# Лекция 1. ВВЕДЕНИЕ В ЭКОЛОГИЮ

## Москалюк Т.А.

Список литературы

Одум Ю. Основы экологии / Пер. с англ. М.: Мир, 1975. 740 с.

Радкевич В.А. Экология. Минск: Вышэйшая школа, 1998. 159 с.

Степановских А.С. Общая экология: Учебник для вузов. М.: ЮНИТИ, 2001. 510 с.

Шилов И.А. Экология. М.: Высшая школа, 2003. 512 с.

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества / Пер. с англ. М.: Мир, 1989. В 2-х томах.

1. Понятие об экологии. Объект и предмет изучения общей экологии.

2. Уровни организации живой материи. Аутэкология и синэкология.

3. Положение общей экологии в системе наук. Структура общей экологии.

4. Эволюция и общая экология

### 1. Понятие об экологии. Объект и предмет изучения общей экологии

**Экология изначально возникла как наука о среде обитания живых организмов:** растений, животных (в том числе и человека), грибов, бактерий и вирусов, о взаимоотношениях между организмами и средой их обитания и о взаимоотношениях организмов друг с другом. Само же слово «экология» возникло гораздо позже в сравнении со временем появления собственно экологических знаний. Оно было введено немецким биологом Эрнстом Геккелем (1869 г.) и образовано от греческого слова «ойкос» - дом, жилище. До 30-х годов ХХ столетия общей экологии, как общепризнанной науки, еще не существовало. Долгое время экология была представлена всевозможными частными экологическими дисциплинами: экологией растений, экологией животных, экологией грибов и т.д. Эти дисциплины формировались в рамках соответствующих таксономических разделов биологии - ботаники, зоологии, микологии и др., как подразделения этих наук.

По мере накопления знаний о взаимодействии живых организмов со средой обитания исследователи поняли, что на Земле существуют своеобразные системы, состоящие из живых организмов и неживого вещества. Для них характерен высокий уровень организации, наличие прямых и обратных связей между компонентами (частями этих систем), способность к поддержанию своего состояния при всевозможных возмущениях, т.е. **эти системы состоят из упорядоченно взаимодействующих и взаимозависимых компонентов, образующих единое целое**. Они были названы экологическими, или экосистемами.

Экосистемы всюду вокруг нас. Там, где есть жизнь, там есть и экосистемы. А жизнь на Земле повсюду: и в толще океана на дне самых глубоких морских желобов, и в атмосфере на высоте нескольких десятков километров, и в глубоких пещерах, куда никогда не проникает луч света, и на поверхности ледников в Антарктиде и в высокой Арктике. Самая большая экосистема – биосфера, или экосфера, Земли. Она включает всю совокупность живых организмов планеты, взаимодействующих с неживой природой, и через нее проходит энергия Солнца, обеспечивая устойчивое равновесие биосферы.

Но далеко не все свойства экосистем можно охарактеризовать, изучая лишь их отдельные компоненты (высшие растения, животных, грибы, бактерии) или отдельные уровни организации (генный уровень, клеточный, или более высокий – системы организмов). Только изучая все составляющие биоты в совокупности и с учетом средообразующих факторов можно получить полные и объективные сведения об экосистемах разного ранга и предсказать ход их развития, степень устойчивости к разрушающим факторам и способность к самовосстановлению при воздействии последних.

Экосистемы и являются специфическим объектом изучения общей экологии. Таким образом, общая **экология - это наука об экосистемах, которые включают в себя живые организмы и неживое вещество, с которым эти организмы постоянно взаимодействуют**. По определению Всеволода Анатольевича Радкевича (1998:7) "… Экология – это наука, исследующая закономерности жизнедеятельности организмов в их естественной среде, и с учетом изменений, которые вносит в эту среду деятельность человека…". Сходное, но более точное определение экологии дает Игорь Александрович Шилов (2001:9), трактуя ее "... как науку о закономерностях формирования, развития и устойчивости биологических систем разного ранга в их взаимоотношениях со средой…". Следовательно, предметом ее исследований является **макросистемы: популяции, биоценозы, экосистемы, и их динамика во времени и пространстве**.

### 2. Уровни организации живой материи. Аутэкология и синэкология

Чтобы лучше понять содержание общей экологии, следует рассмотреть концепцию уровней организации жизни (биологический спектр).

Все уровни живой материи можно представить в виде иерархической схемы (по Ю. Одуму, 1975):

1) **Генный, или молекулярный уровень.** Именно с него начинают проявляться свойства живого вещества. Его системы представляют собой активные крупные молекулы – липиды, белки, углеводы, нуклеиновые кислоты, в которых идут процессы обмена веществ, связанные с фото- и хемосинтезом, формируются ДНК и РНК, отвечающие за наследственность. Предметом изучения на этом уровне являются законы передачи наследственности, а изучает их наука ГЕНЕТИКА. Сами по себе, вне органа, вне организма эти молекулы функционировать не могут.

2) **Клеточный уровень.** Молекулы объединяются в клетки, и только тогда в них формируются вещества, необходимые для жизнедеятельности органов и организмов. Предметом изучения на клеточном уровне служат законы превращения вещества и энергии внутри клеток. Наука – ЦИТОЛОГИЯ.

На схеме не указан тканевый уровень – на этом уровне однородные, одинакового происхождения клетки, взаимодействуя между собой, образуют ткани, изучением которых занимается ГИСТОЛОГИЯ.

3) **Органный** – более высокий уровень организации живого вещества, нежели предыдущие три. Органы образуются в результате взаимодействия нескольких типов тканей. На этом уровне изучаются системы разных органов: побеговые и генеративные – у растений, системы органов дыхания, пищеварения, размножения – у животных. А изучает эти системы БИОМОРФОЛОГИЯ и АНАТОМИЯ.

