться вид, уступающий по численности только доминирующему – субдоминанта (например, в березово-черничном сосняке береза является субдоминантой).

Доминанты господствуют в сообществах, составляя его «видовое ядро». Однако не все доминантные виды одинаково влияют на биоценоз. Среди них выделяются те, которые своей жизнедеятельностью в наибольшей степени создают среду для всего сообщества и поэтому без которых существование большинства других видов невозможно. Такие виды называют эдификаторами (например, ель в еловом лесу). Удаление вида – эдификатора из биоценоза

обычно вызывает изменение физико-химических параметров среды, что делает ее непригодной для многих других видов данного сообщества.

Иногда в сообществах «видовое ядро» отсутствует, а преобладают малочисленные и редкие виды, которые также очень важны для их функционирования. Они создают видовое богатство биоценоза, увеличивают разнообразие биоценологических связей и служат резервом для замещения доминирующих видов. Редкие виды придают устойчивость биоценозу и обеспечивают надежность его существования в различных условиях. Виды не всегда служат лучшей экологической единицей для оценки разнообразия биоценоза, так как различные стадии жизненного цикла или различные жизненные формы одного и того же вида часто занимают различные местообитания и экологические ниши и вносят, таким образом, свой вклад в разнообразие.

Биоценозы, так же как организмы и популяции, способны к самоподдержанию и саморегуляции. Способность биоценозов сохранять динамическое равновесие и противостоять изменениям называется гомеостазом. Биоценоз считается устойчивым, если при значительных изменениях внешних воздействий его продуктивность, биомасса и видовое разнообразие изменяются на небольшую величину. Крайне неустойчивыми из-за небольшого видового разнообразия являются искусственные биоценозы (например, агроценозы), которые не могут существовать в течение продолжительного времени без постоянного вмешательства человека. Природные, эволюционно сложившиеся биоценозы обычно устойчивы. Антропогенные факторы могут резко менять видовой состав и функциональное разнообразие биоценоза, а также свойства биотопа, нарушая его устойчивость.

Для оценки роли видов в биоценозе используют показатели, основанные на их количественном учете и индексы разнообразия, представляющие собой отношения между числом видов и их значимостью. Наиболее часто употребляются индексы видового богатства, выровненности, индекс Симпсона и индекс Шеннона. Так как индекс Шеннона (H) заимствован из теории информации и представляет собой формализацию, которая широко используется при оценке сложности любых систем, он лучше подходит для целей сравнения видового разнообразия биоценозов. Кроме того, индекс Шеннона почти не зависит от величины пробы и поэтому сумма оценок значимости – всегда число, характеризующееся нормальным распределением:

$$H = -\sum n_i/N_{\text{вод}} (n_i/N), \quad \text{или} \quad H = -\sum P_i \log_2 P_i, \quad (11)$$

где:  $p_i$  – оценка значимости каждого вида;  $N$  – сумма оценок значимости;  $P_i$  – вероятность вклада каждого вида.

Основными количественными показателями роли отдельного вида в биоценозе являются обилие вида, частота встречаемости и степень доминирования. Обилие вида – это число особей данного вида (или их биомасса) на единицу пространства. Частота встречаемости характеризует степень равномерности распределения вида в биоценозе и рассчитывается как процентное отношение числа проб или учетных площадок, где встречается вид, к их общему числу. Степень доминирования отражает отношение числа особей данного вида к общему числу всех особей рассматриваемой группировки.

### **8.3. Структура биоценоза и взаимосвязи организмов**

Биоценоз имеет вертикальную и горизонтальную пространственную структуру. Вертикальное строение биоценоза находит отражение в ярусности – вертикальном расчленении сообщества на достаточно четкие горизонты жизнедеятельности организмов. Вертикальная структура биоценоза во многом определяется ярусностью фитоценоза – совокупностью горизонтов концентрации наиболее деятельных органов растений (листьев и корневых систем). Различают надземную и подземную ярусность. Надземная ярусность – результат отбора видов, способных произрастать совместно в горизонте с одинаковой интенсивностью света. Она наиболее четко выражена в лесах умеренного пояса, которые, как правило, имеют древесный, кустарниковый и живой напочвенный покров (травяно-кустарничниковый, моховой, лишайниковый). Подобное строение обеспечивает более полное использование световой энергии всеми растениями.

Подземная ярусность фитоценоза отражает вертикальное распределение в почве корневых систем растений. Наряду с биологическими особенностями видов она зависит от глубины залегания грунтовых вод, механического состава и плодородия почвы, режима аэрации и др. Животные также преимущественно приурочены к тому или иному ярусу растительности, проводя в нем более продолжительное время, чем в других. Например, среди птиц есть виды, гнездящиеся только на почве (куриные, тетеревиные и др.). Некоторые виды животных вообще не покидают соответствующий ярус. Например, среди насекомых есть обитатели мохового яруса, травостоя, наземного слоя почвы и др. Многие животные не имеют строгой приуроченности к тому или иному ярусу.

Горизонтальная структура биоценоза отражена в синузиях (гр. «synusia» – совместное пребывание) – пространственно и экологически разграниченных частях фитоценоза, состоящих из видов растений одной или нескольких

экологически близких жизненных форм. Синузии могут быть ярусные, эпифитные, внутрпочвенные, постоянные и временные. Они могут различаться по численности особей, принадлежащих к одной жизненной форме, а также по своей равноценности в роли сообщества.

Классификация типов взаимоотношений организмов в сообществах строится по принципу влияния, которое оказывают одни организмы на другие в процессе взаимных контактов (конкуренция, симбиоз, отношения типа «хищник-жертва» и др.). Взаимосвязи же видов в биоценозе обычно группируются по «интересам», на базе которых организмы строят свои взаимоотношения. В любом биоценозе организмы строят их на базе трофических, топических, форических и фабрических связей.

Самый распространенный тип связей организмов в сообществах – *трофический*, то есть построенный на интересах питания: питание одного организма другим или продуктами его жизнедеятельности, питание сходной пищей. Например, данным типом связей объединяются растения и их опылители. На базе трофических связей возникают цепи питания. Связи, основанные на использовании одних организмов другими в качестве местообитаний, называются *топическими*. Например, деревья используются птицами для гнездования, насекомыми – в качестве убежища и др. Во взаимоотношениях типа «паразит-хозяин» партнеры связаны не только трофическими, но и топическими связями. *Форические* связи возникают в том случае, когда организмы одного вида участвуют в распространении организмов другого вида или их зачатков (перенос семян, пыльцы, спор, возбудителей инфекций, паразитов и др.). Для *фабрических* связей характерно использование одними организмами других или их продуктов жизнедеятельности для постройки гнезд, убежищ и т. п.

Структурно-функциональная единица биоценоза, включающая самостоятельно существующее растение и все организмы, связанные с ним трофическими, топическими, форическими и фабрическими связями, называется *консорцией*. Автотрофное растение, которое в данном случае существует самостоятельно, то есть не нуждается в других организмах, является центром консорции, или детерминантой. По отношению к детерминанте все другие члены консорции называются *консортами*. Консортами могут быть паразиты, полупаразиты, эпифиты, лианы, птицы, насекомые и животные-фитофаги.

Отношения к связи между организмами в биоценозе часто определяются временем их сосуществования в сообществе. Они могут быть постоянными и временными (большинство животных, пребывающих в ценозах в течение суток, сезона или в период миграции).

#### 8.4. Динамика биоценозов

Сообщества – динамичны, то есть в них постоянно происходят изменения состава и структуры компонентов. Причем изменения, имеющие разный характер, направление и скорость, происходят одновременно. Основными типами динамики биоценозов являются флуктуации, сукцессии, эволюция и нарушения.

К *флуктуациям* (лат. *fluctuatio* – колебания) относят обратимые (циклические) изменения сообществ, вызванные периодическими изменениями биотопа (его гидрологического режима, климатической характеристики и др.). Флуктуации бывают суточные, сезонные и годовые.

*Суточная динамика* в основном связана с ритмикой условий среды (фотосинтез, опыление цветков происходят в основном днем, одни животные активны днем, другие – ночью; зоо- и фитопланктон днем держится на глубине 100-350 м, а ночью поднимается в теплые поверхностные слои; такие же вертикальные миграции у почвенных организмов).

*Сезонная динамика* в основном связана с биологическими ритмами организмов, которые являются адаптациями к сезонной ритмике природных явлений (периоды цветения, плодоношения, листопада, зимнего покоя; спячка, диапауза и исчезновение трав зимой и т.д.).

*Годичная динамика* зависит прежде всего от климатических флуктуаций по годам метеорологических и других факторов, действующих на сообщество и повторяющихся из года в год (например, разлив рек весной). Но годовая динамика может быть связана и с особенностями жизненного цикла растений – эдификаторов, с размножением животных, с их миграциями и т.д. Циклические изменения обычно не нарушают целостности ценозов. Они испытывают только периодические колебания качественных и количественных характеристик.

Сукцессии (лат. *sukcesio* – смена) – постоянные направленные изменения сообществ, вызванные внешними и внутренними причинами. Они являются результатом взаимодействия между собой компонентов биоценоза и экологических факторов. В ходе сукцессии одно сообщество последовательно сменяется другим без возврата к исходному состоянию.

Различают автогенные и аллогенные сукцессии биоценозов. *Автогенные* (эндогенетические) сукцессии вызываются внутренними причинами, то есть процессами, происходящими внутри самих сообществ. В их основе лежит неполнота биологического круговорота веществ. Популяции видов, входящих в состав биоценоза, изымая из среды часть веществ и насыщая ее продуктами метаболизма, изменяют среду в неблагоприятном для себя направлении, в

результате чего они вытесняются популяциями других видов, для которых данные изменения среды оказываются полезными.

Автогенные сукцессии могут быть первичными и вторичными. Под *первичными* сукцессиями понимают процесс формирования сообществ на необитаемых ранее территориях. Например, формирование сообществ на осыпях, застывшей лаве вулканов, возникающих в океане островах и т.д. *Вторичными* сукцессиями называют процессы восстановления сообществ после нарушений, вызванных внешними причинами (пожарами, лавинами и др.). В стабильных сообществах они происходят достаточно быстро и легко, так как обычно не затрагивают свойств их биотопов. Менее устойчивые биоценозы в ходе вторичных смен быстрее приходят к климаксовому состоянию.

*Аллогенными* считаются сукцессии, вызываемые внешними экологическими факторами. Среди них различают природные и антропогенные сукцессии. *Природные* смены, например, могут быть вызваны глобальными изменениями климата. *Антропогенные* сукцессии – процессы, источником которых являются различные виды хозяйственной деятельности человека (например, осушение территорий, сплошные рубки леса и т.д.).

По Ф. Клементсу, процесс сукцессии протекает в несколько этапов: 1) возникновение свободной экологической ниши; 2) миграция организмов или их зачатков в эту нишу; 3) их приживание в ней; 4) конкуренция между собой и другими видами; 5) преобразование биотопа.

Таким образом, благодаря сукцессии происходит смена одного биоценоза другим, более устойчивым, в котором более полно протекает круговорот веществ, что и обеспечивает его устойчивость. И эта устойчивость (стабильность) будет тем выше, чем больше будут компенсироваться изменения среды, вызванные деятельностью одних членов ценоза, деятельностью других членов с противоположными экологическими требованиями.

Подобная стабильность достигается не сразу и свойственна так называемым климаксовым сообществам, которые представляют собой конечную, завершающую стадию в цепи сменяющих друг друга биоценозов. Последовательную цепь закономерно сменяющих друг друга биоценозов называют сукцессионным рядом, или сукцессионной серией. В сукцессионном ряду начальные (пионерные) биоценозы более неустойчивы и динамичны. В них преобладают мелкие виды с короткими жизненными циклами и высоким потенциалом размножения, специализированные на быстром захвате экологической ниши (эксплеренты, или r-виды). Они обладают широкими расселительными возможностями, позволяющими им первыми проникать на незанятые участки, но неконкурентноспособны и длительно не могут удерживать



за собой пространство. Постепенно в сукцессионном ряду появляются более крупные формы с длительными и сложными циклами развития (виоленты, или К-виды) и виды, занимающие специфические экологические ниши (пациенты). В ценозах повышается видовое богатство, более полно используются экологические ниши; конкурентные отношения сменяются мутуалистическими. На конечной стадии сообщество приобретает некоторую автономность, независимость от внешних факторов, то есть живет по своим внутренним ритмам.

Таким образом, в сукцессионной серии каждый биоценоз представляет собой определенную стадию формирования конечного, климаксового, сообщества. Причем конечного – это не значит более не изменяющегося, а приобретающего определенную замедленность в развитии. В различных абиотических условиях формируются разные климаксовые сообщества. В сухом и жарком климате развиваются пустыни, в жарком, но влажном – тропический лес и т.д. На планете выделяют несколько крупных наземных климаксовых сообществ, которые называют *биомами*: тундра, тайга, леса умеренного пояса, степи, пустыни, саванны, дождевые тропические леса. Таким образом, основные биомы Земли – это климаксовые сообщества соответствующих географических зон.

## 9. ЭНЕРГЕТИКА И ПРОДУКТИВНОСТЬ ЭКОСИСТЕМ

### 9.1. Понятие об экосистемах

Экосистемой называют взаимообусловленный комплекс живых и косных компонентов среды, связанных между собой обменом веществ и энергии. Это определение экосистемы ввел в науку А. Тенсли (1935). При таком подходе абиотические и биотические факторы природной среды выступают как равноправные компоненты, и мы не можем отделить организмы от их местообитаний.

Экосистема – понятие «безразмерное» (от небольшой лужи – до биосферы в целом), но существует один класс экосистем, имеющий определенные размеры – биогеоценоз (термин и учение принадлежат В.Н. Сукачеву – 1940-1946 гг.). Биогеоценоз – это такая экосистема, внутри которой не проходит биоценологических, микроклиматических, почвенных и гидрологических границ, и поэтому состоящая из однородных природных явлений (атмосферы, горной породы, гидрологических условий, растительности, живого мира, микроорганизмов и почвы). Это луга, леса, озера, степи, пруды и т.д. Биогеоценоз – одна из наиболее сложных природных экосистем. Внешне его границы чаще всего совпадают с границами растительных сообществ (фитоценозов).

Размеры экосистем чрезвычайно разнообразны. Это и небольшая лужица, и огромная саванна. Естественно, что экосистемы различаются не только размерами, но и степенью замкнутости идущих в них процессов, а именно круговорота веществ и потока энергии. В качестве примера небольшой экосистемы рассмотрим лишайник: в нем сосуществуют, как полуавтономные компоненты, зеленые водоросли или цианобактерии – продуценты, грибы – консументы, бактерии – редуценты. Кроме того, в подушке лишайника живут мелкие членистоногие, питающиеся живыми тканями лишайника и потому являющиеся консументами, мелкие сапрофаги, перерабатывающие отмершие слоевища (редуценты). Степень замкнутости подобной экосистемы невелика, так как значительная часть продуктов распада выносится за ее пределы, не вовлекаясь в новый круговорот внутри лишайника (вымывается дождем, осыпается, часть животных мигрирует и т.д.).

Существуют экосистемы, в которых круговорот веществ еще более незамкнут (проточные водоемы, ручьи, реки и т.д.). Их стабильность поддерживается в основном благодаря притоку вещества из вне. Есть экосистемы достаточно полным круговоротом веществ (леса, степи, луга, озера и т.д.). Однако на Земле не существует ни одной полностью замкнутой экосистемы. Все экосистемы Земли связаны между собой круговоротом

веществ и потоком энергии. Только «плотность» этих круговоротов внутри самих экосистем значительно больше, чем между ними. Обмен веществ и энергией между соседними экосистемами может осуществляться в газообразной, жидкой и твердой фазе, а также в форме живого вещества (миграция организмов).

Устойчивое существование экосистем на Земле возможно при двух условиях: 1) при обязательном поступлении извне лучистой энергии Солнца, так как только тогда могут существовать в экосистемах продуценты; консументы и редуценты получают эту энергию, потребляя продуцентов, то есть с живой и мертвой пищей; 2) при наличии в экосистемах запасов органического вещества.

## 9.2. Функциональная структура экосистем

Все компоненты любой экосистемы – продукт совместного исторического развития 3-х функционально различных экологических групп организмов: 1) продуцентов; 2) консументов; 3) редуцентов.

*Продуценты* (производители) – растения и бактерии, способные строить свои тела путем усвоения неорганических соединений. С помощью фотосинтеза или хемосинтеза они создают первичную биологическую продукцию – органическое вещество.

*Консументы* (потребители) – это организмы, потребляющие продуцентов или других консументов, и трансформирующие их в новые формы. Преимущественно консументами являются животные. Различают консументов 1-го порядка (фитофаги), 2-го порядка (плотоядные животные), 3-го порядка (хищники, питающиеся другими хищниками).

*Редуценты* (разрушители) – потребляют мертвые органические остатки и переводят их в неорганические соединения. Редуцентами являются в основном грибы и бактерии.

Таким образом, все компоненты биотической части экосистемы связаны между собой пищевыми связями. Все они – объекты питания других. Пищевая взаимосвязь между отдельными элементами экосистемы составляет цепи питания. В экосистеме могут отсутствовать промежуточные группы (консументы) и продуценты, но редуценты всегда обязательны.

Все компоненты живой части экосистемы связаны между собой не просто пищевыми (цепи питания), но и энергетическими отношениями. Пищевые связи в экосистемах – это механизмы передачи энергии от одних элементов экосистемы другим. Цепи питания состоят из 3-х основных звеньев (продуцентов, консументов, редуцентов). Однако существуют редкие

исключения, когда в экосистеме насчитывается 6 звеньев: продуценты, 3 порядка консументов, редуценты и паразиты.

Место каждого звена в цепи питания называют трофическим уровнем. Первый трофический уровень всегда образуют продуценты, второй – растительноядные консументы, третий – плотоядные консументы, потребляющие растительноядных; четвертый – плотоядные консументы, потребляющие других плотоядных и т.д.

Все звенья цепи питания взаимосвязаны и взаимозависимы (рис. 7). Между ними, от первого к последнему звену, идет передача вещества и энергии. При этом при передаче энергии с одного трофического уровня на другой происходит ее потеря, поэтому запас энергии, накапливаемый зелеными растениями в своем теле, очень быстро иссякает в цепях питания. В результате цепь питания не может быть слишком длинной, энергии обычно хватает на 4-6 звеньев. Однако такие цепи в чистом виде в природе не встречаются, поскольку одни и те же виды могут быть одновременно в разных звеньях. Это происходит потому, что монофагов в природе чрезвычайно мало, чаще встречается олиго- или полифаги. Таким образом, каждый организм может являться звеном многих других цепей питания. Подобные общие звенья связывают цепи питания в сложную систему – пищевую сеть. Пищевая сеть – исторически сложившийся комплекс цепей питания в конкретной экосистеме.

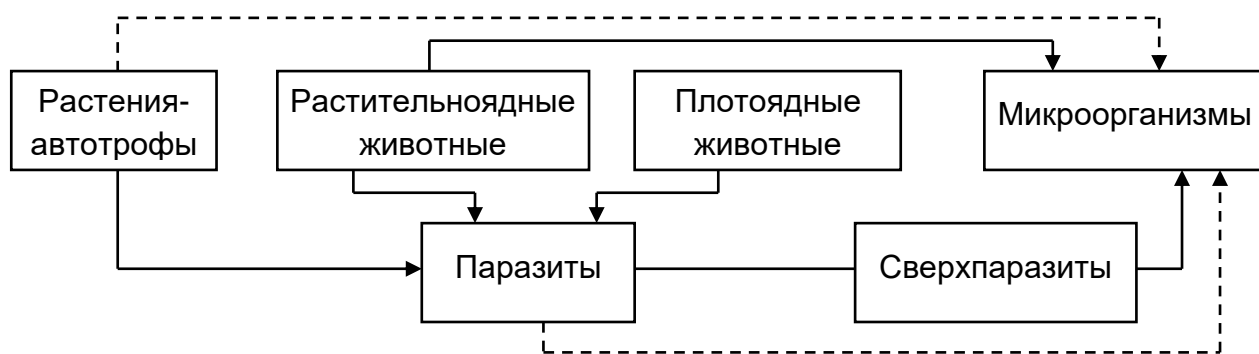


Рисунок 7 – Упрощенная схема цепи питания

В цепи питания не вся энергия расходуется на рост особи, то есть увеличение ее биомассы. Большая часть энергии расходуется на дыхание, движение, размножение, поддержание температуры тела, то есть на поддержание жизнедеятельности особей. Следовательно, к следующему звену потребления может поступить лишь та энергия, которая заключена в массу поедаемого организма. Все остальные траты – потеря энергии. Эти потери при каждом акте передачи энергии через трофическую цепь составляют приблизительно 90 %.