4) **Организменный** – первый, самый низший уровень из изучаемых общей экологией. В организме взаимодействие систем органов сводится в единую систему индивидуального организма. Он может существовать самостоятельно! Вне организмов жизнь не проявляется. На этом уровне изучаются жизненные циклы отдельных особей, законы образования фенотипов и генотипов. Науки – ФИЗИОЛОГИЯ, АНАТОМИЯ, ЗООЛОГИЯ, ЭВОЛЮЦИОННОЕ УЧЕНИЕ и др.

5) **Популяционно-видовой** – промежуточный между «организменным и надорганизменным» уровнями. Любой вид растений, животных приспосабливается к внешней среде, не как сумма отдельных особей-организмов, а как единое функциональное целое – популяция. В популяции свои законы (внутривидовые конкуренция и агрегация), свои иерархические взаимоотношения, своя структура. На данном уровне изучаются законы сохранения популяцией и ее видом генотипических признаков. Науки – СИСТЕМАТИКА, БИОЛОГИЯ и ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ, ЖИВОТНЫХ.

6) **Экосистемный, биогеоценотический** – изучаются надорганизменные системы, взаимоотношения популяций, группировок, организмов внутри экосистемы, т.е. на конкретном участке с однородными условиями среды. Изучение первичной продуктивности, круговорота веществ (углерода, кислорода, фосфора, воды и пр.) в пределах биогеоценоза. Науки – ФИТОЦЕНОЛОГИЯ, БИОГЕОЦЕНОЛОГИЯ, ОБЩАЯ ЭКОЛОГИЯ.

7) **Биосферный** – самый высокий, рассматривается взаимоотношения между собой макроэкосистем, биогеоценозов (лес-степь, лес-болото, лес-тундра и др.), изучаются закон круговорота веществ, энергии в глобальном аспекте. Наука – ОБЩАЯ ЭКОЛОГИЯ.

Взаимодействие живого вещества (материи) с другим веществом (или энергией) на каждом уровне организации обусловливает формирование и существование определенных упорядоченных систем. Все эти системы взаимозависимы одна от другой и между уровнями организации нет резких разрывов. Невозможно даже представить существование генов вне клеток, клеток вне органов, органов вне организмов и т.д.

Учитывая тесную функциональную связь между организменным, популяционно-видовым и экосистемным уровнями и автономность существования их систем, основным содержанием общей экологии следует считать исследования взаимоотношений живых организмов (особей) между собой и со средой обитания на популяционно-биоценотическом уровне и уровнях биологических систем еще более высокого ранга (биогеоценозов и биосферы), а наименьшей единицей является организм, или особь.

В зависимости от того, какой уровень организации экосистем изучается, экология подразделяется на отрасли аутэкологию и синэкологию.

**Аутэкология** изучает жизненные циклы и отношение к факторам среды отдельных особей или видов. Цель ее заключается в том, чтобы выявить характер приспособления их к жизни в конкретном сообществе, их роль в экосистеме. Некоторые ученые (Радкевич, 1997) считают, что аутэкология изучает взаимоотношение с внешней средой только отдельных особей, а взаимоотношения ценопопуляций со средой изучает демэкология, взаимоотношения видов – эйдэкология.

**Синэкология**, она же биоценология, изучает все комплексы видов (ценопопуляций) в сообществах, т.е. экосистемы, изучает законы их совместного сосуществования в биоценозе в зависимости от условий внешней среды. Она базируется на аут-, дем- и эйдоэкологии, но ей присущ общебиологический характер, поскольку ее исследования направлены на многовидовые взаимоупорядоченные комплексы, существующие в строго определенной физико-химической среде.

Жизнедеятельность экосистем чрезвычайно сложна. Живое и неживое вещество в экосистемах структурировано и охвачено бесчисленными превращениями или процессами, в ходе которых автотрофными и хемотрофными организмами захватываются из внешней среды атомы многих химических элементов (углерод, водород, кислород, сера, фосфор, калий, кальций, магний, железо, медь и др.) и энергия, которые затем используются другими организмами: консументами (потребители растительной массы) и грибами, а потом, по мере гибели организмов-продуцентов, грибов и консументов, переходят к организмам-редуцентам, разлагающим мертвое органическое вещество и возвращающим составляющие это вещество атомы во внешнюю среду. При этом энергия химических связей организмов-продуцентов и организмов-хемосинтетиков частично используется консументами, грибами и редуцентами, а частично высвобождается во внешнюю среду в виде тепла, в виде образующихся при выделении растениями в атмосферу окислов кислорода. Или консервируются в виде химических связей сложных органических веществ, накапливающихся в почве (гумус) и литосфере (торф, бурые и каменные угли). Все процессы идут непрерывно, подчиняясь своим законам. На естественные природные процессы накладываются антропогенные. Последние, как правило, сказываются негативно на функционировании экосистем. Изучить и понять эти закономерности и есть главная задача общей экологии.

### 3. Положение общей экологии в системе наук. Структура общей экологии

**Как же соотносятся между собой все экологические науки?**

Как экосистемы образованы разными группами организмов, так и общая экология характеризуется сложной структурой, подразделяясь на множество направлений в свою очередь, состоящих из частных наук (рис.1). Сначала появились многие частные экологические дисциплины, гораздо позже – комплексные. Общая же экология формируется только сегодня и "подпитывается" всеми частными. Несмотря на нерешенность своих самых фундаментальных проблем, она переживает самый настоящий бум популярности.

Разумеется, общая экология тесно связана со всеми частными (экология растений, экология животных, микробиология, экология океана, экология человека и др.) и комплексными (геоботаника, лесоведение, почвоведение, ландшафтоведение, гидробиология, биоценология и др.) экологическими, но она не есть простая сумма этих наук. Общеизвестно, что частные науки изучают всесторонне конкретные объекты органического мира («все об одном»), а общие – весь органический мир в одном направлении («немного обо всем»). Для частных наук наиважнейшей единицей является организм или совокупность организмов одного вида, для комплексных наук – конкретные условия среды (почва, лес, вода) и взаимоотношения живых организмов с этими условиями, а для общей экологии – экосистема ранга биогеоценоза, т.е. вся совокупность видов, слагающих биоценоз, и вся совокупность факторов среды, определяющих существование данного биоценоза с учетом неизбежного антропогенного воздействия, а организм или вид – наименьшей единицей.



Чтобы вскрыть законы взаимоотношений составных частей экосистем необходимо иметь представление о разных аспектах функционирования этих составных частей, поэтому выделение отраслей и дисциплин в общей экологии, классифицирование их также целесообразно, как и в любой другой биологической науке.

### Классификации структуры общей экологии

Авторы существующих классификаций обращают внимание на сложность и многогранность общей экологии.

Какие же направления выделяются в общей экологии?

По размерам объектов изучения (экосистемные исследования) в общей экологии всеми исследователями выделяются:

• аутэкология (особи, организм и их среда),

• демэкология, или популяционная экология (популяция и ее среда),

• синэкология (биоценоз, экосистема и их среда),

• географическая (крупные геосистемы, географические процессы с участием живых систем их среды),

• глобальная экология, или мегаэкология (биосфера)

Указанные подразделения объективно отражают организацию проведения исследований на различных уровнях биологического спектра. Последние две отрасли слишком молодые и еще не имеют специальных названий или они не устоялись (мегаэкология, панэкология, биосферология).

I. Юджин Одум и В.А. Радкевич выделяют в экологии 3 основных блока: **биоэкология, экосистемы и земные сферы, человек и природа.**

1. **Биоэкология** – самое раннее направление, положения его являются фундаментальными для остальных направлений. Основу биоэкологии составляют экологии систематических, или таксономических, отделов органического мира:

• экология микроорганизмов

• экология грибов

• экология растений

• экология животных

Последние три, в свою очередь, делятся на более мелкие.

2. **Экосистемы и земные сферы** – самое обширное направление, в нем рассматриваются связи между живыми материями и неживыми (абиотическими) факторами, связи между организмами и сообществами в составе основных биомов (совокупности сообществ (экосистем) природных зон) суши и Мирового океана. В этот блок входят:

• лесная экология

• экология степей

• экология пустынь

• экология тундр

• экология почв

• экология атмосферы

• экология гидросферы

• экология литосферы

• космическая экология

• экология гор

• экология островов

• экология океанов и др.

3. **Человек и природа** – сюда входят науки, изучающие взаимосвязь и взаимодействие человека со средой обитания, и прикладная экология человека с целью связать разработки по вышеуказанным двум разделам с практическими проблемами:

• инженерная экология

• химическая экология

• промысловая экология

• сельскохозяйственная экология

• экология города

• экология и медицина

• экология и культура

• экология и право

• экология и политика

• экологическое образование и др.

II. К предыдущей классификации близка классификация Анатолия Сергеевича Степановских (2001), но она более детальная, состоит из следующих направлений, или разделов.

**1. По отношению к предметам изучения:**

• экология микроорганизмов

• экология грибов

• экология растений

• экология животных

• экология человека

**2. По отношению к условиям среды обитания:**

экология почв, почвоведение

экология атмосферы

экология гидросферы

экология литосферы

космическая экология

**3. По отношению к типу растительного покрова:**

лесная экология

экология степей

экология пустынь,

экология тундр и т.д.

**4. По отношению к ландшафтному (географическому) положению:**

экология гор,

экология островов,

экология океанов и т.д.

**5. По отношению к фактору времени:**

палеоэкология,

археоэкология,

историческая экология, и др.

6. С каждым годом все более актуальными становятся проблемы взаимоотношений природы и Человека, что привело к формированию такого современного направления, как экология ноосферы, или социальная экология. Ее проблемы выходят за рамки экологии, как биологической науки, и наряду с экосистемным подходом включают экономическо-хозяйственный, социальный, политический аспекты. Они представлены многочисленными "экологиями":

радиационная экология,

химическая экология,

промысловая экология

инженерная экология

экология города

сельскохозяйственная экология

экология и медицина

экология и культура

экология и право

экология и политика

экологическое образование и др.

Первый раздел классификации А.С. Степановских, за исключением «экологии человека», аналогичен разделу «Биоэкология», последний – седьмой, разделу «Человек и природа», а остальные – разделу «Экосистемы и земные сферы» классификации Ю. Одума и В.А. Радкевича.

III. И.А. Шилов выделяет 5 направлений.

1. **Ландшафтная экология** – одно из наиболее ранних направлений. Изучает приспособление организмов к разной географической среде, формирование биоценозов различных ландшатов, их влияние на среду обитания. Имеет исключительно высокое прикладное значение, т.к. физико-географическими условиями определяются набор видов и основные законы формирования и жизни сообществ.

2. **Функциональная, или физиологическая экология** – исследует механизмы, с помощью которых осуществляется адаптация (приспособление) биологических систем разного уровня к изменению условий среды. Большинство адаптивных механизмов имеют физиологическую природу и изучение важно для решения многих проблем, например при интродукции растений, в медицине, для контроля численности диких животных и др.

3. **Количественная экология** изучает продуктивность и структуру разных экосистем, их динамику. Ее данные являются основой для матема-тического моделирования биогеоценотических процессов, или теоретической экологии. Необходима для разработки природоохранных мероприятий, построения экологических прогнозов, профилактики эпидемий и т.д.