В каждой экосистеме существует два типа цепей. Трофические цепи, которые начинаются с зеленых растений, называются *цепями выедания* (цепи потребления, пастбищные цепи), трофические цепи, которые начинаются с отмерших организмов – *детритными* цепями разложения. И те, и другие цепи в экосистемах являются источниками энергии. Таким образом, поток энергии, функционирующий в экосистеме, состоит из двух основных русел, по которым: энергия поступает к консументам через живые или мертвые ткани. Поскольку определенное количество вещества может быть использовано каждым биоценозом неоднократно, а порция энергии – лишь один раз, следовательно, в экосистеме происходит не круговорот, а каскадный перенос энергии.

### **9.3. Биологическая продуктивность и продукция экосистем**

Под биологической продуктивностью понимают скорость воспроизведения биомассы организмов, входящих в состав экосистемы. Ее выражают количеством воспроизведенной биомассы в граммах сухого вещества на единицу поверхности (для наземных и донных организмов) и объема (для почвенных и планктонных) в единицу времени.

Биологическая продуктивность океана почти не уступает суше. Например, за год планктонные водоросли на единицу объема синтезируют столько же органического вещества, сколько и высокопродуктивные леса, однако биологическая масса последних в 100 тысяч раз больше.

Органическую массу, которую создают продуценты за единицу времени, называют валовой первичной продукцией экосистемы. Часть этой продукции идет на поддержание жизнедеятельности самих организмов (траты на дыхание – 40-70%). Оставшаяся часть – чистая первичная продукция, является энергетическим резервом для консументов и редуцентов. Прирост за единицу времени массы консументов составляет вторичную продукцию экосистемы. Вторичную продукцию вычисляют для каждого трофического уровня отдельно, так как прирост массы на каждом из них происходит за счет энергии, поступающей с предыдущего уровня.

Первичная продукция расходуется в разных экосистемах с различной полнотой. Скорость ее изъятия отстает от темпов производства первичной продукции, что ведет к постепенному увеличению общей биомассы продуцентов. Недостаточная утилизация редуцентами ведет к накоплению в системе мертвого органического вещества (зарастание водоемов, заторфование и др.).

Учет биологической продуктивности экосистем имеет огромное практическое значение, так как первичная и вторичная продукция

агроценозов служат основным источником пищи для человека. Точные расчеты потока энергии и количества продукции позволяют регулировать в экосистемах круговорот веществ таким образом, чтобы увеличить процент выхода выгодной для человека продукции. Например, известно, что теоретически можно достигнуть КПД фотосинтеза равный 20-24 %, в то время как КПД в природе максимально составляет всего 10-12 % (заросли тростника). В целом же на Земле КПД усвоения солнечной энергии составляет не более 0,1 %, так как фотосинтетическая активность растений ограничивается множеством факторов (недостаток тепла, влаги; неблагоприятные физические и химические свойства почвы и т.п.).

Мировое распределение биологической продукции и КПД энергии неравномерно. Поэтому увеличение биологической продуктивности экосистем и особенно вторичной продукции – одна из основных задач человечества.

Точные расчеты потока энергии и распределения биологической продукции важны еще и потому, что нельзя допустить полное изъятие из

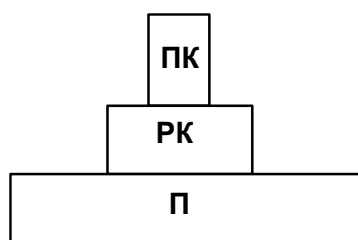


Рисунок 8 - Экосистема кораллового рифа:

П – продуценты;

РК – растительноядные консументы;

ПК – плотоядные консументы

природных экосистем растительной и животной массы, чтобы не подорвать их продуктивность, а значит, и их стабильность. Всем без исключения экосистемам свойственны определенные соотношения первичной и вторичной продукции, получившие название «пирамида продукции»: на каждом трофическом уровне количество биомассы, создаваемой за единицу времени, больше, чем на последующем (Ч. Элтон, 1927). Пирамида продукции отражает законы расходования энергии в пищевых цепях. В большинстве

наземных экосистем также действует *правило «пирамиды биомасс»*: суммарная биомасса растений оказывается больше, чем биомасса всех фитофагов и травоядных, а биомасса последних – больше массы хищников (рис. 8). В наземных экосистемах отношение годового прироста растительности к биомассе невелико. Меньше всего оно в лесах (2-6 %), в травяных сообществах составляет 41-55 %, а в полупустынях -70-76 %. Отношение первичной продукции к биомассе растений определяет то количество выедания растительной массы, которое

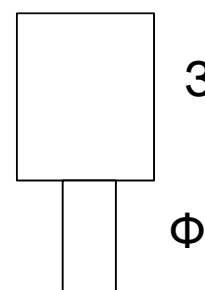


Рисунок 9 - Пелагиаль океана:  
З – зоопланктон;  
Ф – фитопланктон

возможно в ценозе без подрыва его продуктивности. Однако никогда растительная масса не выедается до этого предела и значительная часть продукции каждый год поступает в опад.

В океане, где основными продуцентами являются одноклеточные водоросли с высокой скоростью оборота поколений, годовая продукция в десятки и даже в сотни раз может превышать запас биомассы. Здесь вся чистая продукция так быстро вовлекается в цепи питания, что биомассы продуцентов накапливается очень мало. Однако высокие темпы размножения способствуют тому, что даже небольшой ее запас оказывается достаточным для постоянного воспроизводства органического вещества.

В океане правило «пирамиды биомасс» имеет перевернутый вид – на высших трофических уровнях преобладает тенденция к накоплению биомассы, так как длительность жизни крупных хищников велика, скорость воспроизведения мала и в их телах задерживается значительная часть вещества, поступающего по цепям питания (рис. 9).

В тех трофических цепях, где передача энергии идет через связи «хищник-жертва», часто выдерживается правило «*пирамиды чисел*»: общее число особей, участвующих в цепях питания, с каждым звеном уменьшается. Это связано с тем, что хищники, как правило, крупнее жертвы и для поддержания биомассы одного хищника требуется много жертв. Но есть исключения, когда мелкие животные группой охотятся на крупных животных. Это правило неприменимо к цепям питания паразитов.

Все три правила пирамид (продукции, биомассы и чисел) выражают в конечном итоге энергетические отношения в экосистемах. Однако лишь первое правило имеет универсальный характер, остальные проявляются в определенных экосистемах.

## 10. СТРУКТУРА И ЭВОЛЮЦИЯ БИОСФЕРЫ

### 10.1. Роль В.И. Вернадского в формировании современных представлений о биосфере

Термин «биосфера» принадлежит Ж.Б. Ламарку (1803), а ввел его в науку Э. Зюсс в работе о строении Альп (1875). Биосферой он назвал особую оболочку земной коры, охваченную жизнью. Учение о биосфере разработал русский ученый, основатель геохимии и радиобиологии В.И. Вернадский (1926).

Данный этап развития биосферы связан с эволюцией живого вещества и его планетарной геохимической деятельности. Первые на Земле организмы (гетеротрофные прокариоты) возникли около 2,6 млрд. лет назад. Исчерпав существовавшую трофическую базу, они вынуждены были найти новый источник энергии. В ходе эволюции произошел отбор организмов, способных фотосинтезировать, используя ультрафиолетовую часть солнечного спектра. С появлением свободного кислорода, положившего начало образованию озонового экрана Земли, фототрофы начали использовать для синтеза органических веществ солнечное излучение в видимой части спектра, в первую очередь его наиболее энергонасыщенные красные лучи. С переходом на фототрофное питание увеличилась численность аэробных организмов. Они оттеснили хемосинтезирующие анаэробные бактерии в зону образования глубоководных илов. В результате стало возможным превращение бескислородной атмосферы в кислородную, а переход на аэробное дыхание способствовал возникновению многоклеточных эукариотических организмов (для этого потребовалось около 2 млрд. лет).

Выдающимся событием в эволюции живого вещества биосферы явилось освоение суши растениями и животными. С этого времени наряду с глобальными палеогеографическими факторами (климат, тектоническая активность, состав атмосферы и др.) эволюцию биосферы определяла сопряженность, единство организмов и среды, которое предполагает наличие многообразных форм адаптации к условиям новой среды жизни. Именно на суше организмы реализовали свои биологические преимущества: высокую скорость размножения, способность к постоянному расширению ареала и освоению новых местообитаний, средообразующую и другие функции, высокую скорость обновления и протекания процессов и т.д.

По В.И. Вернадскому, биосфера может рассматриваться как область земной коры, занятая трансформаторами, переводящими космические излучения в действующую земную энергию – электрическую, механическую, химическую, тепловую и др. Область распространения живого вещества



(совокупности всех организмов) включает нижнюю часть воздушной оболочки Земли (атмосферы), всю водную оболочку (гидросферу) и верхнюю часть твердой оболочки (литосферы). При этом в понятие биосферы включается преобразующая деятельность организмов не только в современных границах распространения жизни, но и в прошлом.

В.И. Вернадский четко обозначил верхний и нижний пределы распространения жизни. Верхний предел обуславливается лучистой энергией, приходящей из космоса и губительной для живых существ. Речь идет о жестком ультрафиолетовом излучении, которое задерживается озоновым экраном. Его нижняя граница проходит на высоте около 20 км, она совпадает с верхней границей биосферы. Нижний предел жизни связан с повышением температуры в земных недрах. На глубине 3-3,5 км температура достигает 100°С, поэтому нижняя граница биосферы не превышает глубины более 3 км под земной поверхностью и около 2 км под дном океана.

Ниже литосферной границы биосферы лежит «область былых биосфер», над которой В.И. Вернадский понимал оболочку Земли, в геологическом прошлом подвергшуюся воздействию жизни. Ученый отмечал, что земная кора, мощностью в несколько десятков километров, с осадочными породами и гранитной оболочкой когда-то была на поверхности планеты и входила в состав биосферы. Каменный уголь, нефть, мрамор, доломит, известняк, мел, железная руда и другие горные породы осадочного происхождения – свидетели существования жизни в «былых биосферах».

По В.И. Вернадскому, для биосферы характерно не только присутствие живого вещества. Она также обладает следующими особенностями: 1) биосфера «всюдна», так как на Земле нет места, где не обитали бы живые организмы (современные исследования подтвердили это: в Гималаях на высоте 8300 м над уровнем моря обитает 9 видов бактерий, в африканских безводных пустынях – более 500 видов насекомых, в сверхсоленых озерах – архебактерии, цианобактерии и даже 1 вид креветок, в Мертвом море – несколько видов водорослей и архебактерий и др.); 2) биосфера гетерогенна, мозаична (в ней выделяются регионы с различной биогеохимической специализацией); 3) в биосфере в значительном количестве содержится жидкая вода; 4) на биосферу падает мощный поток солнечной энергии; 5) в биосфере проходят поверхности раздела между веществами, находящимися в трех фазах – твердой, жидкой и газообразной, что служит предпосылкой для активного обмена веществом и энергией.

В.И. Вернадский считал, что биосферу составляют следующие типы веществ: 1) косное вещество, в образовании которого не принимают участие организмы (вода, горные породы и др.); 2) биогенное вещество, которое создается и

перерабатывается жизнью (каменный уголь, нефть и др.); 3) биокосное вещество, в создании которого принимают участие организмы и косные процессы (почва, кора выветривания и др.); 4) живое вещество, которое представляет совокупность всех организмов; 5) вещество, находящееся в радиоактивном распаде; 6) вещество космического происхождения; 7) рассеянные атомы, которые создаются из земных веществ под влиянием космических излучений.

В.И. Вернадский отмечал, что между косными природными телами и живыми организмами идет непрерывный обмен веществом и энергией. Живое вещество – основа биосферы, хотя и составляет очень незначительную ее часть. Если его выделить в чистом виде и распределить равномерно по поверхности Земли, то это будет слой около 2 см или 0,01% от массы всей биосферы. Несмотря на такое соотношение, живому веществу В.И. Вернадский отводит роль главной преобразующей силы Земли.

Учение В.И. Вернадского о биосфере произвело переворот в геологии, взглядах на причины ее эволюции. До трудов В.И. Вернадского в геологических явлениях и эволюции верхних слоев литосферы, прежде всего земной коры, главная роль отводилась физико-химическим процессам выветривания. В.И. Вернадский не только конкретизировал и очертил границы жизни в биосфере, но всесторонне раскрыл роль живых организмов в процессах планетарного масштаба. Он показал, что в природе нет более мощной геологической силы, чем живые организмы и продукты их жизнедеятельности.

## **10.2. Состав, свойства и функции живого вещества**

На поверхности суши подавляющую часть живого вещества составляют растения. Их биомасса включает около 90 % всей биомассы биосферы и 97 % всей биомассы суши. Среди гетеротрофных организмов суши самой высокой является биомасса почвенных микроорганизмов, затем почвенных беспозвоночных. Вместе они составляют от 200 до нескольких тысяч на гектар. Для сравнения: биомасса млекопитающих и птиц, как правило, не превышает 15 кг на гектар.

Для экосистем Мирового океана, наоборот, характерна относительно низкая биомасса растений; она приблизительно в 20 раз меньше, чем биомасса животных. Общая биомасса организмов Мирового океана примерно в 1000 раз меньше, чем биомасса наземных организмов.

Химический состав живого вещества – его важнейшая характеристика. С учетом того, что живое вещество является производным земной коры, его химический состав представлен теми же элементами, что и абиотическая среда. Отличие заключается только в соотношении тех или иных элементов. Больше

всего в составе живого вещества атомов водорода, кислорода и углерода. Их количества примерно совпадают. Содержание водорода и кислорода приближается к составу гидросферы по этим элементам. Однако в организмах значительно выше содержание углерода и высока доля кальция и магния. Кроме того, в живом веществе содержится большое количество азота, который еще встречается только в атмосфере.

К основным уникальным свойствам живого вещества, обуславливающим его высокую преобразующую деятельность, можно отнести следующие:

1. Способность быстро осваивать пространство. Она связана с интенсивным размножением и увеличением поверхности тела или образуемых организмами сообществ. Например, площадь листьев растений, произрастающих на 1 га, составляет 8-10 га и более.

2. Способность к пассивному (под действием гравитационных сил и т.д.) и активному движению (против течения воды, силы тяжести, движения воздушных потоков и т.д.).

3. Устойчивость при жизни и быстрое разложение после смерти (включение в круговороты веществ), сохраняя при этом высокую физико-химическую активность. Например, азотфиксаторы способны связывать молекулярный азот атмосферы при обычных значениях температуры и давления. В промышленных условиях для этого процесса требуется температура порядка  $500^{\circ}\text{C}$  и давления 300-500 атмосфер.

4. Высокая приспособительная способность к различным условиям и в связи с этим освоение не только всех сред жизни, но и крайне трудных по физико-химическим параметрам условий. Например, некоторые организмы выносят температуры, близкие к значениям абсолютного нуля ( $-273^{\circ}\text{C}$ ) или температуры кипения воды, встречаются в водах атомных реакторов, в ледовых панцирях и т.п.

5. Высокая скорость протекания реакций. Благодаря биокатализаторам скорость протекания химических реакций в организмах на несколько порядков выше, чем в косном веществе. Например, гусеницы некоторых насекомых потребляют и перерабатывают за день количество пищи, которое в 100-200 раз больше веса их тела. Дождевые черви (масса их тел примерно в 10 раз больше биомассы всего человечества) за 150-200 лет пропускают через себя однометровый слой почвы.

6. Высокая скорость обновления. Подсчитано, что в среднем для биосферы она составляет 8 лет, при этом для суши – 14 лет, для океана – 33 дня. Для сравнения: скорость круговорота кислорода в атмосфере составляет около 2000 лет, углерода – 300 лет. В результате высокой скорости обновления за всю историю существования живого вещества его общая масса, прошедшая

через биосферу, примерно в 12 раз превышает массу Земли. Только небольшая часть (доли процента) законсервирована в виде органических остатков, остальная включилась в процессы круговорота веществ.

Всю деятельность живого вещества в биосфере можно свести в соответствии с классификацией А.В. Лапо (1987) к нескольким основным функциям:

1. Энергетическая. Функция связана с запасанием энергии в процессе фотосинтеза, передачей ее по цепям питания, рассеиванием, накоплением в отмершем органическом веществе.

2. Газовая. Функция связана со способностью живого вещества к изменению и поддержанию определенного газового состава атмосферы. Предполагают, что в развитии биосферы было два переломных момента. Первый из них относится к времени, когда содержание кислорода в атмосфере достигло 1 % от современного уровня. Это обусловило появление первых аэробных организмов. С этого времени восстановительные процессы в биосфере стали дополняться окислительными (примерно 1,2 млрд. лет назад). Второй переломный момент в развитии биосферы связывают со временем, когда его концентрация в атмосфере достигла 10 % от современной. Это создало условия для образования озона, а затем озонового слоя, что обусловило возможность освоения суши примерно 450-470 млн. лет назад.

3. Окислительно-восстановительная. Функция связана с интенсификацией процессов как окисления, благодаря обогащению среды кислородом, так и восстановления, когда идет разложение органических соединений при дефиците кислорода.

4. Концентрационная. Функция связана со способностью организмов к концентрации в своих телах рассеянные в земной коре химические элементы, повышая их содержание во много раз (например, в теле некоторых организмов в миллионы раз больше марганца, чем в окружающей среде). Результат концентрационной деятельности живого вещества – залежи полезных ископаемых.

5. Деструктивная. Функция связана с разрушением организмами органических остатков и косных веществ. Наиболее существенную роль в этом процессе играют грибы и бактерии. Например, плесневый гриб в лабораторных условиях за неделю высвобождает из базальта 3 % кремния, 11 % алюминия, 59 % магния, 64 % железа. Пионеры жизни на скалах (бактерии, грибы, лишайники) оказывают на горные породы сильнейшее химическое воздействие растворами целого комплекса кислот – угольной, азотной, серной и органических. Разлагая с их помощью минералы, организмы избирательно извлекают и включают в биологический круговорот важнейшие химические

элементы. Их общая масса, вовлекаемая ежегодно в биологический круговорот, составляет около 8 млрд. тонн.

6. Транспортная. Функция связана с переносом веществ и энергии в результате активного движения организмов.

7. Средообразующая. Функция состоит в трансформации физико-химических параметров среды в условия, благоприятные для существования организмов. Эта функция в значительной мере является интегративной – результатом совместного действия других функций. В результате средообразующей функции живого вещества в географической оболочке Земли произошли следующие важнейшие события: преобразован газовый состав атмосферы; изменился химический состав вод первичного океана; в литосфере образовалась толща осадочных пород; на поверхности суши возник плодородный почвенный покров и др. Средообразующая функция живого вещества создала и поддерживает в равновесии баланс вещества и энергии в биосфере, обеспечивая стабильность условий существования организмов, в том числе человека. Вместе с тем живое вещество способно восстанавливать условия обитания организмов, нарушенные в результате природных катастроф и антропогенного воздействия.

Эту способность живого вещества к регенерации экологических условий выражает принцип Ле Шателье-Брауна, заимствованный из термодинамики. Он заключается в том, что изменение любых переменных в системе в ответ на внешнее возмущение происходит в направлении компенсации производимых возмущений. В теории управления аналогичное явление носит название отрицательных обратных связей. Благодаря им система возвращается в первоначальное состояние, если производимые возмущения не превышают пороговых значений. Таким образом, гомеостаз, или устойчивость экосистемы оказывается не статическим, а динамическим явлением.

Например, массовое развитие на Земле первых фотосинтезирующих с выделением кислорода организмов (цианобактерий) около 2,5 млрд. лет назад способствовало появлению в атмосфере кислорода, что явилось толчком для быстрого развития аэробных животных. Однако интенсивный фотосинтез сопровождался усиленным потреблением углекислого газа и уменьшением его содержания в атмосфере. Кроме того, в гидросфере за счет формирования большой биомассы организмов усиливался процесс захвата и захоронения ими углекислоты путем ее перевода в соединения углекислого кальция. Как результат этих процессов – резкое похолодание и первое в истории планеты оледенение.