4. **Эволюционная экология** выявляет экологические закономерности эволюционного процесса, пути и формы становления видовых адаптаций, позволяет реконструировать экосистемы прошлого Земли (палеоэкология) и роль человека в их преобразовании (археоэкология).

5. **Социальная экология** изучает процессы, протекающие на уровне ноосферы. С возникновением новых проблем возникли и новые частные науки (социология, радиационная экология, экологическое образование, инженерная экология, космическая экология и др.). Особое положение занимает экология человека, изучающая современное положение современного человечества в глобальных экосистемах.

### 5. Эволюция и общая экология

Почему так поздно сформировалась, так долго формировалась и так стремительно начала развиваться общая экология? История ее отражает процесс развития жизни и цивилизации на Земле. Чтобы лучше понять это, осуществим краткий экскурс в Эволюцию жизни на Земле. Следы жизни обнаружены в самых древних горных породах, которые сформировались около 3 миллиардов лет назад. Именно тогда жили на нашей планете организмы, чьи следы запечатлены в этих породах. Эти организмы были чрезвычайно примитивными, они были одноклеточными или колониальными, не имели скелета и размножались простым делением клеток надвое, в клетках их не было сформированного ядра. Даже наружный скелет - твердый панцирь клеток - у них отсутствовал, поэтому в геологической летописи планеты сохранилось так мало следов той древнейшей жизни.

Эволюция живых организмов вначале привела к появлению живых существ с обособленным клеточным ядром и внутриклеточными органоидами - рибосомами, митохондриями и др. Для них уже было характерно бесполое и половое размножение. Доказано, что миллиард лет назад такие организмы на нашей планете населяли океан.

Примерно 600-700 миллионов лет назад появились первые позвоночные животные – рыбы, обитавшие в мировом океане и морях. Царство растений тогда было представлено многочисленными водорослями, как одноклеточными, так и многоклеточными, образующими, как и теперь, настоящие подводные леса на мелководьях.

**Выход живых существ на сушу сдерживался тем, что в атмосфере Земли, вплоть до кембрийского периода, было очень мало кислорода**. Из-за этого у планеты отсутствовал озоновый слой (верхний слой атмосферы, состоящий из трехатомных молекул кислорода и отдельных атомов кислорода), который поглощает жесткое космическое излучение. Дело в том, что кванты жесткого электромагнитного излучения обладают очень высокой энергией и, ударяя в органические молекулы, легко их разрушают, поглощаясь при этом и не достигая поверхности планеты. Слой воды толщиной 2-3 м может поглощать кванты жесткого излучения не хуже озонового слоя. Именно поэтому на первых этапах эволюции жизнь была только в морях и океанах и не спешила выходить на сушу. В процессе поглощения электромагнитного излучения и фотосинтеза водорослей в гидросфере и атмосфере постепенно накапливался свободный кислород.

Примерно 500 миллионов лет назад живые организмы появились и на суше. На суше эволюция живых существ проходила более быстрыми темпами. Из животных сушу сначала завоевали членистоногие. Из позвоночных животных первыми на сушу выбрались двоякодышащие рыбы, от которых произошли земноводные. Земноводные в свою очередь дали начало пресмыкающимся, от которых произошли птицы и в меловом периоде - около 70 миллионов лет назад - млекопитающие. Человек относится к классу млекопитающих (отряд приматов, семейство гоминид – человекообразные).

Первые люди, согласно последним научным данным, обитали в Африке около 3 миллионов лет назад. Они ходили прямо на двух ногах, имели ступню, не отличающуюся от ступни современного человека, и довольно развитые руки с отстоящим, как у современного человека, большим пальцем; могли издавать членораздельные звуки, пользовались огнем и изготавливали примитивные орудия, разбивая камни и кости. По мере эволюции живых организмов увеличивалось биологическое разнообразие, интенсифицировался обмен веществ, совершенствовались механизмы размножения, усложнялось поведение животных и жизненные циклы растений. Одновременно удлинялись пищевые цепи, благодаря которым, однажды захваченные живыми существами из внешней среды атомы химических элементов и энергия, все дольше не возвращались во внешнюю среду.

|  |  |
| --- | --- |
| http://www.botsad.ru/images3/fig13.jpg | Разумеется, по мере эволюции изменялась и среда обитания живых организмов, а также и скорость ее изменений. Содержание кислорода за последний миллиард лет в атмосфере выросло с 1% до 21%. При этом резко снизилось содержание в атмосфере Земли углекислого газа - до 0,3%. Ученые выяснили, что современный состав атмосферы Земли создан и поддерживается живыми организмами. Баланс углекислого газа между атмосферой, океаном, почвой и живыми организмами поддерживается миллионами видов живых организмов. Если он нарушится, то содержание углекислоты в атмосфере резко возрастет, усилится так называемый парниковый эффект, и атмосфера Земли начнет разогреваться. Экосистемы Земли - это фабрики, которые поддерживают этот баланс. (Схема заимствована у Н.Ф.Реймерса) |

Если на Земле не будет жизни, то состояние ее атмосферы довольно скоро, буквально за несколько сотен или тысяч лет, вернется к своему безкислородному состоянию. Ведь ни на Венере, ни на Марсе свободного кислорода в атмосферах практически нет. Зато очень много углекислого газа. Вероятно, такой когда-то была и атмосфера нашей планеты.

Таким образом, **эволюция жизни на Земле - проблема не только биологическая, но и экологическая**. Сегодня это понимают многие ученые, в том числе и палеонтологи, изучающие жизнь в отдаленные геологические эпохи. Человечество лишь в последние десятилетия начало всерьез осознавать важность для себя экологических проблем. Именно поэтому именно в наше время возникла потребность в общей экологии. Ведь вопрос стоит однозначно - быть или не быть на Земле технократической цивилизации.

Почему же столь важно и необходимо изучение природы на уровне экосистем? Потому-что, зная законы формирования и функционирования экосистем, можно предвидеть и предупредить их разрушение в результате воздействия на них негативных факторов, предусмотреть охранные мероприятия и в итоге сохранить среду обитания человека, как вида.

Многие процессы являются общими для всех уровней. Их характеристики, установленные для одного уровня (клеточного, организменного) могут быть высокоинформативными и для других уровней (популяционного, экосистемного) и точно также одни и те же области наук м.б. общими для всех уровней организации. Но при изучении их используются разные методы, разные подходы, разные единицы учета и измерения. Соответственно и в интерпретации полученной информации по каждому уровню есть свои особенности.

#  Лекция 2. ИСТОРИЯ СТАНОВЛЕНИЯ ЭКОЛОГИИ

## Москалюк Т.А.

Список литературы

Степановских А.С. Общая экология: Учебник для вузов. М.: ЮНИТИ, 2001. 510 с.

Шилов И.А. Экология. М.: Высшая школа, 2003. 512 с.

Радкевич В.А. Экология. Минск: Вышэйшая школа, 1998. 159 с.

Плавильщиков Н.Н. Гомункулус. М.: Детгиз, 1958. 431 с.

1. Период наивной экологии – до середины 19 в. (1-5 этапы).

2. Период аутэкологических исследований (факториальная экология) – с середины 19 в. до середины 20 в. (6 этап).

3. Период синэкологических исследований – с 1936 г. до наших дней (7-8 этапы).

4. Причины отставания общей экологии от других наук.

Обратимся к истории экологии и экологических идей, ибо ничто так не учит, как учит история. Экология, как направление биологии, возникла в середине 10 столетия, а как самостоятельная наука – на стыке 19 и 20 столетий. Она развивалась непрерывно, но неравномерно на протяжении всей своей истории.

### 1. Период наивной экологии – до середины 19 в. (1-5 этапы)

**Первый этап – примитивные знания, накопление фактического материала.** О том, что разные виды животных связаны с определенными условиями, что их численность зависит от урожая семян и плодов, которыми они питаются, наверняка знали древние охотники уже 100-150 тыс. лет назад. О зависимости растений от внешних условий хорошо знали и первые земледельцы за много веков до новой эры (10-15 тыс. лет назад). Севооборот сельскохозяйственных культур применяли в Египте, Китае и Индии 5 тысячелетий назад. Сложнейшая и экологически выверенная система земле-делия была у индейцев майя в древней Америке. Элементы экологии отражены в эпических произ-ведениях и легендах: в древнеиндийских сказа-ниях «Махабхарта» (VI-II вв. до н.э.; сведения о повадках и образе жизни 50 животных), в рукописных книгах Китая и Вавилона (сроки посева и сбора диких и культурных растений, способы обработки земли, виды птиц и зверей).

|  |  |  |
| --- | --- | --- |
| http://www.botsad.ru/papers/m04.gif | **Второй этап** – продолжение накопления фактического материала античными учеными, средневековый застой. Древняя Греция: **Гераклит** – 530-470 лет до н.э., **Гиппократ** – 460-370 лет до н.э. **Аристотель** (384-322 лет до н.э.) создал Ликей (школу) и при нем сад. В «Истории животных» он описал более 500 видов животных, классифицируя их по образу жизни.Еего ученик, друг и преемник **Теофраст** (Парацельз, он же Тиртам, 287-372) описал 500 видов растений. Самыми главными работами разностороннего ученого (его труды: "О камнях", "Об огне", "О вкусах", "Об усталости", "О приметах погоды", "Характеры", "Учебник риторики" и др.) и философа стали "Исследования о ботанике" в 9 книгах: 1 – о частях и морфологии растений, 2 – уход за садовыми деревьями, 3 – описание лесных деревьев, 4 – описание заморских растений и их болезней, 5 – о лесе и его пользе, 6 – о кустарниках и цветах, 7 – об огородных растениях и уходе за ними, 8 – о злаках, бобовых и о полеводстве, 9 – о лекарственных травах. Теофраст сделал ботанику самостоятельной наукой, отделив ее от зоологии. Потому его и называют отцом ботаники.   | http://www.botsad.ru/papers/m05.gif  |

Древнегреческие философы во многом отождествляли растения и животных, считали, что растения могут радоваться и печалиться, органы животных отождествляли с органами растений: корни - рот и голова, стебли – ноги и живот, и т.д. Мечтали вырастить в колбе живое существо (гомункулус).

Но Теофраст был не только отцом ботаники. Большое внимание в своих трудах он уделял влиянию внешней среды на живые организмы, и именно он впервые разделил покрытосеменные растения на жизненные формы: деревья, кустарники, полукустарники и травы, с учетом зависимости от почвы и климата. Умер он в возрасте 83 лет, имея ясный ум и память. Его последние слова: "Мы умираем тогда, когда начинаем жить!".

Древний Рим: **Плиний старший** (23-79 лет н.э.) в своей многотомной "Философии природы" многие явления природы рассматривал с подлинно экологических позиций. Древние ученые задумывались о многом, о чем задумываемся и мы с вами.