Однако способность к гомеостазу позволила биосфере около 600 млн. лет назад войти в стадию климакса, а начиная с карбона (около 300 млн. лет назад)

стабилизировать свою биомассу. На современном этапе развития биосферы ее живому веществу становится все труднее выполнять свою средообразующую функцию из-за деятельности человека.

9. Рассеивающая. Эта функция противоположна концентрационной по своим результатам. Она проявляется через трофическую цепь и транспортную функцию организмов. Например, рассеивание вещества при гибели активно перемещающихся в пространстве организмов и др.

10. Информационная. Функция состоит в том, что организмы накапливают определенную информацию в процессе эволюции и адаптации к среде, закрепляют ее в последовательных структурах и передают последующим поколениям.

### **10.3. Современные представления о биосфере**

Современные представления о биосфере связаны с учением об экосистемах. Биосферу рассматривают как глобальную открытую саморегулируемую централизованную кибернетическую экосистему. Как любая открытая система биосфера обменивается веществом, энергией и информацией с окружающей средой, и имеет «вход» и «выход». Вход в биосферу – поток солнечной энергии из космоса, без которого ее существование невозможно; выход – образование в процессе жизнедеятельности организмов веществ, которые в силу каких-либо причин «ускользают» из биологического круговорота на геологический промежуток времени (иногда на миллионы лет). Считают, что многие геологические процессы, популяционные волны, социальная активность человеческого общества и другие явления на Земле зависят от количества входящей энергии в биосферу и, таким образом, от солнечной активности.

Как саморегулируемая система биосфера обладает свойствами гомеостаза, который осуществляет ее центральное (доминирующее) звено – живые организмы. Яркий пример саморегуляции – это создание жизнью озонового экрана за ее верхними границами распространения, который поглощает губительное для нее жесткое ультрафиолетовое излучение. Точно так же, создание «кальциевого покрова» планеты гидробионтами стабилизирует химический состав океанских вод.

Биосфера за свою историю пережила множество значительных катаклизмов и катастроф, но всегда справлялась с ними благодаря действию гомеостатических механизмов. Опасность современной экологической ситуации в том, что отдельные крупные возмущения она гасить уже не в силах. Налицо либо распад природных экосистем, либо появление неустойчивых, практически лишенных свойств саморегуляции, искусственных

урбанизированных комплексов. Переход биосферы из стадии региональных кризисов в стадию глобального кризиса может вызвать полный и необратимый распад всей системы. В переломный момент возрастание энтропии (внутренней неупорядоченности) биосферы может привести ее к хаосу или она перейдет на новый, более высокий уровень организации.

Согласно закону необходимого разнообразия (У. Эшби) любая кибернетическая (управляемая) система только тогда обладает устойчивостью, когда она имеет достаточное внутреннее разнообразие. Под внутренним разнообразием биосферы понимают разнообразие живой и неживой природы. Разнообразие неживой природы велико: это разные среды жизни и различные природные зоны; геохимические провинции; большое число элементарных экосистем и др. Разнообразие биосферы за счет элементарных экосистем обеспечивается также вертикальной ярусностью растительного покрова и животных и мозаичностью в их горизонтальном распределении.

Из объектов живой природы в настоящее время описано около 2 млн. видов, которые составляют не более 5 % от числа видов, принимавших участие в процессах биосферы за все время ее существования. Более низкое видовое разнообразие биоты на данном этапе развития биосферы компенсируется большим разнообразием их группировок.

Сохранение биологического разнообразия отнесено к числу важнейших экологических проблем современности. Человек, воздействуя на экосистемы и отторгая часть вещества и энергии в производственный цикл, нарушает биологические круговороты, что сказывается на состоянии окружающей среды. Однако вторичные биогеоценозы, возникающие на месте коренных, не всегда ущербны с точки зрения поддержания функций биологических круговоротов. Главное, чтобы при этом соблюдался принцип экологической эквивалентности: возникающие в результате антропогенного воздействия динамические равновесия должны быть эквивалентны средообразующей функции естественных экосистем. Например, леса лепидофитов каменноугольного периода уступили место лесам голосеменных растений в мезозое, а те – лесам цветковых растений, а затем формациям травянистой растительности в кайнозое. Несмотря на подобную смену сообществ, все они исправно выполняли свои средообразующие функции.

Биосфера обладает определенной хозяйственной емкостью, в пределах которой быстро восстанавливаются все нарушения. Способность к восстановлению зависит от продуктивности биоты и меняется от ландшафта к ландшафту. Верхним порогом хозяйственной емкости биосферы является перевод в антропогенный канал более 1 % чистой первичной продукции биосферы. Нарушение этого порога ведет к быстрому и все большему

размыканию биотических круговоротов веществ, искажению геохимических балансов в экосистемах и, в конечном счете, к дестабилизации окружающей среды и распаду генома человека. Чтобы не исчезнуть, как биологический вид человек обязан сохранить ненарушенные территории, которые могут стать центрами восстановления стабильности окружающей среды, воздействовать на среду в пределах ее хозяйственной емкости, используя гомеостатические механизмы биосферы.

#### **10.4. Эволюция биосферы**

Большинство заключений относительно возникновения и эволюции биосферы являются гипотетическими. Они не противоречат современным законам развития природы, но их невозможно полностью, а иногда и частично, подтвердить экспериментально.

Существует множество гипотез о возникновении Земли, живых существ, путей их эволюции и т.д. На наш взгляд, их можно рассматривать в соответствии со временем развития той стадии развития биосферы, которой они касаются.

1. *Теория Большого взрыва.* Ученые предполагают, что примерно 20 млрд. лет назад Вселенная, сжатая в точку, по неизвестным причинам начала расширяться. Этот процесс разбегания галактик называют Большим взрывом. Спустя около 15 млрд. лет (4,8 млрд. лет назад) сформировалась Земля как планета.

Ее образование – результат взаимодействия процессов конденсации солнечного первичного газово-пылевого вещества и аккреции глыб и малых планет, находившихся поблизости. Столкновение с Землей космических тел, ее сжатие в ходе формирования и распад радиоактивных элементов привели к ее разогреву до температуры 1500-1600°С, которая могла обеспечить переплавку и расслоение земного вещества на ядро, мантию и кору.

Примерно 4 млрд. лет назад внутренняя температура планеты стабилизировалась около ее современного уровня (2000-3000°С), а температура поверхности понизилась до 100°С и менее. К этому времени планета потеряла первичную атмосферу, состоящую из водорода и гелия. Газообразные выбросы из ядра Земли создали вторичную атмосферу из углекислого газа с примесью паров воды, аммиака, метана, сероводорода, диоксида серы, аэрозолей соляной и фтористой кислот. Она не содержала кислорода и имела восстановительные свойства. Газовые составляющие вторичной атмосферы под влиянием солнечной радиации, космического излучения и электрических разрядов в условиях нарастающего парникового эффекта постепенно распадались.



Например, атмосфера насыщалась азотом, освобождающимся при разрушении аммиака.

2. *Теория возникновения жизни.* Возникновение Земли и жизни на ней – это взаимосвязанный единый процесс. Возникновение жизни на Земле, согласно гипотезе А.И.Опарина (1968), следует рассматривать в качестве закономерной химической эволюции углеродистых соединений. Уникальная роль углерода в зарождении жизни и ее последующем развитии связана со способностью его атомов к образованию четырех равнозначных связей с другими атомами углерода, что создает возможность построения углеродных скелетов различных типов – линейных, разветвленных и циклических.

В связи с исключительной химической активностью углерода и преобладанием в космосе водорода, их соединения (углеводороды) с ближайшими производными широко распространены во Вселенной. По мнению А.И. Опарина, на поверхности формирующейся Земли исходные углеводороды и цианиды, и их производные под влиянием внешних источников энергии постепенно превращались в органические вещества: вначале в мономеры, а затем в их полимеры.

В соответствии со вторым законом термодинамики органические молекулы (как большие) не могут быть равномерно распределены в растворе. Под действием электростатических сил они объединяются в многомолекулярные системы. Устойчивые комбинации этих систем сохраняются, неустойчивые – распадаются, а из их осколков образуются другие варианты случайных конструкций. Достигнув определенных размеров, сохранившиеся многомолекулярные системы под действием внешних механических сил дробились на несколько частей, каждая из которых по структуре совпадала с исходной. Последующая эволюция этих макросистем, основанная на таком предбиологическом естественном отборе, привела к возникновению пробионтов (предшественников организмов), а затем из них эубионтов (собственно организмов). Таким образом, химическая эволюция явилась предпосылкой биологической эволюции.

3. *Большой биологический взрыв.* Еще Л. Пастер в XIX веке обратил внимание на то, что в неживой природе молекулы веществ либо зеркально симметричны, либо одинаково часто встречаются их правые и левые стереоизомеры. Молекулы веществ, из которых построены живые организмы, зеркально ассиметричны (хиральны) и встречаются в природе лишь в одном варианте – левом или правом. Это так называемые хирально чистые молекулы. Виды организмов, в том числе и человек, построены из молекул определенной хиральности (левой для одних и правой для других). Поэтому при употреблении человеком некоторых пищевых искусственных добавок, которые

являются зеркальным отражением природных стереоизомеров, у него происходит резкое нарушение обмена веществ.

Современная наука пришла к выводу, что возникновение живой материи на Земле связано с нарушением существовавшей тогда зеркальной симметрии и образованием хирально чистых молекул. Этот переход от мира зеркально симметричных соединений к хирально чистому состоянию живого вещества биосферы произошел не в процессе длительной эволюции, а скачком – в виде своеобразного Большого биологического взрыва. Возникновение хиральности молекул связывают с катастрофой, то есть с достижением средой критической точки (точки бифуркации), за которой теряется устойчивость прежнего симметричного состояния. По некоторым оценкам процесс глобального перехода к хиральной чистоте мог произойти всего за 1-10 млн. лет.

Появление живого вещества ознаменовало переход к биологической эволюции.

### **10.5. Учение о ноосфере**

В.И. Вернадский, анализируя геологическую историю Земли, утверждал, что наблюдается переход биосферы в новое состояние – ноосферу под действием новой геологической силы, научной мысли человечества. Однако в трудах В. И. Вернадского нет законченного и непротиворечивого толкования сущности материальной ноосферы как преобразованной биосферы. В одних случаях он писал о ноосфере в будущем времени (она еще не наступила), в других в настоящем (мы входим в нее), а иногда связывал формирование ноосферы с появлением человека разумного или с возникновением промышленного производства. Надо заметить, что когда в качестве минеролога В. И. Вернадский писал о геологической деятельности человека, он еще не употреблял понятий «ноосфера» и даже «биосфера». О формировании на Земле ноосферы он наиболее подробно писал в незавершенной работе «Научная мысль как планетное явление», но преимущественно с точки зрения истории науки.

Возникновение разума и интеллекта человека как высшей, познавательной способности организмов явилось одним из уникальных этапов эволюции биосферы. Благодаря этим специфическим особенностям мозга возникает общество людей – совокупность индивидуумов, способных к совместному труду, хранению нужных и приобретению новых знаний и умений, передаче их другим поколениям. Воздействие человеческой деятельности на окружающую природную среду растет так быстро, что развитие среды и общества становятся неразрывными. На это указывал В.И. Вернадский в начале XX века. Биосфера однажды перейдет в сферу разума –

ноосферу. Произойдет объединение, в результате которого развитие планеты делается направленным, то есть направляемым силой разума.

Термин «ноосфера», предложенный французским исследователем Леруа в 1924 г., впоследствии широко использовался французским палеонтологом, занимающимся вопросами эволюции - П.Т. Де Шарденом. В.И. Вернадский стал использовать этот термин только в последние годы жизни, вкладывая в него более глубокий, философский смысл. Он считал, что согласованное с природой развитие общества, ответственность за природу и ее будущее потребуют от общества регламентации своих действий, определенных ограничений. Исходя из такого взгляда, ноосфера – стадия развития биосферы, которая направляется разумом, и ее развитие происходит целенаправленно в интересах эволюции человека.

Таким образом, труды В.И. Вернадского позволяют более обоснованно ответить на поставленный вопрос, поскольку в них указан ряд конкретных условий, необходимых для становления и существования ноосферы. Перечислим эти условия.

1. Заселение человеком всей планеты.
2. Резкое преобразование средств связи и обмена между странами.
3. Усиление связей, в том числе политических, между всеми странами земли.
4. Начало преобладания геологической роли человека над другими геологическими процессами, протекающими в биосфере.
5. Расширение границ биосферы и выход в космос.
6. Открытие новых источников энергии.
7. Равенство людей всех рас и религий.
8. Увеличение роли народных масс в решении вопросов внешней и внутренней политики.
9. Свобода научной мысли и научного искания от давления религиозных, философских, политических настроений и создание в государственном строе условий, благоприятных для свободной научной мысли.
10. Продуманная система народного образования и подъем благосостояния трудящихся. Создание реальной возможности не допустить недоедания и голода, нищеты и ослабить болезни.
11. Разумное преобразование первичной природы Земли с целью сделать ее способной удовлетворять все материальные, эстетические и духовные потребности численно возрастающего населения.
12. Исключение войн из жизни общества.

В современном мире, часть этих условий выполнена (1-6), некоторые выполнены неполностью (7-12).

Таким образом, мы видим, что налицо все те конкретные признаки, все или почти все условия, на которые указывал В.И. Вернадский для того, чтобы отличить ноосферу от существовавших ранее состояний биосферы. Процесс ее образования постепенный, и, вероятно, никогда нельзя будет точно указать год или даже десятилетие, с которого переход биосферы в ноосферу можно будет считать завершенным. Но, конечно, мнения по этому вопросу могут быть разные.

Сам В.И. Вернадский, замечая нежелательные, разрушительные последствия хозяйствования человека на Земле, считал их некоторыми издержками. Он верил в человеческий разум, гуманизм научной деятельности, торжество добра и красоты. Что-то он гениально предвидел, в чем-то, возможно, ошибался. Ноосферу следует принимать как символ веры, как идеал разумного человеческого вмешательства в биосферные процессы под влиянием научных достижений. Надо в нее верить и, не надеясь на ее пришествие, самому человечеству предпринимать соответствующие меры.

## 11. ГЛОБАЛЬНЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ

### 11.1. Загрязнение природной среды

Качество природной среды – степень соответствия природных условий потребностям людей или других живых организмов.

Нормальное «фоновое» состояние среды – экологически сбалансированное естественное состояние природной среды. Оно характеризуется экологическим равновесием.

Аномальное состояние среды – когда один или несколько параметров среды отклоняются от фоновых показателей. Экологически несбалансированная система может оказывать вредное влияние на человека или не удовлетворять его потребностям.

Кризисное состояние, или экологический кризис, наступает, когда параметры состояния среды приближаются к предельно допустимым, переход через которые влечет за собой потерю системой устойчивости и ее разрушение. Это состояние может быть следствием загрязнений или аномалий в среде при достижении пороговых величин.

Разрушение среды – это когда окружающая среда становится непригодной для обитания человека или использования в качестве природного ресурса (некоторые районы после Чернобыльской аварии 1986 г.).

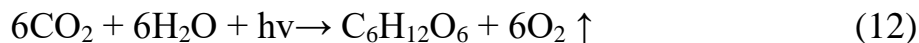
Система контроля за качеством окружающей среды или экологическая оценка (нормативы) является средством ограничения негативного воздействия на природу. К сожалению, существуют противоречия между возрастающими потребностями людей и ограниченными возможностями биосферы, природных ресурсов по их удовлетворению.

Одной из основных экологических проблем является загрязнение атмосферного воздуха. Воздух – один из основных природных ресурсов. Атмосфера является определяющим условием жизни на планете. Известно, что человек может прожить без пищи 5 мес., без воды – 5 сут., а без воздуха – меньше 5 мин. Качество атмосферы определяет жизнь и здоровье людей, существование растительного и животного мира. Больше всего подвержен загрязнениям воздушный бассейн.

В слое толщиной 5,5 км сосредоточена  $\frac{1}{2}$  массы всей атмосферы, а в слое 40 км – 99 % всей массы атмосферы. Нижняя часть атмосферы (приблизительно 15 км) – тропосфера. В ней наблюдается интенсивное турбулентное перемешивание, дуют ветры и, таким образом, температура резко уменьшается с высотой (на 1 км приблизительно 6 °С). На высоте приблизительно 55 км она минимальна – 3°С и далее идет интенсивный рост температуры.

Состав воздуха:  $N_2$  – 79 %,  $O_2$  – 20-21 %, незначительное количество  $CO_2$ , инертных газов, водорода. Для сравнения: атмосфера Венеры состоит из  $CO_2$  – 90 %, поэтому там нет жизни.

За счет фотосинтеза, осуществляемого растениями, на Земле происходит образование кислорода по реакции:



Одной из важнейших экологических проблем в большинстве стран является загрязнение воздуха. Город с населением 1 млн. человек выбрасывает ежегодно в атмосферу 10 млн. т водяного пара, 2 млн. т газов ( $SO_2$ ,  $CO_2$ ,  $NO_2$  и т.д.) примерно 20 тыс. т пыли и 150 т тяжелых металлов (Pb, Zn, Cd и т.д.).

По данным Всемирной организации здравоохранения (ВОЗ) в 90-е годы в 27-ми из 54-х обследованных стран концентрация  $SO_2$  превысила стандартные нормы (40-60 мкг/дм<sup>3</sup>). Список городов мира с повышенным загрязнением воздуха: Милан, Тегеран, Сеул, Рио-де-Жанейро, Париж, Пекин, Мадрид. В России самые загрязненные по воздуху города: Братск, Красноярск, Липецк, Магнитогорск, Нижний Тагил, Новокузнецк, Норильск, Омск, Челябинск, Чита.

Основным показателем, характеризующим состояние атмосферы, является концентрация вредных веществ и ее соотношение с ПДК или нормативы предельно допустимых выбросов (ПДВ). ПДВ определяются на основе ПДК с учетом рассеивания выбросов и наложения их на фоновое загрязнение. Также учитывается суммарное воздействие нескольких источников загрязнения.

Очень часто выбросы предприятия больше ПДВ и оно их не может сократить ни при каких условиях. Для таких предприятий установлены нормативы временно согласованных выбросов (ВСВ), рассчитываемых на долгосрочную программу снижения выбросов. В настоящее время в крупных промышленных городах концентрация различных примесей в атмосфере превышает ПДК.

## 11.2. Проблемы народонаселения

Одной из причин загрязнения среды обитания человека и подрыва восстановительных сил природы является ускоренный рост населения. Население Земли – это общая численность людей, проживающих на нашей планете. На сегодняшний день на Земле проживает 7.71 млрд. человек. Человечеству понадобилось более 200 000 лет, чтобы достичь населения в 1 миллиард человек (около 1800 года) и только около 200 лет, чтобы это количество выросло до 7 млрд. По оценкам фонда ООН в области

народонаселения, основные вехи численности населения Земли были пройдены в следующих годах:

- 1 миллиард – 1804 год
- 2 миллиарда – 1927 год (через 123 года)
- 3 миллиарда – 1960 год (через 33 года)
- 4 миллиарда – 1974 год (через 14 лет)
- 5 миллиардов – 1987 год (через 13 лет)
- 6 миллиардов – 12 октября 1999 года (через 12 лет)
- 7 миллиардов – 31 октября 2011 года (через 12 лет).

К 2017 г. численность населения планеты составила около 7,5 млрд., однако прирост снизился с 1,33 % в 2000 г. до 1,11 %. ООН прогнозирует, что рост численности и дальше будет снижаться и достигнет к 2050 г. 0,57 %, а численность составит 9,7 млрд. К 2056 г. население будет равно 10 млрд. чел.

Во всех регионах мира и странах за последние годы произошел резкий рост населения, но особенно быстрыми темпами – в странах Азии, Африки, Латинской Америки, в Индии и Китае.

Все возрастающая численность населения ставит перед многими странами, особенно перед развивающимися, проблему обеспечения людей продовольствием. Каждый год в мире умирает от голода 2 млн. человек. Наряду с решением продовольственной проблемы большое значение приобретают и проблемы обеспечения человечества водой, сохранения чистым атмосферного воздуха, сохранения плодородия почв. В ряде регионов уже сейчас встают серьезные проблемы, связанные с нехваткой воды, особенно пресной, загрязнением окружающей среды.