В средние века в Европе произошел откат человеческой мысли далеко назад, церковь на несколько веков явилась тормозом развития всех естественных наук. Связь строения организмов со средой всецело приписывалась воле бога. Научные сведения содержатся в единичных работах (многотомное сочинение Венсенна де Бове (XIII век) "Зеркало вещей", "Поучение Владимира Мономаха" (XI), "О поучениях и сходствах вещей" доминиканского монаха Иоанна Сиенского (XIV)) и имеют прикладной характер; заключаются в описании целебных трав, культивируемых растений и животных. Известные ученые этого периода: Разес (850—923), Авиценна (980-1037). Но уже в позднее средневековье стали появились новые веяния в науке - Зачатки экологии. **Альберт Великий** (Альберт фон Больштедт, ~1193-1280 гг.) в трудах о растениях придает большое значение условиям произрастания, в частности световому фактору – "солнечному теплу", рассматривает причины "зимнего сна". Появилась информация о дальних странах (Марко Поло (XIII век), Афанасий Никитин (XV век) и его известное "Хождение за три моря").

|  |  |
| --- | --- |
| http://www.botsad.ru/images3/fif2_3.jpgКарл Линней - великий шведский ученый, создатель системы живых организмов, принципами которой мы пользуемся и сегодня  | **Третий этап** – описание и систематизация колоссального фактического материала после средневекового застоя – начался с великими географическими открытиями XIV и XVI веков и колонизацией новых стран – с эпохой Возрождения. Новая географическая и биологическая информация, полученная в экспедициях, заставила переосмыслить многие религиозные догматы. Она не умещалась в той системе мира, которую проповедовала христианская религия. Путешественники из дальних стран привозили неведомых животных и семена неведомых растений. Чтобы разобраться во всем многообразии форм живых существ, необходимо было создать таксономическую систему и, таким образом, осмыслить это разнообразие. И такое осмысле-ние произошло. В первой половине XVIII века Карл Линней создал таксономическую систему животных и растений, которой ботаники пользуются и поныне. Заслуги этого ученого перед миром столь велики, что на их перечисление не хватит и целой лекции. Его считают реформатором ботаники. Помимо бинарной номенклатуры он разработал терминологию, введя в систематику более 1000 терминов для разных органов растений и их частей. Линней много путешествовал по разным странам, сам открыл и описал более 1500 видов. Главный труд К. Линнея – "Виды растений" вышел в 1753 г., в нем приведены все известные ему растения; описания кратки и точны. Ботанический "хаос" был приведен в систему! И именно с этого времени ведется отсчет при установлении первенства в названиях отдельных видов. В основу данной работы Линней положил свои данные и все доступные ему гербарные образцы и публикации других авторов. Кроме флоры, он прекрасно знал фауну ("Фауна Швеции" 1746 г.) почвы, минералы, человеческие расы, болезни (Линней был первоклассным врачом), открыл целебные и ядовитые свойства многих растений.    |

Современники знали его и как остроумного, веселого человека. Так, в честь 3 братьев Коммелинов, двое из которых были известными ботаниками, а третий – ничем не примечательный человек, он назвал род Коммелина, у цветков которой 3 тычинки: две длинные и одна короткая. В.Л. Комаров сказал о К.Линнее: "Пока не стерта с лица Земли цивилизация, имя Линнея будет жить". Слова пророческие. Имя Линнея носят более 20 обществ, два города и гора в США, острова близ Гренландии, улицы и площади в европейских городах и др. географические объекты. В честь К. Линнея назван род – Линнея с единственным видом – «Л. северная».

Уже первые систематики: **А. Цезальпин** (1509-1603), Д. Рей (1623-1705), **Ж. Турнефор** (1656-1708), отмечали зависимость растений от условий среды и мест произрастания. **Жорж Леклерк Бюффон** (1707-1788) в «Естественной истории» (не проводя опытов!) писал о влиянии климата на животные организмы, **Жан Батист Ламарк** (1744-1829) открыл эволюцию жизни. Ламарк был последователем К. Линнея и составил классификацию животных ("Философия зоологии"), отражающую происхождение – эволюцию, животных, выбрав в качестве признаков внутреннее строение (отделил беспозвоночных от позвоночных) и строение нервной системы (бесчувственные – инфузории и полипы, чувствующие – все остальные беспозвоночные, и разумные – позвоночные). В его классификации инфузории заняли низшее место (Линней же не знал, куда их поместить). Ламарк считается предшественником Ч. Дарвина – обращая внимание на роль внешних условий в формировании строения животных (жираф – длинная шея, чтобы доставать листья деревьев, утка – перепонки, чтобы плавать, крот – передние лапы-лопаты, чтобы рыть, а глаза атрофировались – не нужны) и растений, он открыл эволюцию жизни. **Альфонс де Кандоль** (1806-1895) в «Ботанической географии» описывал влияние абиотических факторов на растительные организмы.

Известный английский химик **Р. Бойль** (1627-1691) поставил первый экологический эксперимент по влиянию низкого атмосферного давления на развитие животных, а Ф. Реди экспериментально доказал, что самозарождених сложных животных невозможно. Антони ван Левенгук, изобретший микроскоп, был первым в изучении трофических цепей и регуляции численности организмов.

|  |  |
| --- | --- |
| http://www.botsad.ru/images3/fif2_4.jpgВеликий русский естествоиспытатель Михайло Ломоносов. В своих теоретических построениях на 100-200 лет опередил современнико | Большой вклад в развитие экологических представлений в это время внесли и российские ученые такие, как **М.В. Ломоносов** (1711-1765), его сподвижник **С.П. Крашенинников** (1711-1755), **П.С. Паллас** (1741-1811), **И.И. Лепехин** (1740-1802). И это не случайно, так как Россия в XVII веке сильно расширила свои границы, выйдя своими восточными рубежами на побережье Тихого океана.Петр Симон Паллас в работе «Зоогеография» описал образ жизни 151 млекопитающих и 426 видов птиц и его считают одним из основателей «экологии животных». В 20 лет он защитил выдающуюся по тем временам докторскую диссертацию по гельминтам. Его пригласили в Петербург, и он сразу же – в 26 лет, стал академиком. Немец по происхождению, он более 40 лет посвятил российской науке, проводя по нескольку лет в полевых экспедициях (города Чита, Иркутск, Красноярск, Тамбов, озера Эльтон и Баскунчак, Крым). Основной специальностью Палласа была зоология. Он издал несколько монографий по млекопитающим, птицам, насекомым. При этом он обладал обширными знаниями во многих науках (сельское хоз-во, медицина, минералогия (на Енисее открыл "Палласов метеорит"), палеонтология (исследовал ископаемые остатки буйвола, мамонта, носорога), археология, этнография, филология и др.), особенно в ботанике. Он задумал издать многотомную сводку русской флоры с полным описанием и рисунками всех растений, но подготовить успел только 2 тома. Опубликовал около 170 работ. В честь Палласа назван вулкан на Курильских островах, риф у Новой Гвинеи, множество видов животных. На Дальнем Востоке имя Палласа носят желтушник, мытник, лютик и аяния. |

Сходный путь в науке прошел и Степан Петрович Крашенинников. После 9-летней экспедиции на Камчатку он опубликовал "Описание земли Камчатки", вошедшее в золотой фонд естественно-исторической литературы.

М.В. Ломоносов рассматривал влияние среды на организм. Он в работе «О слоях земных» (1763) писал, что «…напрасно многие думают, что все, что мы видим, сначала создано творцом…». По останкам вымерших животных (моллюсков и насекомых) Ломоносов конструировал условия их существования в прошлом и опроверг теорию катастроф Ж. Кювье. (Религиозный Кювье считал, что исчезновение одних видов (мамонты, палеотерий, и др.) и появление других (коровы, лошади) на той же территории объяс-няяется резким изменением условий жизни и переселе-нием животных из соседних районов, не подвергшихся катастрофам).

Русский малоизвестный ученый **А.А. Каверзнев** (годы жизни неизвестны) издал в 1775 г. книгу «О перерождении животных», в которой с экологических позиций рассматривал вопрос об изменениях животных и сделал вывод об их едином происхождении. Другой русский исследователь – первый агроном России, **А.Т. Болотов** (1738-1833), изучая влияние минеральных солей на молодые яблони, разработал классификацию местообитаний растений.

Таким образом, к концу XVIII, по мере все большего накопления экологических знаний, у естествоиспытателей начал складываться особый подход к изучению явлений природы, учитывающий зависимость изменения организмов от окружающих условий. Но экологических идей как таковых еще нет. Есть только их предпосылка.

|  |  |
| --- | --- |
| http://www.botsad.ru/images3/fif2_5.jpgАлександр Гумбольдт - великий немецкий ученый, заложивший основы биогеографии. Его заслуги перед экологией очень велики | **Четвертый этап ознаменовал начало в становлении экологии.** Он связан с крупными ботанико-географическими иссле-дованиями, способствовавшими дальнейшему развитию экологического мышления. В начале XIX в. выделяются в самостоятельные отрасли экология растений и экология животных. Ученые этого времени анализировали закономерности организмов и среды, взаимоотно-шения между организмами, приспособляе-мость и приспособенность. Огромную роль в развитии экологических идей сыграл немецкий ученый **А. Гумбольдт** (1769-1859), заложивший основы биогеографии. В книге «Идеи географии растений» (1807) он ввел ряд научных понятий, которые используются экологами и сегодня (экобиоморфа растений, ассоциация видов, формация растительности и др.). Появились работы, в которых авторы понимают среду обитания, как совокупность действующих экологических факторов. В 1832 г. **О. Декандоль** обосновал необходимость выделения новой отрасли наук "Эпирреалогии". Он писал: "…Растения не выбирают условия среды, они их выдерживают или умирают. Каждый вид, живущий в определенной местности, при известных условиях представляет как бы физиологический опыт, демонстрирующий нам способ воздействия теплоты, света, влажности и столь разнообразных модификаций этих факторов…".     |

**Пятый этап – становление эволюционной экологии.** Профессор Московского университета **Карл Францов Рулье** (1814-1858) четко сформулировал мысль о том, что развитие органического мира обусловлено воздействием изменяющейся внешней среды: "…Ни одно органическое существо не живет само по себе; каждое вызывается к жизни и живет только постольку, поскольку находится во взаимодействии с относительно внешним для него миром. Это закон общения или двойственности жизненных начал, показывающий, что каждое существо получает возможность к жизни частию от себя, а частию из внешности…". Считается, что К.Ф. Рулье в своих трудах (160 работ) заложил основы экологии животных, поставил проблемы адаптации, миграции, изменчивости, ввел понятие "стация". Он ближе всех подошел к эволюционной теории Дарвина, но прожил всего 44 года... Его идеи развил ученик **Н.А. Северцев** (1827-1885), опубликовавший в 1855 г. работу «Периодические явления в жизни зверей, птиц и гадов Воронежской губернии». Значимость этой магистерской диссертации Н.А. Северцева для науки можно оценить тем, что через 100 лет в 1950 г. эта работа была переиздана, и она не утратила своего значения и сегодня. Важнейшей вехой в развитии экологических представлений о природе явился выход знаменитой книги **Ч. Дарвина** (1809-1882) о происхождении видов путем естественного отбора, жесткой конкуренции.