По приблизительной оценке советского ученого Н. В. Мельникова, классическими видами топлива (уголь, нефть, природный газ, торф, горючие сланцы) человечество обеспечено по уровню потребления 1980 г. на 300 – 320 лет, а по уровню потребления 2000 г. – на 140-150 лет. В связи с чем, все более значимое место в топливно-энергетическом хозяйстве мира должны занимать альтернативные методы получения энергии, в частности атомная, водородная и др. Огромное количество энергии могло быть получено человеком при разрешении сложной проблемы управления термоядерным синтезом.

Дальнейшее развитие экономики в природоохранном аспекте связано с решением проблем более полного использования природных ресурсов и с созданием рециркуляционных материальных и энергетических потоков.

### **11.3. Парниковый эффект**

Систематические наблюдения за содержанием диоксида углерода в атмосфере показывают его рост. Известно, что CO<sub>2</sub> в атмосфере, подобно

стеклу в оранжерее, пропускает лучистую энергию Солнца к поверхности Земли, оно задерживает инфракрасное (тепловое) излучение Земли и тем самым создает так называемый тепличный (парниковый) эффект.

Глобальные изменения климата тесно связаны с загрязнением атмосферы промышленными отходами и выхлопными газами. Влияние человеческой цивилизации на климат Земли – реальность, последствия которой ощущаются уже сейчас. Ученые считают, что сильная жара в 1988 г. и засуха в США – в какой-то мере следствия так называемого эффекта – глобального потепления атмосферы земли в результате повышения содержания в ней углекислого газа из-за вырубки лесов, поглощающих его, и сжигание таких видов топлива, как уголь и бензин, при котором происходит выброс этого газа в атмосферу. Углекислый газ и другие загрязнители действуют подобно пленке или стеклу в парниках: они пропускают солнечное тепло к Земле и удерживают его здесь. В целом температура на земле в первые 5 мес. 1988 г. была выше, чем в любой аналогичный период за те 130 лет, как ведутся измерения. Можно утверждать, что причиной изменения температуры стало давно ожидавшееся глобальное потепление, связанное с загрязнением окружающей среды. Тенденция к потеплению является не естественным явлением, а следствием парникового эффекта. На 80-е гг., указали ученые, пришлось четыре самых теплых года последнего столетия, а 1988 г. побил все предыдущие рекорды. Компьютерные прогнозы обещают дальнейшие потепления в новом тысячелетии.

Как известно, главным по значению «парниковым» газом является водяной пар (около 20 %). За ним следуют углекислый газ, обеспечивающий в 80-х годах 49 % дополнительного по сравнению с началом прошлого века увеличения парникового эффекта, метан (18 %), фреоны (14 %), закись азота  $N_2O$  (6 %). На остальные газы приходится 13 %.

Изменение климата ученые связывают с изменениями содержания в атмосфере «парниковых» газов. Известно, как менялся химический состав атмосферы 160 тыс. лет. Эти сведения получены на основе анализа состава пузырьков воздуха в ледниковых кернах, извлеченных с глубины до 2 км на станции «Восток» в Антарктиде и в Гренландии. Выявлено, что в теплые периоды концентрации  $CO_2$  и  $CH_4$  были примерно в 1,5 раза выше, чем в холодные ледниковые. Эти результаты подтверждают высказанное в 1861 г. Дж. Тиндалем предположение о том, что историю изменения климата Земли можно объяснить изменениями концентрации  $CO_2$  в атмосфере.

Из антропогенных источников поступления  $CO_2$  в атмосферу основной вклад дают предприятия энергетики, работающие на ископаемом топливе, транспортные средства и собственно население. Например, воздушный лайнер за 7 ч. полета сжигает около 35 т  $O_2$ , легковой автомобиль сжигает 1 т  $O_2$ ,



каждые 1,5 тыс. км пробега. Примерно такое же количество  $\text{CO}_2$  выбрасывается в атмосферу.

В спокойном состоянии человек пропускает через легкие 10-11 тыс.  $\text{дм}^3$  воздуха в сутки, тогда как при физических нагрузках и повышении температуры воздуха потребность в кислороде может возрасти в 3-6 раз. Соответственно население планеты выделяет в год более 6 млрд. т  $\text{CO}_2$ . С учетом домашних животных эта цифра по меньшей мере удвоится. Тем самым чисто биологический вклад в увеличение содержания  $\text{CO}_2$  в атмосфере оказывается соизмеримым с промышленными выбросами углекислого газа.

В результате только производственной деятельности в 1987 г. в атмосферу было выброшено 22 млрд. т  $\text{CO}_2$ , из которых на долю США приходится – 23 %, СССР – 19 %, Западной Европы – 13,5 %, Китая – 8,7 %.

Наряду с ростом потребления ископаемого топлива увеличение содержания  $\text{CO}_2$  в атмосфере может быть связано с уменьшением массы наземной растительности. Особенно сказывается вырубка высокопродуктивных лесов в странах Южной Америки и Африки. Скорость уничтожения лесов – легких планеты – растет, и к концу столетия при нынешних темпах площадь лесов уменьшится на 20-25 %.

Предсказывают, что увеличение содержания  $\text{CO}_2$  в атмосфере на 60 % от современного уровня может вызвать повышение температуры земной поверхности на 1,2-2,0 °С. Существование же обратной связи между величиной снежного покрова, альбедо и температурой поверхности должно привести к тому, что изменения температуры могут быть еще большими и вызвать коренное изменение климата на планете с непредсказуемыми последствиями.

Если сегодняшний уровень потребления ископаемых видов топлива сохранится до 2050 г., то концентрация  $\text{CO}_2$  в атмосфере возрастет вдвое. В отсутствие других факторов это приведет к повышению температуры поверхности Земли на 3 °С.

К сожалению, растет содержание в атмосфере не только  $\text{CO}_2$  но и других «парниковых» газов, в частности  $\text{N}_2\text{O}$ ,  $\text{SO}_2$ ,  $\text{NH}_3$ ,  $\text{CH}_4$ , фреонов и других органических веществ. Если темпы роста концентрации «парниковых» газов сохранятся на теперешнем уровне, то к 2020 г. загрязнение атмосферы будет соответствовать эквивалентному удвоению содержания  $\text{CO}_2$ .

Удвоение концентрации метана приведет к повышению температуры земной поверхности на 0,2-0,3° С. Увеличение концентрации фреонов в тропосфере в 20 раз приведет к возрастанию температуры поверхности на 0,4-0,5° С. Увеличение температуры на 1° С произойдет при одновременном удвоении содержания  $\text{CH}_4$ ,  $\text{NH}_3$ , и  $\text{N}_2\text{O}$ . В то же время климатологи считают

значительным изменением средней температуры даже на  $0,1^{\circ}\text{C}$ , а увеличение температуры на  $3,5^{\circ}\text{C}$  – критическим.

Глобальное потепление приведет к заметному перемещению в более высокие широты основных географических зон Северного полушария. Зона тундры, в частности, будет постепенно исчезать при продвижении в более высокие широты лесов. Несомненно, что потепление окажет существенное влияние на континентальные и морские льды. Площадь ледников на территории РФ будет сокращаться и многие из них сравнительно быстро исчезнут. Заметно сократится площадь зоны вечной мерзлоты. Ледяной покров Северного Ледовитого океана в следующем столетии или будет полностью разрушен, или его заменит сравнительно тонкий лед, который будет возникать зимой и таять летом. Хотя перечисленные черты ожидаемого изменения природных условий на территории нашей страны сравнительно благоприятны для народного хозяйства, из-за быстрого изменения климата они могут привести к существенным трудностям, в особенности если изменения не будут учтены при долгосрочном планировании хозяйственной деятельности.

Парниковый эффект нарушит климат планеты, изменив такие критически важные переменные величины, как осадки, ветер, слой облаков, океанические течения и размеры полярных ледниковых шапок. Хотя последствия для отдельных стран далеко не ясны, ученые уверены в общих тенденциях. Внутренние районы континентов станут суше, а побережья влажнее. Холодные сезоны станут короче, а теплые длиннее. Усиление испарения приведет к тому, что почва станет суше на обширных площадях.

Одна из наиболее широко обсуждаемых и вызывающих страх последствий парникового эффекта – это прогнозируемое повышение уровня Мирового океана в результате повышения температуры. Большинство ученых считают, что этот подъем будет относительно постепенным, создавая проблемы в основном в странах с большой численностью населения, живущих на уровне или ниже уровня моря, в таких, как Нидерланды и Бангладеш. Что касается географических районов, то парниковый эффект может оказать наибольшее влияние в высоких широтах северного полушария. Снег и лед отражают солнечный свет в космическое пространство, не позволяя температуре повышаться. Но в связи с потеплением на всем земном шаре плавающий арктический лед начнет таять, в результате чего для отражения останется меньше снега и льда.

#### **11.4. Кислотные дожди**

Кислотные дожди – следствие нарушения круговорота веществ между атмосферой, гидросферой и литосферой. Кислотность измеряется показателем

pH, который выражается десятичным логарифмом концентрации водородных ионов. Облачная и дождевая вода в нормальных условиях должна иметь pH = 5,6-5,7. Это зависит от растворения в ней атмосферного CO<sub>2</sub> с образованием слабой угольной кислоты. Но вот уже десятки лет над Северной Америкой и Европой выпадают дожди с содержанием в них кислот в десятки, сотни, тысячи раз больше. По содержанию кислот современные дожди соответствуют сухому вину, а часто и столовому уксусу.

Кислота в дождях вызвана растворением оксидов серы и азота и образованием соответствующих кислот. Сернистый газ образуется и выбрасывается в атмосферу при сжигании угля, нефти, мазута, а так же при добычи цветных металлов из сернистых руд. А оксиды азота образуются при соединении азота с кислородом воздуха при высоких температурах, главным образом в двигателях внутреннего сгорания и котельных установках. Получение энергии – основы цивилизации и прогресса, сопровождается закислением окружающей среды. Дело осложняется еще и тем, что трубы ТЭС стали расти в высоту. Их высота достигла 250-300и даже 400 м. Количество выбросов в атмосферу не уменьшилось, но они теперь рассеиваются на огромных территориях, преодолевают большие расстояния, переносятся через государственные границы. В странах Скандинавии только 20 – 25 % всех кислотных дождей собственного происхождения, а остальное они получают от дальних и ближних соседей. Вследствие более частых западных ветров через западные границы Россия получает в 8 – 10 раз больше соединений серы и азота, чем от нас переносится в обратном направлении.

Закисление дождей, а затем почв и природных вод, вначале протекало как скрытый, незаметный процесс. Чистые, но уже подкисленные озера сохраняли свою обманчивую красоту. Лес выглядел таким же, как и раньше, но уже начались необратимые изменения.

При кислотных дождях чаще всего страдают пихта, ель, сосна, потому что смена хвои происходит реже, чем смена листьев, и она накапливает больше вредных веществ за один и тот же период времени. У хвойных деревьев желтеет и опадает хвоя, изреживаются кроны, повреждаются тонкие корни. У лиственных пород изменяется окраска листьев, преждевременно опадает листва, гибнет часть кроны, повреждается кора. Не происходит естественное возобновление хвойных и лиственных лесов. Эти симптомы часто сопровождаются вторичными поражениями от насекомых и болезней деревьев. Поражение деревьев все в большей степени захватывает и молодые леса.

Воздействие сернистого газа и его производных на человека и животных проявляется, прежде всего, в поражении верхних дыхательных путей. Под влиянием сернистого газа и серной кислоты происходит разрушение

хлорофилла в листьях растений, в связи с чем ухудшается фотосинтез и дыхание, замедляется рост, снижается качество древесных насаждений и урожайность сельскохозяйственных культур, а при более высоких и продолжительных дозах воздействия растительность погибает.

Так называемые «кислые» дожди вызывают повышение кислотности почв, что снижает эффективность применяемых минеральных удобрений на пахотных землях, приводит к выпадению наиболее ценной части видового состава на долголетних культурных сенокосах и пастбищах. Особенно подвержены влиянию кислых осадков дерново-подзолистые и торфяные почвы, широко распространенные в северной части Европы.

Еще больший ущерб несут сельскохозяйственные культуры. Повреждаются покровные ткани растений, изменяется обмен веществ в клетках, нарушается рост и развитие растений, уменьшается сопротивляемость к болезням и паразитам, снижаются доходы сельского хозяйства из-за падения урожайности культур.

Кислота разрушает сооружения из мрамора и известняка. Эта судьба грозит Тадж-Махалу – шедевру индийской архитектуры периода Великих Монголов, в Лондоне – Тауэру и Вестминстерскому аббатству. Античная конная статуя римского императора Марка Аврелия, которая более четырех веков украшала знаменитую площадь на Капитолийском холме, построенная по проекту Микеланджело, «переехала» в реставрационные мастерские в 1981 г. Дело в том, что эта статуя работы неизвестного мастера, возраст которой составляет 1800 лет, «тяжело больна». Высокий уровень загрязнения атмосферы, выхлопные газы автомобилей, а также палящие лучи солнца и дожди нанесли огромный ущерб бронзовой статуе императора.

Для снижения материального ущерба металлы, чувствительные к автомобильным выбросам, заменяют на алюминий; на сооружения наносят специальные газоустойчивые растворы и краски. Многие ученые видят в развитии автотранспорта и во все большем загрязнении воздуха крупных городов автомобильными газами главную причину увеличения заболевания легких.

### **11.5. Разрушение озонового слоя**

Озоновый слой расположен в верхних слоях атмосферы (стратосфере) и содержит большое количество озона (O<sub>3</sub>). Он начинается на высотах около 8 км над полюсами и 17 км над экватором. Его назначение – поглощать коротковолновое ультрафиолетовое излучение. В 1985 г. специалисты по исследованию атмосферы из Британской Антарктической Службы сообщили о совершенно неожиданном факте: весеннее содержание озона в атмосфере над

станцией Халли-Бейв в Антарктиде уменьшилось за период с 1977 по 1984 г. на 40 %. Вскоре этот вывод подтвердили другие исследователи, показавшие также, что область пониженного содержания озона простирается за пределы Антарктиды и по высоте охватывает слой от 12 до 24 км, т.е. значительную часть нижней части стратосферы. Фактически это означало, что в полярной атмосфере имеется озонная «дыра». В начале 80-х по измерениям со спутника «Нимбус-7» аналогичная дыра была обнаружена и в Арктике, правда она охватывала значительно меньшую площадь и падение уровня озона в ней было не так велико – около 9 %. В среднем на Земле с 1979 по 1990 г. содержание озона уменьшилось на 5 %. Это открытие обеспокоило как ученых, так и широкую общественность, поскольку из него следовало, что слой озона, окружающий нашу планету, находится в большей опасности, чем считалось ранее. Утончение этого слоя может привести к серьезным последствиям для человечества.

Впервые мысль об опасности разрушения озонного слоя была высказана еще в конце 60-х годов, тогда считалось, что основную опасность для атмосферного озона представляют выбросы водяного пара и оксидов азота ( $\text{NO}_x$ ) из двигателей сверхзвуковых транспортных самолетов и ракет. Однако, сверхзвуковая авиация развивалась значительно менее бурными темпами, чем предполагалось.

В 1974 г. М. Молина и Ф. Роулент из Калифорнийского университета в Ирвине показали, что хлорфторуглероды (ХФУ) могут вызывать разрушение озона. Начиная с этого времени, так называемая хлорфторуглеродная проблема стала одной из основных в исследованиях по загрязнению атмосферы. Хлорфторуглероды уже более 60 лет используются как хладагенты в холодильниках и кондиционерах, пропеленты для аэрозольных смесей, пенообразующие агенты в огнетушителях, очистители для электронных приборов, при химической чистке одежды, при производстве пенопластиков. Когда-то они рассматривались как идеальные для практического применения химические вещества, поскольку они очень стабильны и неактивны, а значит, не токсичны. Как это ни парадоксально, но именно инертность этих соединений делает их опасными для атмосферного озона. ХФУ не распадаются быстро в тропосфере (нижнем слое атмосферы, который простирается от поверхности земли до высоты 15 км), как это происходит, например, с большей частью оксидов азота, и, в конце концов, проникают в стратосферу, верхняя граница которой располагается на высоте около 50 км. Когда молекулы ХФУ поднимаются до высоты примерно 25 км, где концентрация озона максимальна, они подвергаются интенсивному воздействию ультрафиолетового излучения, которое не проникает на меньшие высоты из-за экранирующего действия озона.

Ультрафиолет разрушает устойчивые в обычных условиях молекулы ХФУ, которые распадаются на компоненты, обладающие высокой реакционной способностью, в частности атомарный хлор.

Таким образом, ХФУ переносит хлор с поверхности Земли через тропосферу и нижние слои атмосферы, где менее инертные соединения хлора разрушаются, в стратосферу, к слою с наибольшей концентрацией озона. Очень важно, что хлор при разрушении озона действует подобно катализатору: в ходе химического процесса его количество не уменьшается. Вследствие этого один атом хлора может разрушить до 100 000 молекул озона прежде, чем будет дезактивирован или вернется в тропосферу. Сейчас выбросы ХФУ в атмосферу исчисляются миллионами тонн, но следует заметить, что даже в гипотетическом случае полного прекращения производства и использования ХФУ немедленного результата достичь не удастся: действие уже попавших в атмосферу ХФУ будет продолжаться несколько десятилетий. Считается, что время жизни в атмосфере для двух наиболее широко используемых ХФУ фреон-11( $\text{CFCl}_3$ ) и фреон-12( $\text{CF}_2\text{Cl}_2$ ) составляет 75 и 100 лет соответственно.

В сентябре 1987 г. 23 ведущие страны мира подписали в Монреале конвенцию, обязывающую их снизить потребление ХФУ. Согласно достигнутой договоренности развитые страны должны к 1999 г. снизить потребление ХФУ до половины уровня 1986 г. Для использования в качестве пропеллента в аэрозолях уже найден неплохой заменитель ХФУ – пропан-бутановая смесь. По физическим параметрам она практически не уступает фреонам, но, в отличие от них огнеопасна. Тем не менее, такие аэрозоли уже производятся во многих странах, в том числе и в России. Сложнее обстоит дело с холодильными установками – вторым по величине потребителем фреонов. Дело в том, что из-за полярности молекулы ХФУ имеют высокую теплоту испарения, что очень важно для рабочего тела в холодильниках и кондиционерах. Лучшим известным на сегодня заменителем фреонов является аммиак, но он токсичен и все же уступает ХФУ по физическим параметрам. Неплохие результаты получены для полностью фторированных углеводородов. Во многих странах ведутся разработки новых заменителей и уже достигнуты неплохие практические результаты, но полностью эта проблема еще не решена.

Россию считают одной из самых загрязненных в экологическом отношении страной планеты. Спад производства не сопровождался аналогичным уменьшением объема выброса вредных веществ в окружающую среду. Так, в 1992 г. по сравнению с 1991 г. объем промышленного производства в среднем по народному хозяйству сократился на 18,8 %, а выброс поллютантов в атмосферу лишь на 11 %. Состояние воздушного

бассейна городов и промышленных центров ухудшается. Выбросы вредных веществ в атмосферу от стационарных источников, расположенных на территории РФ, составляют около 60% от общего объема выбросов бывшего СССР.

Основная часть промышленных выбросов от стационарных источников приходится на европейскую территорию РФ (65 %). Выбросы загрязняющих веществ от автотранспорта в городах России составляют около 21 млн. т, в том числе: оксида углерода – около 16,8, углеводородов – 3,2, оксидов азота – 1,0.

Наиболее высокие выбросы от автотранспорта в следующих городах России: Москва – 801 тыс. т в год, Санкт-Петербург – 244 тыс. т в год, Краснодар – 150 тыс. т в год.

## ТЕРМИНЫ И ОПРЕДЕЛЕНИЯ

**Абиосфера** (от греч. *a* – приставка, означающая отрицание, *bios* – жизнь, *sphaira* – шар) – слои биосферы, не испытывающие и никогда ранее не подвергавшиеся воздействию живых организмов или биогенных веществ.

**Абиотическая среда** (от греч. *a* – приставка, означающая отрицание, *biotikos* – жизненный, живой) – совокупность неорганических условий (факторов) обитания организмов.

**Абиотические факторы** (от греч. *a* – приставка, означающая отрицание и *biotikos* – жизненный, живой) – компоненты неживой природы, оказывающие воздействие на организмы.

**Абиссаль** (от греч. *abyssos* – бездонный) – зона морского дна, соответствующая ложу океана (глубина свыше 2000 м) с относительно слабой подвижностью воды, постоянной температурой (ниже 2° С), почти полным отсутствием света.

**Автотрофы** (от греч. *autos* – сам, *trophe* – пища, питание) – организмы, способные синтезировать необходимые для жизни органические вещества, используя в качестве источника углерода углекислый газ или органические вещества (углеводы, жиры, белки и т.д.). Автотрофами являются зеленые растения, фото- и хемотрофные бактерии. Автотрофы – первичные продуценты органического вещества в биосфере.

**Автохтоны** (от греч. *autos* – сам, *chthon* – земля) – организмы со времени своего становления обитающие в данной местности.

**Агробиоценоз** (от греч. *agros* – поле, *bios* – жизнь, *koinos* – общий) – биогеоценоз, созданный с целью получения сельскохозяйственной продукции и регулярно поддерживаемый человеком. От естественного биоценоза агробиоценоз отличается незначительным разнообразием входящих в него видов и преобладанием среди них культурных растений, обладающих пониженной способностью противостоять конкурентам и вредителям. Агноценозы поддерживаются человеком при помощи мероприятий, требующих больших энергетических затрат. Агроценозы не способны к саморегуляции и самоподдержанию.

**Агроэкосистема** (от греч. *agros* – поле, *oikos* – жилище, местопребывание, *systema* – целое, составленное из частей) – искусственные экосистемы, возникающие в результате сельскохозяйственной деятельности человека (пашни, сенокосы, пастбища и др.).

**Адаптация** (от позднелат. *adaptation* от лат. *adapto* – приспособление) – процесс выработки морфофизиологических, поведенческих, популяционных и других особенностей вида, обеспечивающих возможность специфического



образа жизни организмов (особей, популяций) в определенных условиях среды. Адаптации бывают морфологические (изменения в строении организмов), физиологические (изменения в физиологии организмов) и этологические (изменения в поведении организмов).

**Адвентивные виды** (от лат. *adventus* – пришествие) – пришлые, ранее не встречавшиеся в данной местности виды (главным образом, растения), неумышленно занесенные человеком, ветром, водой и другими агентами; могут полностью натурализоваться и входить в состав природных сообществ.

**Акватория** (от лат. *aqua* – вода) – водная поверхность водоема или его части – залива, бухты. Акваторией называют также участок водной поверхности водного объекта, используемый в технических целях (например, акватория порта, судостроительной промышленности и др.).

**Аккумуляция** (от лат. *accumulatio* – собирание в кучу, накопление, греч. *oikos* – дом, жилище и *logos* – слово, учение) – в экологии накопление живыми организмами химических веществ, загрязняющих среду обитания.

**Аклимакс** (от греч. *a* – приставка, означающая отрицание, англ. *klimax* – лестница) – неустойчивое состояние сообщества, возникающее, если время генерации доминирующих в нем видов меньше, чем время изменения условий среды, флуктуации непрерывные, серийные и климаксовые сообщества неразличимы (например, состояние фитопланктона).

**Аллелопатия** (от греч. *allelon* – взаимно, *pathos* – страдание, испытываемое воздействие) – взаимное влияние организмов друг на друга через среду путем выделения в нее метаболитов. Аллелопатия распространена среди растений, грибов, бактерий.

**Аллохтоны** (от греч. *allos* – другой, иной, *chthon* – земля) – организмы, появившиеся в данной местности в результате расселения.

**Аменсализм** (от греч. *a* – приставка, означающая отрицание, лат. *mensa* – стол, трапеза) – форма биотических взаимоотношений (антагонизм) между популяциями или отдельными особями, при которых один партнер подавляет другого, но сам не испытывает от совместного обитания отрицательного или положительного влияния (например, деревья и растения нижнего яруса в лесу).

**Амплитуда вида** (от англ. *amplitude of species*) – отрезок градиента фактора среды (оси гиперпространства фундаментальных экологических ниш), занятый его популяциями.

**Анаэробы** (от греч. *an* – отрицательная частица, *aer* – воздух, *bios* – жизнь) – организмы, способные жить и развиваться при отсутствии в среде свободного кислорода. Анаэробы бывают облигатные (неспособные жить в кислородной среде) и факультативные (способные жить как в присутствии кислорода, так и без него).

**Анемофилия** (от греч. *anemos* – ветер, *philia* – дружба, любовь, склонность) – способ опыления растений с помощью ветра.

**Антагонизм** (от греч. *antagonisma* – спор, борьба) – форма биотических взаимоотношений между популяциями или отдельными особями, при которых один или оба партнера испытывают ущерб, т.е. численность (или другая характеристика) одного или обоих партнеров убывает при их взаимодействии.

**Антибиоз** (от греч. *anti* – против, *bios* – жизнь) – форма биотических взаимоотношений между популяциями или отдельными особями, при которых обе взаимодействующие стороны (или одна из них) испытывают отрицательное влияние под воздействием вырабатываемых ими веществ.

**Антропогенез** (от греч. *anthropos* – человек, *genesis* – происхождение, возникновение) – происхождение человека, становление его как вида.

**Антропогенная нагрузка** – величина прямого и опосредованного антропогенного воздействия на природную среду в целом и на ее отдельные компоненты.

**Антропогенное воздействие** – прямое или косвенное влияние человеческого общества на окружающую среду, приводящее к ее точечным, локальным или глобальным изменениям.

**Антропогенное загрязнение** – загрязнение окружающей среды, возникающее в результате хозяйственной деятельности людей, в том числе их прямого или косвенного влияния на состав и концентрацию природных веществ в результате выбросов и сбросов загрязнителей.

**Антропогенные факторы** (от греч. *anthropos* – человек, *genesis* – происхождение, возникновение, лат. *factor* – делающий, производящий) – факторы среды, обязанные своим происхождением человеческой деятельности и оказывающие воздействие на организмы.

**Антропосфера** (от греч. *anthropos* – человек, *sphaira* – шар) – сфера Земли, возникшая в недрах биосферы как результат повсеместного расселения человека. Понятие «антропосфера» употребляют для характеристики пространственного положения человечества и его хозяйственной деятельности.

**Антропохория** (от греч. *anthropos* – человек, *choros* – место, пространство) – распространение диаспор растений в результате человеческой деятельности.

**Антропоэкосистема** (от греч. *anthropos* – человек, *oikos* – жилище, местопребывание и *systema* – целое, составленное из частей) – функциональная, пространственно-природная система, состоящая из сообщества живых организмов и их среды обитания, находящихся под интенсивным воздействием деятельности человека.

**Ареал** (от лат. *area* – площадь, пространство) – часть земной поверхности (территории или акватории), в пределах которой распространен и проходит полный цикл своего развития таксон или синтаксон.

**Ассектаторы** (от лат. *assectator* – постоянный спутник) – присутствующие, но не доминирующие в сообществе виды.

**Ассимиляционный потенциал** (от лат. *assimillatio* – слияние, усвоение, уподобление и *potentia* – сила) – способность природной территории или акватории, занятой сообществами организмов, без потери устойчивости разлагать природные или антропогенные вещества и устранять их вредное воздействие.

**Атмосфера** (от греч. *atmos* – пар, *sphaira* – шар) – внешняя газообразная оболочка Земли, вращающаяся вместе с ней и состоящая из смеси газов, водяных паров и пылевидных частиц.

**Аутоэкология** (от греч. *autos* – сам, *oikos* – жилище, местопребывание и *logos* – слово, учение) – раздел экологии, посвященный изучению видовых особенностей реакций отдельных особей на действие факторов среды. Синонимы: экология особей, факториальная экология.

**Ацидофилы** (от лат. *acidus* – кислый, греч. *phileo* – люблю) – растения, обитающие на почвах с pH < 6,7.

**Аэробные организмы** (от греч. *aer* – воздух, *bios* – жизнь) – организмы, способные жить только при наличии в среде свободного кислорода, который они используют в качестве окислителя (все растения, большинство животных и грибов, некоторые микроорганизмы).

**Базофилия** (от греч. *basis* – основание, *philia* – дружба, любовь, склонность) – способность организмов нормально развиваться на щелочном субстрате (например, белая акация, уробактерии).

**Батиаль** (от греч. *bathys* – глубокий) – зона морского дна, сопутствующая континентальному склону (от 200-500 до 3000 м).

**Бенталь** (от греч. *benthos* – глубина) – дно и грунт водоемов, заселенные организмами.

**Бентос** (от греч. *benthos* – глубина) – совокупность организмов, обитающих на дне и в грунте морских и континентальных водоемов. Выделяют фитобентос (прикрепленные водоросли и высшие растения) и зообентос (ракообразные, моллюски, морские звезды, многощетинковые черви и др.).

**Биогенное вещество** – объекты неживой природы, возникшие в результате жизнедеятельности организмов (известняки, мел, нефть, газ, каменный уголь, битумы, кислород атмосферы и др.).

**Биогенные элементы** – химические элементы, постоянно входящие в состав организмов и необходимые им для жизнедеятельности. Основные биогенные элементы – азот, углерод, сера, фосфор.

**Биогеохимический круговорот, или биогеохимический цикл** (от греч. *bios* – жизнь и *ge* – Земля) – часть биологического круговорота веществ, составленная обменными циклами воды, углерода, азота, кислорода, фосфора, серы и других биогенных элементов.

**Биогеоценоз** (от греч. *bios* – жизнь, *ge* – земля, *koinos* – общий) – природный взаимообусловленный комплекс живых (биоценоз) и косных (биотоп) компонентов, объединенных обменом веществ и потоком энергии.

**Биогеоценология** (от греч. *bios* – жизнь, *ge* – Земля, *koinos* – общий, *logos* – слово, учение) – наука, изучающая биогеоценотический покров Земли.

**Биокосное вещество** (от греч. *bios* – жизнь) – объекты неживой природы, представляющие собой результат совместной деятельности геологических процессов и живых организмов (например, почва, илы, кора выветривания, природные воды и др.).

**Биологическая продуктивность** – способность природных сообществ или их компонентов поддерживать определенную скорость воспроизводства биомассы входящих в их состав организмов. Мерой биологической продуктивности служит прирост биомассы в сообществе, созданный за единицу времени.

**Биологические системы** – биологические объекты различного уровня организации и сложности (клетки, ткани, органы, системы органов, организмы, популяции, биоценозы, биомы и биота).

**Биологический круговорот** – круговорот химических элементов и веществ, движущей силой которого является деятельность живых организмов: поступление элементов из почвы и атмосферы в живые организмы; превращение в них поступающих элементов в новые сложные соединения и возвращение их в почву, атмосферу (а также в воду) в процессе жизнедеятельности с ежегодным опадом части органического вещества или полностью отмершими организмами, входящими в состав биоценозов. Главным источником энергии круговорота является солнечная радиация, которая порождает фотосинтез.

**Биологическое самоочищение** – способность биоценозов ликвидировать присутствие загрязняющих веществ в экосистеме в процессе жизнедеятельности организмов.

**Биом** (англ. *biome* от греч. *bios* – жизнь, лат. *oma* – окончание, обозначающее совокупность) – совокупность различных групп организмов и

среды их обитания в определенной ландшафтно-географической зоне (например, в тундре, тайге, степи и т.д.).

**Биомасса** (от греч. *bios* – жизнь, лат. *massa* – глыба) – суммарная масса всех живых, мертвых и разложившихся организмов. Биомасса чаще всего выражается в массе сырого или сухого вещества, приходящегося на единицу поверхности или объема местообитания. Например, уголь, нефть, природный газ и др. образовались в результате накопления и трансформации ископаемой биомассы.

**Биоразнообразие** – многообразие таксонов органического мира в биосистемах различного уровня.

**Биосфера** (от греч. *bios* – жизнь, *sphaira* – шар) – глобальная экосистема Земли, состав, структура и энергетика которой в существенных чертах обусловлены прошлой или современной деятельностью организмов. Это область активной жизни, охватывающая нижнюю часть атмосферы, гидросферу и верхнюю часть литосферы, которые взаимосвязаны сложными биохимическими круговоротами веществ и потоками энергии и информации. В биосфере живые организмы (живое вещество) и среда их обитания образуют целостную динамическую систему. Состав, структура и свойства биосферы определяются, в той или иной мере, настоящей и прошлой совокупной деятельностью живых организмов. Термин «биосфера» введен в 1875 г. Австрийским геологом Э. Зюссом (1875), а целостное учение о биосфере, в которой совокупная деятельность живого вещества проявляется как геохимический фактор планетарного масштаба, создано в 20-х годах XX века В.И. Вернадским.

**Биота** (от греч. *biote* – жизнь) – исторически сложившаяся совокупность растений, грибов, животных и бактерий в экосистеме, объединенных общей областью распространения. Например, биота тундры, почвенная биота и т.д.

**Биотическая среда** (от греч. *biotikos* – жизненный, живой) – совокупность организмов, оказывающих своей жизнедеятельностью влияние на другие организмы.

**Биотические факторы** – компоненты биотической среды, оказывающие прямое или косвенное воздействие на организмы.

**Биотический потенциал** – условный показатель специфической для данного вида скорости увеличения численности его популяций при отсутствии лимитирующих факторов. Определяется скоростью, с которой при гипотетически беспрепятственном размножении особи данного вида покроют земной шар равномерным слоем.

**Биотоп** (от греч. *bios* – жизнь и *topos* – место) – участок территории или акватории с однородными абиотическими условиями среды, занятый биоценозом.

**Биотрофные организмы** (от греч. *bios* – жизнь, *trophe* – пища, питание) – гетеротрофные организмы, питающиеся другими живыми организмами (зоофаги и фитофаги).

**Биохор** (от греч. *bios* – жизнь, *choros* – место, пространство) – крупное подразделение биосферы, охватывающее группу пространственно объединенных биотопов, расположенных в однотипных климатических условиях и характеризующихся специфическим составом биоты.

**Биоценоз** (от греч. *bios* – жизнь, *koinos* – общий) – сообщество видов растений, животных, грибов и бактерий, связанных прямыми или косвенными взаимоотношениями в пределах биотопа.

**Видовая структура биоценоза** – соотношение численности, размерности или биомассы видов, образующих данный биоценоз.

**Видовое богатство биоценоза** – общий набор видов сообщества, который выражается списками представителей разных групп организмов.

**Видовое разнообразие биоценоза** – показатель, отражающий его качественный состав и количественные взаимоотношения видов.

**Викарные виды** (от лат. *vicarius* – замещающий) – близкородственные виды, географически или экологически замещающие друг друга. Викарные таксоны, менее близкие в морфологическом отношении, рассматриваются авторами как псевдовикарианты.

**Виоленты** (от лат. *violent* – неистовый) – виды, способные за счет активных биоморфологических реакций, позволяющих наиболее полно использовать ресурсы среды, быстро захватывать и удерживать за собой большое гиперпространство экологических ниш (например, деревья, образующие коренные леса).

**Вирусы** (от лат. *virus* – яд) – доклеточные формы жизни, являющиеся облигатными внутриклеточными паразитами.

**Водная экосистема** – экосистема, в структуре и функционировании которой среди абиотических факторов ведущая роль принадлежит воде, служащей средой обитания организмов.

**Возрастная структура популяции** – процентное соотношение в популяции особей разных возрастных групп.

**Всемирный фонд дикой природы** (World Wildlife Fund) – международная неправительственная организация по охране диких животных и природных участков основана в 1963 г.; штаб-квартиры расположены в Бонне, Цюрихе и Вене. Цель ВФДП – объединение усилий, направленных на сохранение

природы и животного мира; осуществляет фундаментальные научные исследования, учреждает заповедники, предоставляет денежную помощь и занимается просветительской и воспитательной работой в сфере охраны природы.

**Вторичная биологическая продукция** – биомасса, создаваемая за единицу времени консументами. Вторичную продукцию вычисляют отдельно для каждого трофического уровня, так как прирост биомассы на каждом из них происходит за счет энергии, поступающей с предыдущего.

**Вторичная продукция** – вещества, материалы, комплектующие изделия, детали, функциональные узлы, блоки, агрегаты от различных объектов, утратившие свои потребительские свойства и не пригодные для дальнейшей эксплуатации в соответствии с директивными требованиями и/или нормативной документацией, но представляющие собой товарную продукцию.

**Выживаемость** – средняя для популяции вероятность сохранения особей каждого поколения (абсолютное число или процент от исходного числа особей) за определенный промежуток времени.

**Высотная поясность** – одна из основных экологических закономерностей, выражающаяся в последовательной закономерной смене природных комплексов (ландшафтов, гео- и экосистем) и компонентов природной среды (климат, четвертичные отложения, почвы, растительность, животный мир и др.) при подъеме в горы от их подножия до вершин.

**Галофилы** (от греч. *hals* – соль, *phileo* – люблю) – организмы, обитающие только в условиях высокой солености среды (например, обитатели коралловых рифов и мангровых зарослей, головоногие моллюски, большинство иглокожих, некоторые микроводоросли и бактерии и др.).

**Галофиты** (от греч. *hals* – соль, *phyton* – растение) – растения, произрастающие на сильно засоленных почвах: по берегам морей, на солончаках.

**Гелиофиты** (от греч. *helios* – солнце, *phyton* – растение) – светолюбивые растения, обитающие в условиях хорошего освещения.

**Гелиофиты факультативные** – теневыносливые растения, способные обитать как в условиях хорошего освещения, так и в условиях затенения.

**Гелофиты** (от греч. *helos* – болото, *phyton* – растение) – растения, обитающие на болотах и заболоченных лугах.

**Гемикриптофиты** (от греч. *hemi* – полу-, *kryptos* – скрытый, *phyton* – растение) – жизненная форма растений, у которых почки возобновления в неблагоприятный для вегетации период года находятся на уровне почвы или в ее поверхностном слое, защищены чешуями, опадом и снежным покровом (большинство многолетних трав средних широт).

**Геобионты** (от греч. *ge* – земля, *bion* – живущий) – организмы, постоянно обитающие в почве, весь цикл развития которых протекает в почвенной среде.

**Геоксены** (от греч. *ge* – земля, *xenos* – чужой) – животные, находящиеся в почве временное укрытие или убежище (все млекопитающие, живущие в норах, многие насекомые).

**Геофилы** (от греч. *ge* – земля, *phileo* – люблю) – животные, часть цикла развития которых (чаще одна из фаз) обязательно проходит в почве.

**Геофиты** (от греч. *ge* – земля, *phyton* – растение) – разновидность криптофитов.

**Гетеротермные организмы** (от греч. *heteros* – иной, другой, *therme* – тепло) – группа гомойотермных животных, у которых периоды сохранения постоянной высокой температуры тела сменяются периодами ее понижения при впадении в спячку в неблагоприятный период года (например, суслики, сурки, ежи, летучие мыши и др.).

**Гетеротрофы** (от греч. *heteros* – иной, другой, *trophe* – пища, питание) – организмы, для которых источником энергии служит окисление сложных органических соединений, вырабатываемых автотрофами (все животные и грибы, бесхлорофилльные растения и большинство бактерий).

**Гигрофилы** (от греч. *hygros* – влажный и *phileo* – люблю) – наземные организмы, приспособленные к обитанию в условиях высокой влажности.

**Гигрофиты** (от греч. *hygros* – влажный и *phyton* – растение) – растения влажных местообитаний, не имеют приспособлений, ограничивающих расход воды.

**Гидатофиты** (от греч. *hydor* – вода, *hodos* – путь, *phyton* – растение) – водные растения, целиком или большей своей частью погруженные в воду (например, элодея, рдест, кувшинка).

**Гидробионты** (от греч. *hydor* – вода, *bion* – живущий) – организмы, обитающие в водной среде.

**Гидросфера** (от греч. *hydor* – вода, *sphaira* – шар) – прерывистая водная оболочка Земли, располагающаяся между атмосферой и литосферой и включающая в себя все океаны, моря, озера, реки, а также подземные воды, льды, снега полярных и высокогорных районов.

**Гидрофиты** (от греч. *hydor* – вода, *phyton* – растение) – водные растения, прикрепленные к грунту и погруженные в воду только нижними частями (например, тростник, рогоз).

**Гильдии** (от нем. *Gilde* – кооперация, объединение) – популяции видов в сообществе, обладающие сходными экологическими нишами, делящие один градиент ресурса (например, лианы тропического леса представлены многими видами растений).



**Глобальные экологические проблемы** – комплекс экологических проблем, проявляющихся на глобальном, региональном и национальном уровнях. Крупнейшей геополитической проблемой являются проявления экологической опасности: разрушение естественных экосистем, истощение озонового слоя, загрязнение атмосферы и Мирового океана и т.д.

**Гомеостаз** (от греч. *homoios* – подобный, одинаковый, *stasis* – неподвижность, состояние) – способность биосистем противостоять изменениям и сохранять динамическое равновесие процессов.

**Гомойоосмотические организмы** (от греч. *homoios* – подобный, одинаковый, *ostmos* – толчок, давление) – организмы, способные поддерживать постоянство концентрации осмотически активных веществ внутри клеток и во внеклеточных жидкостях (все пресноводные, земноводные, наземные организмы и др.).

**Гомойотермные организмы** (от греч. *homoios* – подобный, одинаковый, *therme* – тепло) – организмы, способные поддерживать внутреннюю температуру тела на относительно постоянном уровне независимо от температуры окружающей среды (птицы и млекопитающие).

**Гумус** (от лат. *humus* – земля, почва) – основная часть органического вещества почвы, полностью утратившая черты анатомического строения; образуется в результате гумификации продуктов разложения органических остатков; состоит из гуминовых кислот, фульвокислот, гумина и ульмина.

**Демэкология** (экология популяций, популяционная экология) – раздел экологии, изучающий взаимоотношения популяции, вида с окружающей средой.

**Детрит** (от лат. *detritus* – истертый) – мелкие остатки организмов и их выделений, осевшие на дно водоема или взвешенные в толще воды.

**Детритная пищевая цепь** – пищевая цепь, начинающаяся с отмерших остатков растений, трупов и экскрементов животных. Например, детрит → детритофаги → хищники микрофаги → хищники макрофаги.

**Детритофаги** (от лат. *detritus* – истертый, греч. *phagos* – пожирать) – организмы, питающиеся детритом.

**Дефляция** (от позднелат. *deflation* – сдувание) – выдувание и разрушение почвы и подстилающих её пород ветром; причины дефляции: пыльные бури, механическое загрязнение среды.

**Децибел** (от лат. *decem* – десять, бел – логарифмическая единица отношения двух величин) – величина, показывающая уровень шума (силу звука), равен 0,1 часть бела, обозначается дБ.

**Диапазон толерантности** – пределы колебаний концентраций токсических веществ, при которых не нарушаются функции организма.

**Доминанты** (от лат. *dominantis* – господствующий) – виды, преобладающие в биоценозе по биомассе или численности.

**Дыхание** – одна из основных жизненных функций организма, совокупность процессов, обеспечивающих поступление в организм кислорода, использование его в окислительно-восстановительных процессах, а также удаление из организма углекислого газа и некоторых соединений, являющихся конечными продуктами обмена веществ.

**Емкость среды** – количественная характеристика совокупности условий среды, ограничивающих рост численности популяции.

**Живое вещество** – совокупность всех живых организмов, населяющих Землю. Общая масса живого вещества (в сухом виде) оценивается величиной  $2,4-3,6 \times 10^*$  тонн.

**Животный мир** – совокупность живых организмов всех видов диких животных, постоянно или временно населяющих какую-либо территорию и находящихся в состоянии естественной свободы, а также относящихся к природным ресурсам континентального шельфа и исключительной экономической зоны государства.

**Жизненная форма** – морфологический тип приспособления организмов к определенным условиям обитания и определенному образу жизни.

**Загрязнение биосферы** – комплекс разнообразных воздействий человеческого общества на биосферу, приводящих к увеличению уровня содержания вредных веществ, появлению новых химических соединений, физических частиц, биологических и информационных агентов, различных видов энергии в количествах и концентрациях, превышающих естественный для живых организмов уровень.

**Заказник** – участок акватории или территории, где временно (в ряде случаев постоянно) запрещается использование определенных видов природных ресурсов (отдельных видов животных, растений, полезных ископаемых, элементов ландшафта и др.) для сохранения или восстановления природных комплексов или их компонентов и поддержания экологического баланса.

**Заказник ландшафтный** – заказник, созданный в целях охраны особо ценных типичных или редких природных ландшафтных комплексов. По профилю и целям организации может сочетать природоохранные и рекреационные задачи.

**Закон конкурентного исключения** – два конкурирующих вида с одинаковыми экологическими потребностями в одном сообществе не уживаются; рано или поздно один из конкурентов вытеснит другого. Закон был сформулирован Г.Ф. Гаузе.

**Закон Харди-Вайнберга** – относительные частоты аллелей в популяции остаются неизменными из поколения в поколение, если соблюдаются следующие условия: популяция велика; в популяции осуществляется свободное скрещивание; отсутствует отбор; не возникает новых мутаций; нет миграции новых генотипов в популяцию или из популяции.

**Заповедник** – изъятая из хозяйственного пользования и охраняемая государством природная территория (акватория), на которой сохраняется в естественном состоянии весь природный комплекс – типичные или редкие для данной зоны ландшафты, редкие и ценные виды растений и животных и др. Главная задача заповедника – сохранение и восстановление эталонных природных экосистем, а также свойственного для данного региона генофонда организмов.

**Заповедник биосферный** – охраняемая территория с эталонными участками какого-либо из основных биомов Земли.

**Зона афотическая** (от греч. а – приставка, означающая отрицание, *phos* – свет) – зона водоема, куда не проникает солнечный свет (глубже 1500 м).

**Зона профундальная** (от лат. *profundus* – глубокий) – глубинная часть водоемов, где отсутствуют волновые движения, ветровое перемешивание и донная растительность.

**Зона толерантности** (от лат. *tolerantia* – терпение) – интервал количественных значений экологического фактора между верхним и нижним пределами способности организма его переносить.

**Зона эуфотическая** (от греч. *eu* – хорошо, полностью, *phos* – свет) – вся освещенная толща воды. Она включает литоральную и лимническую зоны.

**Зообентос** (от греч. *zoon* – животное, *benthos* – глубина) – животный компонент бентоса.

**Зоопланктон** (от греч. *zoon* – животное, *planktos* – блуждающий) – животный компонент планктона (одноклеточные животные, рачки, медузы и др.).

**Зоофаги** (от греч. *zoon* – животное, *phagos* – пожиратель) – гетеротрофные организмы, пищей которых являются другие животные.

**Зооценоз** (от греч. *zoon* – животное, *koinos* – общий) – животный компонент биоценоза.

**Изоляция** (от франц. *isolation* – отделение, разобщение) – исключение или затруднение свободного скрещивания между особями одного вида, ведущее к обособлению внутривидовых групп и новых видов.

**Интерференция** (от лат. *inter* – взаимно, между собой, *ferio* – ударяю, поражаю) – форма взаимоотношений видов в биоценозе, когда особи или популяции влияют друг на друга через каналы конкуренции или аллелопатии.

**Кальцефилы** (от лат. *calx* – известь, греч. *phileo* – люблю) – организмы, обитающие на щелочных субстратах, а также в местах выхода известняков, мергелей, мела и т.п.

**Кальцефобы** (от лат. *calx* – известь, греч. *phobos* – боязнь) – организмы, избегающие известняковых субстратов.

**Каннибализм** (от франц. *cannibale* – людоед) – частный случай хищничества, когда происходит умерщвление и поедание себе подобных; обычно наблюдается при переуплотнении популяции, недостатке пищи, воды и т.п. (например, у крыс, бурых медведей, человека); известен и постоянный каннибализм, возникший в процессе эволюции (поедание самками каракуртов и богомоллов оплодотворивших их самцов).

**Квартирантство** – форма комменсализма, основанного на использовании одним видом убежищ в постройках или в телах других видов (например, молодь рыб прячется под зонтиками защищенных стрекательными нитями медуз; растения-эпифиты на коре деревьев и др.).

**Квашиоркор** – болезнь обмена веществ у детей вследствие длительного белкового голодания.

**Климакс** (от англ. *klimax* – лестница) – относительно стабильное состояние сообщества, возникающее в результате автогенных и аллогенных сукцессий.

**Климаксное сообщество** (от греч. *klimax* – лестница) – относительно устойчивое сообщество, возникающее в процессе смены фитоценозов и находящееся в равновесии с окружающей средой.

**Коадаптация** (от позднелат. *coadaptatio* – взаимное приспособление) – взаимная адаптация разных органов в целостном организме или видов одного или разных трофических уровней в сообществе в процессе коэволюции.

**Колония** (от лат. *colonia* – поселение) – в биологии групповое поселение оседлых животных, как длительно существующее, так и возникающее лишь на период размножения (гагары, пчелы, муравьи и др.).

**Комменсализм** (от лат. *com* – с, вместе, *mensa* – стол, трапеза) – биотические взаимоотношения, при которых один из партнеров (комменсал) получает одностороннюю пользу от сожительства, а другому (хозяину) присутствие первого вида безразлично.

**Конвергенция** (от лат. *converge* – приближаюсь, схожусь) – независимое развитие сходных признаков у разных групп организмов к сходным условиям внешней среды.

**Конкуренция** (позднелат. *concurrentia* от лат. *concurro* – сбегаюсь, сталкиваюсь) – взаимоотношения между организмами одного и того же вида (внутривидовая конкуренция) или разных видов (межвидовая конкуренция) в

биоценозе, соревнующимися за одни и те же ресурсы среды при недостатке последних. Конкуренция бывает косвенная (пассивная) – потребление ресурсов среды, необходимых обоим видам, и прямая (активная) – подавление одного вида другим.

**Консорция** (от лат. *consortium* – соучастие, сообщество) – структурная единица биоценоза, объединяющая автотрофные и гетеротрофные организмы на основе пространственных (топических) и пищевых (трофических) связей вокруг центрального члена (ядра). Например, отдельно стоящее дерево (или группа деревьев) растения-эдификатора и связанные с ним организмы.

**Консументы** (от лат. *consume* – потребляю) – гетеротрофные организмы, являющиеся в трофической цепи потребителями органического вещества. Консументы первого порядка – растительноядные животные, консументы второго, третьего и т.д. порядков – хищники.

**Континуум** (от лат. *continuum* – непрерывное) – свойство сообществ (экосистем) переходить постепенно друг в друга.

**Копрофаги** (от греч. *copros* – помет, кал, *phagos* – пожиратель) – организмы, питающиеся экскрементами, главным образом млекопитающих.

**Косвенное воздействие** – изменение окружающей среды в результате цепных реакций или вторичных явлений, связанных с хозяйственной деятельностью человека.

**Космополиты** (от греч. *kosmopolites* – гражданин мира) – виды (или другие таксоны) растений и животных, представители которых встречаются на большей части обитаемых областей Земли (например, комнатная муха, серая крыса, пастушья сумка, подорожник большой и др.).

**Косное вещество** – объекты неживой природы, образующиеся в результате процессов, не связанных с деятельностью живых организмов (породы магматического и метаморфического происхождения, некоторые осадочные породы).

**Коэволюция** (от лат. *co* – с, вместе, *evolutio* – развертывание) – взаимосвязанная совместная эволюция разных видов, не обменивающихся генетической информацией, но тесно связанных биологически, ведущая к взаимоприспособленности.

**Красная книга** – список и описание редких и находящихся под угрозой исчезновения животных, растений, грибов. В ней приводится информация об основных причинах сокращения ареалов и исчезновения конкретных видов, а также о возможностях их спасения. Международный совет охраны природы и природных ресурсов (МСОП) издает «Красную книгу фактов» с данными о численности, распространении, принятых и требующихся мерах охраны в отношении млекопитающих и птиц.

**Красные приливы** – массовое развитие пиропитовых водорослей, связанное с чрезмерным сбросом в океан органических веществ. Были зафиксированы у берегов Флориды, Индии, Австралии, Японии, Черного моря и т.д.

**Кривая выживания** – кривая, отражающая снижение численности особей одного возраста в популяции по мере их старения.

**Криофилы** (от греч. *kryos* – холод, *phileo* – люблю) – организмы, обитающие в условиях устойчиво низких температур (иглокожие, рыбы, моллюски, одноклеточные водоросли и др.).

**Криофиты** (от греч. *kryos* – холод, *phyton* – растение) – растения, приспособленные к холодным и сухим местообитаниям.

**Криптофиты** (от греч. *kryptos* – скрытый, *phyton* – растение) – жизненная форма растений, у которых почки возобновления которых скрыты в почве (геофиты) или под водой (гидрофиты) (луковичные, клубневые и корневищные растения).

**Критическая точка** – изображает на диаграммах критическое состояние вещества.

**Критическое состояние** – состояние экологической системы на границе области устойчивости.

**Круговорот веществ** – многократное участие вещества в процессах, протекающих в атмосфере, гидросфере и литосфере, в том числе в тех слоях, которые входят в состав биосферы Земли. Процессы круговорота веществ имеют определенное поступательное движение, так как при циклических превращениях в природе не происходит полного повторения циклов.

**Круговорот воды** – процесс взаимосвязанного непрерывного перемещения воды на Земле, начинающийся (условно) и заканчивающийся выпадением атмосферных осадков, продолжающийся поверхностным и подземным стоками, инфильтрацией, испарением, переносом водяного пара в атмосфере.

**Круговорот кислорода** – процесс образования кислорода в результате фотосинтеза растений и потребления его в ходе дыхания, реакций окисления и других химических преобразований.

**Круговорот минеральных веществ** – обмен минеральными элементами между живым веществом, атмосферой, гидросферой и литосферой, а также внутри этих образований. Любой растворимый, но не летучий химический элемент на Земле может совершать замкнутый естественный круговорот только через биосферу.

**Круговорот углерода** – процесс освобождения и связывания диоксида углерода (в том числе водами), идущий по двум циклам: океаническому и на суше. Объединение циклов происходит через атмосферную углекислоту.

**Круговорот энергии** – частичное, очень слабое вторичное использование энергии в экосистемах, несопоставимое по масштабу с однонаправленным потоком энергии от продуцентов к консументам и редуцентам и далее за пределы экосистемы.

**Ксенобиотики** (от греч. *xenos* – чужой, *bios* – жизнь) – чужеродные для организмов химические соединения, появляющиеся в результате антропогенной деятельности (пестициды, препараты бытовой химии и другие загрязнители), способные вызывать нарушение биотических процессов, в том числе заболевания и гибель организмов.

**Ксерофилы** (от греч. *xeros* – сухой, *phileo* – люблю) – сухолюбивые организмы.

**Ксерофиты** (от греч. *xeros* – сухой, *phyton* – растение) – растения сухих местообитаний, способные переносить перегрев и обезвоживание. К ним относятся суккуленты и склерофиты.

**К-стратеги** (*К-виды*, *К-популяции*) – популяции из медленно размножающихся, но более конкурентоспособных особей (человек, кондор, деревья и др.)

**Латентность** (от лат. *latens* – скрытый) – скрыто протекающий процесс без видимых симптомов.

**Литораль** (от лат. *litoralis* – береговой) – периодически заливаемая водой приливно-отливная зона моря, в которой солнечный свет доходит до дна.

**Литосфера** (от греч. *lithos* – камень, *sphaira* – шар) – внешняя твердая оболочка Земли, включающая земную кору и верхний твердый слой мантии.

**Литофиты** (от греч. *lithos* – камень, *phyton* – растение) – растения, произрастающие на камнях, скалах или в их трещинах.

**Мезозой** (от греч. *mesos* – средний, промежуточный, *zoe* – жизнь) – вторая эра фанерозоя, следующая за палеозоем и предшествующая кайнозойю.

**Мезотрофы** (от греч. *mesos* – средний, промежуточный, *trophe* – пища, питание) – растения, произрастающие на почвах с умеренным содержанием солевых элементов.

**Мезофилы** (от греч. *mesos* – средний, промежуточный, *phileo* – люблю) – организмы, обитающие как в средних по влажности местообитаниях.

**Мезофиты** (от греч. *mesos* – средний, промежуточный, *phyton* – растение) – растения, обитающие в почве умеренно увлажненных местообитаний; промежуточная группа между гидрофитами и ксерофитами.

**Местообитание** (англ. *habitat*) – участок суши или водоема с комплексом присущих ему экологических факторов, занятый популяцией вида. Местообитание складывается из комплекса абиотических факторов, объединяемых в энтопии (местоположение биоценоза в рельефе), экотопа (режимы: воздушный, водный, минерального питания, температурно-радиационный и др.) и комплексов биотических и биоценогенных факторов.

**Микробоценоз** (от греч. *mikros* – малый, маленький, *koinos* – общий) – микробный компонент биоценоза.

**Микроорганизмы** (от греч. *mikros* – малый, маленький) – мельчайшие организмы из разных царств органического мира, различимые только под микроскопом.

**Миксотрофы** (от греч. *mixis* – смешение, *trophe* – пища, питание) – организмы, способные одновременно сочетать автотрофный и гетеротрофный типы питания (например, насекомоядные растения, эвгленовые водоросли, пурпурные и хемолитотрофные бактерии).

**Мозаичность** (франц. – *mosaique* от лат. *musivum* – посвященное музам) – горизонтальная структура биоценоза, обусловленная неоднородностью микрорельефа, почв, средообразующим влиянием растений и их биологическими особенностями, деятельностью животных или человека, и случайными эффектами.

**Мониторинг** (от лат. *monitor* – напоминающий, надзирающий) – система долгосрочных наблюдений, оценки, контроля и прогноза состояния и изменения объектов.

**Мутагены** (от лат. *mutatio* – изменение и *genes* – рождающий, рожденный) – факторы окружающей среды, воздействие которых на организмы приводит к появлению мутаций с частотой, превышающей уровень спонтанных мутаций (ультрафиолетовые, рентгеновские и гамма лучи, повышенная или пониженная температура, бенз(а)пирен, азотистая кислота, некоторые вирусы и др.).

**Мутуализм** (от лат. *mutuus* – взаимный) – взаимовыгодные отношения видов (или отдельных особей) от временных, необязательных контактов до неразделимых связей.

**Национальные парки** – относительно большие природные территории и акватории, образуемые для сохранения природных комплексов, имеющие особую экологическую, историческую и эстетическую ценность в силу благоприятного сочетания естественных и культурных ландшафтов, где обеспечивается выполнение трех основных целей: экологической (поддержание экологического баланса и сохранение природных экосистем), рекреационной (регулируемый туризм и отдых людей) и научной (разработка и внедрение



методов сохранения природного комплекса в условиях массового допуска посетителей). В национальных парках существуют зоны хозяйственного использования.

**Нейстон** (от греч. *neustos* – плавающий) – совокупность морских или пресноводных организмов, обитающих у поверхностной пленки воды, прикрепляющихся к ней или передвигающихся по ней сверху (эпинейстон) или снизу (гипонейстон).

**Нейтрализм** (от лат. *neuter* – ни тот, ни другой) – форма биотических взаимоотношений, при которой сожительство двух видов на одной территории, не влечет для них ни положительных, ни отрицательных последствий. Например, белки и лоси, обитающие в одном лесу.

**Нейтрофилы** (от лат. *neuter* – ни тот, ни другой, греч. *phileo* – люблю) – растения, обитающие на почвах с рН=6,7-7,0.

**Некрофаги** (от греч. *necros* – мертвый, *phagus* – пожиратель) – животные, питающиеся трупами других животных (например, гиены, грифы, сипы, стервятники и др.).

**Нектон** (от греч. *nektos* – плавающий, плывущий) – совокупность активно плавающих в воде животных, способных противостоять течению и преодолевать значительные расстояния (рыбы, кальмары, амфибии, китообразные, головоногие моллюски, черепахи, морские змеи и др.).

**Неофиты** (от греч. *neos* – новый, *phyton* – растение) – заносные наземные растения, вошедшие в состав местной флоры в исторически сравнительно недавнее время и встречающиеся в естественных и искусственных ценозах.

**Нидиколы** – постоянные норовые или гнездовые сожители (в основном членистоногие), использующие убежища птиц и грызунов и находящие там пищу за счет разлагающихся органических остатков.

**Нитрофилы** (от греч. *nitron* – природная сода, *phileo* – люблю) – растения, предпочитающие почвы, богатые азотом.

**Ноосфера** (от греч. *noos* – разум, *sphaira* – шар) – стадия развития биосферы, связанная с возникновением и становлением в ней цивилизации, когда разумная деятельность человеческого общества становится определяющим фактором ее развития. Термин «ноосфера» был введен французским философом Э. Леруа в 1927 г., развито далее П. Тейяром де Шарденом (1881-1955). Учение о ноосфере создано В.И. Вернадским в 1930-1940 гг.

**Обилие вида** – число или масса особей данного вида на единицу площади или объема занимаемого им пространства.

**Облигатный** (от лат. *obligatus* – обязательный, непременный) – обязательный, постоянно встречающийся.

**Озонная «дыра»** – значительное пространство в озоносфере планеты с пониженным (до 50%) содержанием озона; впервые проблема озонной «дыры» отмечена в 80-х гг. XX века.

**Озонный экран** – слой атмосферы на высоте 20-25 (22-24) км, отличающийся повышенной концентрацией озона и поглощающий ультрафиолетовое излучение, губительное для организмов.

**Окружающая среда** – совокупность компонентов природной среды, природных и природно-антропогенных объектов, а также антропогенных объектов.

**Олиготрофы** – организмы, развивающиеся в среде и низкой концентрацией питательных веществ.

**Онтогенез** (от греч. *ontos* – сущее, *genes* – рождающий, рожденный) – индивидуальное развитие особи от зарождения до смерти.

**Осморегуляция** (от греч. *osmos* – толчок, давление, лат. *regulo* – направляю) – совокупность физико-химических процессов, обеспечивающих относительное постоянство концентрации осмотически активных веществ во внутренней среде организма.

**Осмотротрофы** (от греч. *osmos* – толчок, давление, *trofe* – пища, питание) – гетеротрофные организмы, поглощающие органические вещества из растворов через клеточные оболочки (грибы, большинство бактерий).

**Оценка воздействия на окружающую среду (ВОС)** – вид деятельности по выявлению, анализу и учету прямых, косвенных и иных последствий воздействия на окружающую среду планируемой хозяйственной и иной деятельности в целях принятия решения о возможности или невозможности ее осуществления.

**Памятник природы** – уникальные, невозпроизводимые природные объекты, имеющие научную, экологическую, культурную и эстетическую ценность (пещеры, вековые деревья, скалы, водопады и др.). На территории, где они расположены, запрещена любая деятельность, нарушающая их сохранность.

**Пандемия** – эпидемия, охватывающая население целой страны или ряда стран.

**Панмиксия** (от греч. *pan* – все, *mixis* – смешивание) – свободное скрещивание разнополых особей одного вида с разными генотипами в популяции перекрестноопыляющихся организмов.

**Паразитизм** (от греч. *parasitos* – нахлебник, тунеядец) – форма биотических взаимоотношений разных видов, при которой организм-потребитель (паразит) не убивает своего хозяина, а длительное время

использует его в качестве места постоянного и временного среды обитания и источника пищи.

**Паразиты** – организмы, ведущие паразитический образ жизни (вирусы, патогенные бактерии, грибы и простейшие, паразитические черви и др.). Различают эктопаразитов (большая часть тела которых находится вне хозяина), эндопаразитов (почти все тело, за исключением органов размножения, погружено в живую ткань хозяина) и полупаразитов (содержащих в клетках хлорофилл и способных к самостоятельной выработке органических веществ и получающих от хозяина, главным образом, воду и минеральное питание).

**Паразиты облигатные** (греч. *parasitos* – нахлебник, тунеядец, лат. *obligatus* – обязательный) – организмы, ведущие исключительно паразитический образ жизни и вне организма хозяина либо погибают, либо находятся в неактивном состоянии (например, вирусы).

**Паразиты факультативные** (от греч. *parasitos* – нахлебник, тунеядец, от лат. *fakultas* – возможность) – организмы, ведущие паразитический образ жизни, но в случае необходимости, живущие во внешней среде вне организма хозяина (например, патогенные грибы и бактерии).

**Парниковый эффект** – разогревание нижних слоев атмосферы и постепенное потепление климата на планете вследствие поглощения отраженного теплового излучения с поверхности Земли молекулами углекислого газа (60%), метана (15%), хлорфторуглеродов (12%), озона (8%) и оксидов азота (5%).

**Парцелла** (от лат. *particula* – частица) – структурная часть в горизонтальном расчленении биоценоза, отличающаяся от других частей составом и свойствами компонентов. Например, участки широколиственных деревьев в хвойном лесу.

**Пастбищные пищевые цепи** – пищевые цепи, начинающиеся с фотосинтезирующих организмов. Например, фитопланктон → зоопланктон → рыбы микрофаги → рыбы макрофаги → птицы ихтиофаги.

**Пациенты** (от лат. *patiens* – терпеливый) – виды, способные переносить абиотический (пациенты экотопические) или фитоценотический (пациенты фитоценотические) стресс.

**Педосфера** (от греч. *pais* – род, *sphaira* – шар) – оболочка Земли, образуемая почвенным покровом; верхняя (дневная) часть литосферы на суше.

**Пелагиаль** (от греч. *pelagos* – море) – толща воды океанов, морей и озер как среда обитания пелагических организмов – планктона и nekтона.

**Пелагос** – организмы, обитающие в толще воды, или пелагиали.

**Первичная валовая продукция** – общая биомасса, созданная растениями в ходе фотосинтеза. Часть ее расходуется на поддержание жизнедеятельности

растений – траты на дыхание (40-70%). Оставшаяся часть называется чистой первичной продукцией.

**Перифитон** (от греч. *peri* – вокруг, около, *phyton* – растение) – организмы обрастания, развивающиеся на водных растениях и других выступающих над дном водоема предметах.

**Пессимум** (от лат. *pessimum* – наихудшее) – такое количество экологического фактора, при котором жизнедеятельность организмов угнетена.

**Пирамида биомасс** – графическое изображение соотношения между продуцентами и консументами разных порядков, выраженное в единицах биомассы. Показывает изменение биомасс на каждом следующем трофическом уровне: для наземных экосистем пирамида биомасс сужается кверху, для экосистемы океана – имеет перевернутый характер.

**Пирамида чисел** (Ч. Элтон) – графическое изображение соотношения между продуцентами и консументами разных порядков, выраженное в единицах числа особей. Отражает уменьшение численности организмов от продуцентов к консументам.

**Пирамида энергии (продукции)** – графическое изображение соотношения между продуцентами и консументами разных порядков, выраженное в единицах заключенной в массе живого вещества энергии. Имеет универсальный характер и отражает уменьшение количества энергии, содержащейся в продукции, создаваемой на каждом следующем трофическом уровне.

**Пищевая сеть** – сложное переплетение в сообществе пищевых цепей.

**Пищевая цепь (трофическая цепь, цепь питания)** – последовательность организмов, по которой передается энергия, заключенная в пище, от ее первоначального источника.

**Планктон** (от греч. *planktos* – блуждающий) – взвешенные, парящие в воде организмы, в основном пассивно перемещающиеся за счет течений (одноклеточные водоросли, одноклеточные животные, рачки, медузы и др.). Выделяют фитопланктон и зоопланктон.

**Плейстоцен** (от греч. *pleistos* – самый многочисленный, наибольший, *kainos* – новый) – первая эпоха антропогенного периода кайнозойской эры. Следует за плиоценом, предшествует голоцену.

**Плодородие почв** – способность почв удовлетворять потребность растений в элементах питания и воде, обеспечивать их корневые системы достаточным количеством тепла и воздуха для нормальной деятельности и создания биомассы.

**Плотность популяции** – число особей или биомасса популяции, приходящаяся на единицу площади или объема (воды, воздуха, почвы).

**Поведение** (от греч. *etos* – нрав, поведение) – способность животных изменять свои действия, реагировать на воздействие внешних и внутренних факторов.

**Пойкиломотические организмы** (от греч. *poikilos* – различный, переменный, *ostmos* – толчок, давление) – организмы, осмотическое давление в теле которых зависит от солености окружающей воды (большинство гидробионтов).

**Пойкилотермные организмы** (от греч. *poikilos* – различный, переменный, *therme* – тепло) – организмы с непостоянной внутренней температурой тела, меняющейся в зависимости от температуры внешней среды (микроорганизмы, растения, беспозвоночные и низшие позвоночные животные).

**Половая структура популяции** – соотношение в популяции особей мужского и женского пола.

**Популяция** (позднелат. *population*, от лат. *populus* – народ, население) – совокупность особей одного вида, занимающая, более или менее длительное время, определенное пространство и воспроизводящая себя в течение большого числа поколений.

**Почва** – это поверхностный горизонт земной коры, образующий небольшой по мощности слой, сформировавшийся в результате взаимодействия факторов почвообразования: климата, организмов, почвообразующих пород, рельефа местности, возраста страны (времени), хозяйственной деятельности человека.

**Правило А. Тинемана** – чем специфичнее условия среды, тем беднее видовой состав сообщества и тем выше может быть численность отдельных видов.

**Предел выносливости верхний** – максимальное количество экологического фактора, при котором жизнедеятельность организмов еще возможна.

**Предел выносливости нижний** – минимальное количество экологического фактора, при котором жизнедеятельность организмов еще возможна.

**Принцип Г.Ф. Гаузе** – экологические правила конкурентных взаимоотношений, сводящиеся к тому, что два разных вида не могут одновременно занимать одну и ту же экологическую нишу.

**Природа** – в широком смысле слова – все сущее, весь мир в многообразии его форм; в узком смысле – совокупность объектов и систем материального мира в их естественном состоянии, не являющемся продуктом трудовой деятельности человека.

**Природное равновесие** – баланс оборота биогенов, осуществляемый сообществами организмов и обеспечивающий длительное устойчивое существование окружающей среды, благоприятной для биосистем, которые обладают механизмом восстановления устойчивости среды в соответствии с принципом Ле-Шателье.

**Природные парки** – природоохранные рекреационные учреждения, территории (акватории) которых включают в себя природные комплексы и объекты с относительно мягким охранним режимом, имеющие значительную экологическую и эстетическую ценность, и предназначенные для использования в природоохранных, научных, просветительских и рекреационных целях.

**Природные ресурсы** – совокупность природных тел и явлений, условий существования человека, важнейшие компоненты окружающей его естественной среды, которые используются (либо могут быть использованы) прямо или косвенно для удовлетворения потребностей общества и общественного развития при данном уровне развития производительных сил (например, атмосферный воздух, вода, почва, солнечная радиация, полезные ископаемые, климат, растительность, животный мир и т.д.). Их классифицируют с точки зрения их доступности (реальные и потенциальные), истощаемости (истощаемые и неисчерпаемые), заменимости (заменяемые и незаменимые), возобновимости (возобновимые и невозобновимые), химической природы (органические и минеральные), по принадлежности к тем или иным компонентам природы (земельные, водные, биологические и др.) и т.д.

**Природные ресурсы возместимые** – природные ресурсы, которые могут быть восстановлены, т.е. возмещены для хозяйства путем вскрытия новых источников (при наличии значительного резервного запаса).

**Природные ресурсы возобновимые** – истощаемые природные ресурсы, которые способны самовоспроизводиться за счет обменных процессов (животный мир, растительность, почва).

**Природные ресурсы заменимые** – природные ресурсы, которые можно заменить другими сейчас или в обозримом будущем (полезные ископаемые, энергоресурсы).

**Природные ресурсы исчерпаемые** – природные ресурсы, находящиеся в пределах Земли как физически конечного, имеющего конкретную массу и объем природного тела (полезные ископаемые, почвы, биологические ресурсы). Их количество может быть ограничено абсолютно или относительно. Исчерпаемые природные ресурсы по их способности к самовосстановлению делят на невозобновимые и возобновимые.

**Природные ресурсы континентального шельфа** – минеральные ресурсы

морского дна и его недр, а также живые организмы, относящиеся к «сидячим видам» – организмам, которые в период их промысла находятся в неподвижном состоянии на морском дне или под ним, либо не способны передвигаться, иначе, как находясь в постоянном физическом контакте с дном или его недрами.

**Природные ресурсы невозобновимые** – исчерпаемые природные ресурсы, которые не способны к самовоспроизведению и их можно использовать только однократно. Это, прежде всего, ресурсы недр (энергонашители, твердые строительные материалы, подземные воды), которые образовывались в течение сотен миллионов лет в прошлые геологические эпохи, когда на Земле происходили сложные электрохимические, вулканические и тектонические процессы.

**Природные ресурсы незаменимые** – природные ресурсы, которые нельзя заменить другими природными ресурсами (атмосферный воздух, вода, генетический фонд живых организмов).

**Природные ресурсы неисчерпаемые** – природные ресурсы, которые не на данном уровне существования и развития планеты являются неисчерпаемыми. Большинство из них по отношению к ней являются внешними или присущи ей как космическому телу (энергия солнечного излучения и его производные, энергия падающей воды, морских волн и течений, приливов и отливов). Производными от космических ресурсов являются климатические ресурсы (атмосферные осадки, температура, ветер и др.).

**Природные ресурсы потенциальные** – природные ресурсы, которые в настоящее время не используются человеком, либо используются в недостаточной степени (энергия Солнца, морских приливов, ветра и др.).

**Природные ресурсы реальные** – природные ресурсы, которые используются в настоящее время человеком в производственной деятельности.

**Природные условия** – элементы природы (объекты и явления), влияющие на жизнь и деятельность человека, но не вовлеченные в материальное производство (некоторые газы атмосферы, виды животных и растений и др.). По мере развития науки и техники природные условия становятся природными ресурсами.

**Природопользование** – совокупность всех форм эксплуатации природно-ресурсного потенциала и мер по его сохранению. Природопользование (как наука) – область знаний, разрабатывающая принципы рационального природопользования.

**Продукция** (от лат. *productio* – произвожу, создаю) – суммарное количество биомассы, произведенное какой-либо совокупностью особей за определенный промежуток времени.

**Продуценты** (от лат. *producens* – производящий, создающий) – автотрофные организмы, создающие с помощью фотосинтеза или хемосинтеза органические вещества из неорганических (растения и автотрофные бактерии).

**Пространственная структура биоценоза** – распределение организмов разных видов в пространстве (по вертикали и по горизонтали).

**Протокооперация** (от греч. *protos* – первый, лат. *cooperatio* – сотрудничество) – форма взаимоотношений в биоценозе между популяциями или отдельными особями, которая выгодна для обоих партнеров, но которая не является облигатной. Например, раки-отшельники и актинии.

**Псаммофиты** (от греч. *psammos* – песок, *phyton* – растение) – растения подвижных песков, главным образом пустынь.

**Психрофиты** (от греч. *psychros* – холодный, *phyton* – растение) – растения, произрастающие на влажных и холодных почвах (например, некоторые водоросли и лишайники, кедровый стланик, дриада и др.).

**Растительность** – совокупность растительных сообществ Земли или ее отдельных регионов.

**Рациональное природопользование** – система высокоэффективного хозяйствования, обеспечивающая экономное использование природных ресурсов и природных условий, их охрану и воспроизводство с учетом не только настоящих, но и будущих интересов общества.

**Редуценты** (от лат. *reducens* – возвращающий, восстанавливающий) – гетеротрофные организмы, питающиеся мертвым органическим веществом и подвергающие его минерализации (сапротрофные бактерии, грибы, некоторые животные).

**Резерват** (от лат. *reservatus* – сохраненный) – охраняемая природная территория с режимом, близким к заказнику, где главным объектом охраны является один из элементов природного комплекса.

**Рекреационная нагрузка** – степень влияния отдыхающих людей на естественные природные комплексы или рекреационные объекты (например, памятники архитектуры).

**Рекреация** (польск. *rekreacja* – отдых, от лат. *recreatio* – восстановление) – отдых, восстановление сил на определенной территории (или акватории) в естественных природных комплексах или на рекреационных объектах. Выражается в числе людей или человеко-дней на единицу площади или на объект за определенный промежуток времени.

**Реликты** (от лат. *relictum* – остаток) – виды и другие таксоны растений и животных, сохранившиеся от исчезнувших, широко распространенных в прошлом флор и фаун.



**Сапротрофы** (от греч. *sapros* – гнилой, *trophe* – пища, питание) – гетеротрофные организмы, использующие в качестве пищи органические вещества мертвых тел или выделения (экскременты) животных. К ним принадлежат сапротрофные бактерии, грибы, растения (сапрофиты), животные (сапрофаги). Среди них встречаются детритофаги (питаются детритом), некрофаги (питаются трупами животных), копрофаги (питаются экскрементами) и др.

**Семья** – устойчивое объединение особей животных, основанное на половом влечении, связях между родителями и потомками, территориальной общности и необходимости совместной заботы о потомстве.

**Симбиоз** (от греч. *symbiosis* – сожительство) – взаимовыгодные отношения видов, при которых присутствие партнера является обязательным условием жизни каждого из них (например, тесное сожительство гриба и водоросли (или цианобактерии) в лишайнике; отношения термитов и их кишечных сожителей, микориза и др.).

**Синойкия** (от греч. *synoikia* – совместная жизнь, жилище) – квартиранство, форма комменсализма, при которой один вид использует тело или жилище другого вида в качестве убежища или жилища (например, актинии и тропические рыбки).

**Синузия** (от греч. *synusia* – совместное пребывание, сообщество) – пространственно и экологически обособленная структурная часть в вертикальном расчленении биоценоза, ограниченная в пространстве (или во времени). Например, в сосновом лесу можно выделить синузии сосны, брусники, зеленых мхов и т.д.

**Синэкология** (от греч. *syn* – вместе, *oikos* – жилище, местопребывание, *logos* – слово, учение) – раздел экологии, посвященный изучению сообществ организмов (биоценозов, экосистем).

**Система** (от латинизированного греч. *systema* – целое, составленное из частей) – множество элементов со связями между ними и законами композиции элементов, которое образует определенную целостность, единство.

**Смертность** – интенсивность процесса гибели особей в популяции. Смертность выражается числом особей, умерших или погибших особей за определенный период времени на некоторой территории или акватории по отношению к их условному числу (к 100 или 1000).

**Сообщество** – совокупность совместно обитающих организмов разных видов, представляющая собой определенное экологическое единство (например, фитопланктон озера). Сообщество иногда трактуется как синоним термина «биоценоз».

**Среда обитания** – совокупность абиотических и биотических условий, в которых обитает данная популяция, оказывающая на нее определенное воздействие.

**Стадо** – более длительное, чем стая, или постоянное объединение млекопитающих одного вида, в котором, как правило, выполняются все его жизненные функции: защита от врагов, добывание пищи, миграции, размножение, воспитание молодняка и т.д. (олени, зебры и др.).

**Стация** (от лат. *statio* – место, положение) – участок пространства, характеризующийся совокупностью условий (рельеф, климат, пища, убежища и т.п.), необходимых для существования данного вида наземных животных.

**Стая** – любое подвижное, обычно временное объединение животных (насекомых, рыб и птиц, иногда млекопитающих), облегчающее выполнение какой-либо функции: защиты от врагов, добывания пищи, миграции.

**Стенобионты** (от греч. *stenos* – узкий, *bion* – живущий) – виды, способные обитать в условиях постоянства какого-либо фактора среды или группы взаимодействующих факторов. Стенобионтность видов может быть выражена по отношению к температуре (стенотермные), солености (стеногалинные), давлению (стенобатные), влажности (стеногидрические) и др. Стенобионтность ограничивает возможности расселения видов и обуславливает их локальное распространение.

**Степень доминирования** – показатель, отражающий отношение числа особей данного вида к общему числу всех особей рассматриваемой группировки.

**Стратегии жизни** (англ. *strategies*) – способы выживания и поддержания стабильности популяций в сообществах и экосистемах. Существует несколько систем типов стратегий жизни. Э. Пианка различает два типа, которые называет R- и K- стратеги. R- стратеги предпочитают нестабильные местообитания, у них неравновесные популяции, в которых смертность почти не зависит от плотности, а выживание достигается за счет большей части фиксированной энергии на размножение (например, однолетники-рудералы). K- стратеги приурочены к более или менее стабильным условиям среды, обладают равновесными популяциями, в которых смертность регулируется плотностью, и приспособлены к условиям острой конкуренции. Они выживают за счет затраты большей части энергии на поддержание вегетативных процессов. В основном k-стратегами являются поликарпики (например, деревья).

**Структура популяции** – соотношение в популяции групп особей по полу, возрасту, размеру, генотипу, распределением особей по территории и т.д.

(половая, возрастная, размерная, генетическая, пространственно-этологическая и др.).

**Суккуленты** (от лат. *succulentus* – сочный) – многолетние ксерофильные растения с сочными, мясистыми листьями (например, алоэ) или стеблями (например, кактусовые), в которых развита водозапасающая ткань.

**Сукцессионная серия** – последовательный ряд сменяющих друг друга в сукцессии сообществ.

**Сукцессия** (от лат. *succession* – преемственность, наследование) – последовательная смена во времени одних биоценозов другими на определенном участке земной поверхности, выраженная в изменении их видового состава и структуры. Сукцессии бывают природные – происходящие под действием естественных причин, не связанных с деятельностью человека (например, в связи с глобальными изменениями климата), и антропогенные – обусловленные деятельностью человека (например, осушение территорий, сплошные рубки леса и т.д.).

**Сукцессия аллогенная** (от греч. *allos* – другой, *genesis* – происхождение, возникновение) – сукцессия, вызываемая внешними причинами.

**Сукцессия аутогенная** (от греч. *autos* – сам, *genesis* – происхождение, возникновение) – сукцессия, возникающая вследствие внутренних причин.

**Сукцессия вторичная** – развивающаяся на месте уже существующих биоценозов в результате их нарушения после вырубki, пожара, вспашки, извержения вулкана и др.

**Сукцессия первичная** – развивающаяся на субстрате, не занятом живыми организмами (на скалах, обрывах, сыпучих песках, в новых водоемах и т.п.).

**Сциофиты** (от греч. *skia* – тень, *phyton* – растение) – растения, хорошо переносящие затенение, так как предельная интенсивность фотосинтеза у них отмечается при низкой освещенности (например, копытень, сныть и другие растения, растущие под пологом леса).

**Тератогены** (от греч. *teras* – чудовище, урод, *genesis* – происхождение, возникновение) – факторы среды, способные вызывать аномалии и уродства у организмов (ультрафиолетовые, рентгеновские и гамма лучи, бенз(а)пирен, некоторые вирусы и др.).

**Терморегуляция** (от греч. *therme* – тепло, лат. *regulo* – упорядочиваю, регулирую) – физиологическая функция, обеспечивающая поддержание оптимальной для данного вида температуры глубоких областей тела в условиях меняющейся температуры окружающей среды.

**Термофилы** (от греч. *therme* – тепло, *phileo* – люблю) – организмы, приспособленные к обитанию в условиях постоянно высоких температур.

**Терофиты** (от греч. *theros* – лето, *phyton* – растение) – жизненная форма растений, переживающих неблагоприятный период года в виде семян (преимущественно однолетние травы, не имеющие почек возобновления и размножающиеся только семенами).

**Толерантность** (от лат. *tolerantia* – терпение) – выносливость, способность организма переносить неблагоприятное воздействие факторов среды.

**Топические связи** (от греч. *topos* – место) – биотические взаимоотношения, при которых один вид в результате своей жизнедеятельности изменяет условия обитания другого вида. Например, под хвойным лесом, как правило, отсутствует травянистый покров.

**Транспирация** (от лат. *trans* – через, *spiro* – дышу, выдыхаю) – физиологическое испарение воды растениями.

**Трофическая структура** (от греч. *trophe* – пища, питание, лат. *structura* – строение, расположение, порядок) – соотношение различных трофических уровней в сообществе, формирующееся в результате взаимодействия энергетических процессов в пищевых цепях.

**Трофическая цепь** – взаимоотношения между организмами, через которые в экосистеме происходит трансформация вещества и энергии.

**Трофические связи** – биотические отношения между видами, при которых один вид питается другим: живыми особями, мертвыми остатками, продуктами жизнедеятельности.

**Трофический уровень** – совокупность организмов, объединяемых типом питания.

**Трофобиоз** (от греч. *trophe* – пища, питание, *bios* – жизнь) – форма комменсализма, когда один вид потребляет остатки пищи другого вида. Например, взаимоотношения крупных хищников и падальщиков.

**Убиквисты** (от лат. *ubique* – повсюду, везде) – виды растений и животных с широкой экологической амплитудой, способных существовать в разнообразных условиях среды (например, тростник обыкновенный, папоротник орляк, волк и др.).

**Ультраабиссаль** (от лат. *ultra* – сверх, за пределами, греч. *abyssos* – бездонный) – глубокие области бентали, соответствующие впадинам океанического ложа.

**Фабрические связи** (от лат. *fabrica* – мастерская) – связи между видами, когда один вид использует для своих сооружений (фабрикаций) части тела или целые особи другого вида, продукты их выделения, мертвые остатки. Например, птицы при постройке гнезд используют ветки деревьев, траву, пух и перья других птиц.

**Фаготрофы** (от греч. *phagos* – пожиратель, *trophe* – пища, питание) – гетеротрофные организмы, заглатывающие твердые куски пищи (животные).

**Фактор** (от лат. *factor* – делающий, производящий) – причина, движущая сила какого-либо процесса, явления, определяющая его характер или отдельные черты.

**Факультативный** (от лат. *fakultas* – возможность) – возможный, необязательный.

**Фанерофиты** (от греч. *phaneros* – видимый, открытый, *phyton* – растение) – жизненная форма растений, почки возобновления которых расположены высоко над поверхностью земли (выше 30 см) (деревья и кустарники).

**Фауна** (от лат. *Fauna* – богиня лесов и полей) – совокупность видов животных, обитающих на определенной территории.

**Фенология** (от греч. *phainomena* – явления и *logos* – слово, учение) – система знаний о сезонных явлениях природы, сроках их наступления и причинах их определяющих.

**Фикобионт** (от греч. *phykos* – водоросль, *bion* – живущий) – водорослевый компонент таллома лишайников.

**Фитофаги** (от греч. *phyton* – растение, *phagos* – пожиратель) – гетеротрофные организмы, использующие в качестве пищи живые растения.

**Фитоценоз** (от греч. *phyton* – растение, *koinos* – общий) – совокупность популяций растений на относительно однородном участке земной поверхности, т.е. растительный компонент биоценоза.

**Фитоценология** – раздел геоботаники и биогеоценологии, изучающий растительные сообщества и взаимоотношения видов растений между собой, с гетеротрофными компонентами биоценоза и окружающей среды, а также организацию и классификацию фитоценозов, их смены во времени, закономерности распределения в пространстве.

**Флора** (от лат. *Flora* – богини цветов и весны в римской мифологии) – исторически сложившаяся совокупность таксонов растений, произрастающих или произраставших в прошлые геологические эпохи на данной территории

**Форические связи** (от греч. *phoras* – наружу, вон) – биотические связи видов, в которых один из них участвует в распространении другого вида. Например, перенос животными семян, спор, пыльцы растений.

**Фотонастия** (от греч. *phos* – свет, *nastos* – уплотненный) – движение органа растения, вызываемое изменением интенсивности света.

**Фотопериодизм** (от греч. *phos* – свет, *periodos* – круговращение, чередование) – адаптивная реакция организмов на соотношение светлого и

темного периодов суток, выражающаяся в изменении процессов роста и развития.

**Фотосинтез** (от греч. *phos* – свет, *synthesis* – соединение) – образование растениями и некоторыми бактериями органических соединений из неорганических веществ при участии энергии света.

**Фототрофы** (от греч. *phos* – свет, *trophe* – пища, питание) – автотрофные организмы, использующие для биосинтеза компонентов клеток и других светозависимых процессов энергию света, что обеспечивает их рост (растения, фототрофные бактерии).

**Хамефиты** (от греч. *chamai* – на земле, *phyton* – растение) – жизненная форма растений, почки возобновления которых расположены невысоко над поверхностью почвы (не выше 20-30 см), и, как правило, зимой защищены снежным покровом (кустарнички, полукустарники, полукустарнички и некоторые многолетние травы).

**Хемонастия** (от позднегреч. *chemeia* – химия, *nastos* – уплотненный) – движение органа растения в ответ на действие химического раздражителя (например, реакция тургорных движений замыкающих клеток устьиц на изменение концентрации углекислого газа в воздухе и др.).

**Хемосинтез** (от позднегреч. *chemeia* – химия, *synthesis* – соединение) – процесс образования органических соединений за счет химической энергии окисления неорганических веществ (серы, водорода, сероводорода, железа, аммиака, нитритов и др.). К хемоситезу способны некоторые аэробные (водородные, нитрифицирующие, тионовые и др.) и анаэробные (метанообразующие и др.) бактерии.

**Хемосорбция** (от позднегреч. *chemeia* – химия, *sorbens* – поглощающий) – поглощение газов, паров или растворенных веществ твердыми или жидкими поглотителями (сорбентами), сопровождающееся образованием химических соединений.

**Хемотрофы** (от позднегреч. *chemeia* – химия, *trophe* – пища, питание) – автотрофные организмы, использующие для биосинтеза энергию химических реакций окисления неорганических соединений.

**Хищничество** – прямые пищевые связи, которые для одного из партнеров (хищник) имеют положительные, а для другого (жертва) – отрицательные последствия. Хищничество встречается практически среди всех типов животных: от простейших до хордовых.

**Хлоропласты** (от греч. *chloros* – зеленый, *plastos* – вылепленный) – внутриклеточные двумембранные органоиды (пластиды) растений, в которых осуществляется фотосинтез с помощью хлорофиллов.

**Хлорофиллы** (от греч. *chloros* – зеленый, *phyllon* – лист) – зеленые пигменты растений, с помощью которых они улавливают энергию солнечного света и осуществляют фотосинтез.

**Хоминг** (от англ. *home* – дом) – инстинкт привязанности оседлых животных, вынужденно переселившихся на другие территории, к своему участку.

**Целостность системы** – внутреннее единство системы, ее относительная автономность, независимость от окружающей среды и причинно-следственная напряженность ее частей.

**Ценопопуляция** (от греч. *koinos* – общий, лат. *populus* – народ, население) – совокупность особей одного вида в пределах биоценоза.

**Чапараль** (от исп. *chaparro* – заросли кустарникового дуба) – формация ксероморфных кустарников, распространенная на юго-западе Северной Америки и в Мексике.

**Частота встречаемости** – процентное отношение числа проб или учетных площадок, где встречается вид, к общему числу проб или учетных площадок.

**Человек разумный (*Homo sapiens*)** – общественное существо, отличительной чертой которого является сознание, сформировавшееся на основе общественно-трудовой деятельности.

**Эврибионты** (от греч. *eurus* – широкий, *bion* – живущий) – виды, способные существовать в широком диапазоне значений факторов окружающей среды (например, эвритермные, эвригалинные и т.д.). Эврибионтность может определяться либо высокой устойчивостью к изменениям факторов среды, либо наличием морфофизиологических механизмов, активно поддерживающих гомеостаз внутренней среды организма.

**Эвритонные организмы** (от греч. *eurus* – широкий, *topos* – место) – виды, обладающие широким диапазоном экологической выносливости и поэтому способные существовать в разнообразных условиях среды.

**Эвтрофирование** (от греч. *eutrophia* – хорошее питание) – повышение биологической продуктивности водных объектов в результате накопления биогенных элементов (фосфора, азота и др.) под воздействием естественных и антропогенных факторов. Негативным последствием эвтрофикации является ухудшение физико-химических условий водной среды для гидробионтов за счет массового развития фитопланктона, разложения отмерших организмов и токсичности продуктов их распада.

**Эвтрофы** – растения, требовательные к плодородию почвы, хорошо растущие на почвах, богатых гумусом и элементами минерального питания.

**Эдафические факторы** (от греч. *edaphos* – основание, почва) – свойства земной поверхности, оказывающие экологическое воздействие на ее обитателей.

**Эдификаторы** (от лат. *aedificator* – строитель) – виды, с сильно выраженной средообразующей способностью и поэтому определяющие микросреду всего биоценоза (как правило, это растения).

**Экологическая валентность (пластичность)** – степень приспособляемости вида к изменениям условий среды; его способность переносить количественные колебания значений того или иного экологического фактора в той или иной степени.

**Экологическая ниша** (от греч. *oikos* – жилище, местопребывание, франц. *nischa* – гнездо) – положение вида, которое он занимает в общей системе биоценоза, комплекс его биоценологических связей и требования к абиотическим факторам среды. Экологическая ниша определяет роль и функции биологического вида в экосистеме. Существуют понятия фундаментальной и реализованной экологической ниши. Под фундаментальной нишей понимается весь набор условий, при которых вид может успешно существовать и размножаться, под реализованной – положение вида в конкретном сообществе, где его ограничивают сложные биоценологические отношения.

**Экологическая пирамида** – графическое изображение соотношения между продуцентами и консументами разных порядков, выраженное в единицах биомассы (пирамида биомасс), числа особей (пирамида чисел) или заключенной в массе живого вещества энергии (пирамида энергии).

**Экологическая структура биоценоза** – строго закономерное соотношение в биоценозе разных экологических групп организмов, складывающееся в определенных климатических и ландшафтных условиях (например, соотношение фитофагов и сапрофагов и др.).

**Экологическая экспертиза** – оценка уровня возможных негативных воздействий намечаемой хозяйственной и иной деятельности на окружающую природную среду, природные ресурсы и здоровье людей.

**Экологические факторы** – все компоненты внешней среды, прямо или косвенно воздействующие на живые организмы. Выделяют абиотические и биотические факторы.

**Экологические эквиваленты** – виды, занимающие одинаковые ниши в разных географических областях (например, крупные кенгуру Австралии, бизоны Северной Америки, зебры и антилопы Африки и т.д.).

**Экологический аудит** – независимая, комплексная, документированная оценка соблюдения субъектом хозяйственной и иной деятельности требований, в том числе нормативов и нормативных документов, в области охраны



окружающей среды, требований международных стандартов и подготовка рекомендаций по улучшению такой деятельности.

**Экологический императив** – необходимость учета количества и качества имеющихся природных ресурсов, экологических факторов внешней среды, доктрин инвайроментализма, воплощенных в политике, культуре.

**Экологическое право** – совокупность эколого-правовых норм (правил поведения), регулирующих общественные (экологические) отношения в сфере взаимодействия общества и природы с целью охраны окружающей среды, предупреждения вредных экологических последствий, оздоровления и улучшения качества окружающей человека природной среды.

**Экологическое правонарушение** – нарушение права, действующих законов, повлекшее за собой причинение ущерба окружающей среде и природным ресурсам.

**Экологическое преступление** – преднамеренное злостное нарушение окружающей среды, противоречащее национальным законам или международным соглашениям; во многих странах относится к уголовным преступлениям.

**Экологическое равновесие** – определяет состояние экосистемы, при котором ее видовой состав, численность, продуктивность, распределение в пространстве, сезонные изменения и, как следствие, баланс вещества и энергии в течение достаточно длительного времени колеблются около некоторого постоянного среднего значения.

**Экология** (от греч. *oikos* – жилище, местопребывание и *logos* – слово, учение) – наука, изучающая организацию и функционирование надорганизменных систем жизни различного уровня: популяций, биоценозов, экосистем и биосферы. Экологию также определяют как науку о взаимоотношениях организмов между собой и с окружающей средой. Термин «экология» был предложен в 1866 г. немецким биологом Э. Геккелем для обозначения «суммы знаний, относящихся к экономике природы».

**Экосистема** (от греч. *oikos* – жилище, местопребывание, *systema* – сочетание, объединение) – совокупность совместно обитающих организмов и условий их существования, связанных между собой потоком энергии и круговоротом веществ, находящихся в закономерной взаимосвязи друг с другом и представляющих функциональное единство. Термин «экосистема» был предложен в 1935 г. английским геоботаником и экологом А. Тенсли.

**Экотип** (от греч. *oikos* – жилище, местопребывание, *tyrus* – справочный эталон, определяющий приложение научного названия) – совокупность особей вида, приспособленных к условиям местообитания и обладающая наследуемыми признаками, обусловленными экологически.

**Экотон** (от греч. *oikos* – жилище, местопребывание, *tonos* – оттенок) – переходная зона между двумя сообществами, например, между лесом и лугом. Как правило, в экотонное сообщество входят виды каждого из перекрывающихся сообществ, а иногда только виды, характерные для данного экотона.

**Экотоп** (от греч. *oikos* – жилище, местопребывание, *topos* – место) – исходный комплекс абиотических факторов среды, позволяющий развиваться организму.

**Эксплеренты** (от лат. *explere* – выполняющий) – восполняющие виды, для которых характерна низкая конкурентная мощьность, но они способны благодаря короткому жизненному циклу, высокой скорости размножения и большому числу зачатков быстро заполнять свободные экологические ниши (однолетники пустынь, эфемеры степей, эфемероиды лесов, рудеральные растения, приспособленные к жизни в условиях нарушений, например, на вырубках, гарях, отмелях и т.д.).

**Эмерджентность** (от лат. *emergo* – появляюсь, возникаю) – наличие у системы особых, качественно новых свойств, не присущих ее частям. Например, нельзя предсказать свойства воды, исходя из свойств кислорода и водорода.

**Эндемики** (от греч. *endemos* – местный) – виды и другие таксоны растений и животных, ограниченные в своем распространении относительно небольшой географической областью (часто встречаются на островах океанического происхождения, в горных районах и изолированных водоемах).

**Эндогенные процессы** (от греч. *endon* – внутри и *genesis* – происхождение, возникновение) – геологические процессы, протекающие под влиянием внутренней энергии Земли: энергии радиоактивного распада, химических реакций образования минералов, кристаллизации горных пород и т.д. К эндогенным процессам относятся тектонические движения, землетрясения, магматизм, метаморфизм.

**Эндопаразиты** (от греч. *endon* – внутри) – организмы, обитающие в специфических условиях внутренней среды хозяина.

**Эпифиллы** (от греч. *epi* – на, над, сверх, при, после, *phylum* – лист) – растения, поселяющиеся на листьях других растений (главным образом вечнозеленых).

**Эпифиты** (от греч. *epi* – на, над, сверх, при, после, *phyton* – растение) – растения, поселяющиеся на других растениях (главным образом на ветвях и стволах деревьев) и получающие питательные вещества из воздуха.

**Эфемероиды** – многолетние травянистые растения, для которых характерна осенне-зимне-весенняя вегетация.

**Эфемеры** – травянистые однолетние растения, завершающие полный цикл развития за очень короткий и обычно влажный период (от 2-6 недель до 5-6 месяцев).

**Эффект группы** (от лат. *effectus* – исполнение, действие) – оптимизация физиологических процессов, ведущая к повышению жизнеспособности особей одного вида при их объединении в группы.

**Ярусность** – вертикальная структура фитоценоза, образующаяся при совместном обитании разных по высоте и по-разному использующих и изменяющих среду растений. Ярусность фитоценоза позволяет растениям более полно использовать солнечный световой поток.

## РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

### а) основная

1. Николайкин, Н.И. Экология [Электронный ресурс]: учебник / Н.И. Николайкин, Н.Е. Николайкина, О.П. Мелехова. – М.: ИНФРА-М, 2019. – 615 с. – ЭБС «Znanium.com». – Режим доступа: <http://znanium.com/catalog/product/1008981>.
2. Пушкарь, В.С. Экология [Электронный ресурс]: учебник / В.С. Пушкарь, Л.В. Якименко. – Москва: ИНФРА-М, 2018. – 397 с. – ЭБС «Znanium.com». – Режим доступа: <http://znanium.com/catalog/product/972302>.

### б) дополнительная

3. Никифоров, Л.Л. Экология [Электронный ресурс]: учеб. пособие / Л.Л. Никифоров – М.: ИНФРА-М, 2019. – 204 с. – ЭБС «Znanium.com». – Режим доступа: <http://znanium.com/catalog/product/1009726>.
4. Потапов, А. Д. Экология [Электронный ресурс]: учебник / А.Д. Потапов. – Москва: ИНФРА. – М, 2016. – 528 с. - ЭБС «Znanium.com». - Режим доступа: <http://znanium.com/bookread2.php?book=556728#>.
5. Разумов, В.А. Экология [Электронный ресурс]: учеб. пособие / В.А. Разумов. – Москва: ИНФРА-М, 2018. – 296 с. – ЭБС «Znanium.com». – Режим доступа: <http://znanium.com/catalog/product/951290>.
6. Шадже, А.Е. Словарь терминов по экологии [Электронный ресурс] / А.Е. Шадже, А.И. Шадже. – Майкоп: МГТУ, 2012. – 90 с. – Режим доступа: <http://mark.nbmgtu.ru/libdata.php?id=2000013482>.
7. Шадже, А.Е. Экология [Электронный ресурс]: учеб.-метод. пособие / Шадже А.Е., Шадже А.И. – Майкоп: Коблева М.Х., 2016. – 60 с. – Режим доступа: <http://lib.mkgtu.ru:8002/libdata.php?id=2100019417>.