Это великое открытие в биологии явилось мощным толчком для развития экологических идей. У Дарвина было много последователей. Один из них – немецкий зоолог **Эрнст Геккель** (1834-1919). "Я докажу! " – девиз Э. Геккеля. В 8 лет прочитал Робинзона Крузо, долго грезил дикарями, приключениями. Пробивной, мечтавший и добившийся мировой славы, он добился открытия филогенетического фак-та в Йенском университете, много лет успешно изучал радиолярии, прекрасно рисовал, но мог делать выводы, не подкрепленные фактами и потому ошибочные. Им было придумано много разных терминов для классификации отделов наук; много лет он искал одноклеточный организм, давший начало всему живому; искал общий закон, который бы объяснил все явления. Вскоре после выхода в свет учения Ч. Дарвина – в 1866 г. он предложил термин для новой науки – **«экология»,** который впоследствии получил всеобщее признание. Именно 1866 г. следует считать годом рождения экологии. В конце XIX она представляла собой науку об адаптации организмов к климатическим условиям, но лишь через 100 лет превратилась в целое мировоззрение – общую экологию. В 1895 г. датский ученый **Е. Варминг** (1841-1924) ввел термин «экология» в ботанику для обозначения самостоятельной научной дисциплины – экологии растений.

Таким образом, общим для периода наивной экологии, продолжавшегося с начала развития цивилизации до 1986 г., является накопление и описание колоссального фактического материала и отсутствие системного подхода в его анализе.

### 2. Период факториальной экологии – с середины 19 в. до середины 20 в. (6 этап)

**Шестой этап.** Теория Ч. Дарвина дала большой толчок развитию аутэкологического направления – изучение естественной совокупности видов, непрерывно перестраивающихся применительно к изменению условий среды, со второй половины середины XIX и до середины XX века было господствующим.

Одновременно стали проводиться исследования по надорганизменным биологическим системам. Этому способствовало формирование концепции биоценозов, как многовидовых сообществ. В 1877 г. немецкий гидробиолог **К. Мебиус** (1825-1908) на основе изучения устричных банок в Северном море разработал учение о биоценозе, как сообществе организмов, которые через среду обитания теснейшим образом связаны друг с другом. Именно его труд "Устрицы и устричное хозяйство" положил начало биоценологическим – экосистемным, исследованиям и в дальнейшем обогатилось методами учета количественных соотношений организмов. Термин "биоценоз" широко используется современными учеными. Учение о растительных сообществах, благодаря **С.И. Коржинскому** (1861-1900) и **И.К. Пачоскому** (1864-1942) выделилось в фитосоциологию, или фитоценологию, позднее в геоботанику. Исключительно велики заслуги **В.В. Докучаева** (1846-1903). Он создал учение о природных зонах и учение о почве, как особом биокосном теле (системе). Показал, что почва - это неотъемлемый компонент практически всех экосистем суши нашей планеты. Теоретические разработки В.В. Докучаева ("Учение о зонах природы") положили начало развитию геоботаники и ландшафтной экологии. Идея В.В. Докучаева о необходимости изучения не отдельных компонентов биоценозов, а связей, существующих между телами, явлениями и средой (водой, землей), между мертвой и живой природой, между растениями, животными и минеральным "царством", т.е. закономерностей функционирования природных комплексов, получила развитие в "Учении о лесе" **Георгия Федоровича Морозова** (1867-1920). Г.Ф. Морозов дал первое научное определение леса, как географического фактора – глобального аккумулятора солнечной энергии, влияющего на климат, почвы, на уровень кислородного и углеродного баланса планеты и регионов.

Особенно широко исследования надорганизменного уровня стали развиваться с начала XX века. Повсеместно стали создаваться разные научные общества и школы: ботаников, фитоценологов, гидробиологов, зоологов, и т.д., выпускаться журналы. 1916 г. – Ф. Клементс показал адаптивность биоценозов и адаптивный смысл этого, 1925 г. – А. Тинеманн ввел понятие "продукция", 1927 г. – Ч. Элтон выделил своеобразие биоценотических процессов, ввел понятие экологическая ниша, сформулировал правило экологических пирамид. К 30-ым годам XX столетия были созданы разные классификации растительности на основе морфологических, эколого-морфологических и динамических характеристик фитоценозов (**К. Раункиер** – Дания, Г. **Ди Рюе** – Швеция, **И. Браун-Бланке** – Швейцария); изучались структура, продуктивность сообществ, получены представления об экологических индикаторах (В.В. Алехин, Б.А. Келлер, А.П. Шенников).

|  |  |
| --- | --- |
| http://www.botsad.ru/images3/fif2_6.jpgЛеонтий Григорьевич Раменский - великий русский геоботаник, сформулировавший закон эеологической индивидуальности видов и создавший теорию экологического континуум | В учебнике по экологии Ч. Элтона впервые отчетливо выделено направление популяционной экологии. Большой вклад в эту область внесли **Е.Н. Синская** (экологический и географический полиморфизм видов растений), **И.Г. Серебряков** (новая классификация жизнен-ных форм растений), **Л.Г. Раменский** (закон индивидуальности видов и теория экологи-ческого континуума экологической), **М.С. Гиляров** (почва – переходная среда в завоева-нии членистоногими суши), **С.С. Шварц** (эволюционная экология  палеэкология), и др. В 1926 г. была опубликована книга В.И. Вернадского "Биосфера" в которой впервые показана планетарная роль биосферы, как совокупности всех видов живых организмов. В 30-40-е годы составлены новые по экологии животных (К. Фредерикс – 1930 г., Ф. Болденгеймер – 1938). В это же время вышло много монографий и учебных пособий по географии растений, экологии животных и растений.  |

### 3. Период синэкологических исследований – с 1936 г. до наших дней

|  |  |  |
| --- | --- | --- |
| http://www.botsad.ru/images3/fif2_8.jpgАнглийский геоботаник Тенсли - один из создателей науки об экосистемах | **Седьмой этап** отражает новый подход к исследованиям природных систем – в основу его положено изучение процессов материально-энергетического об-мена, формирование общей экологии, как самостоятельной науки. **Г. Гаузе** в начале 40-х годов прошлого столетия провозгласил прин-цип конкурентного исключения, указав на важность трофических связей, как основного пути для потоков энергии через природные системы. Вслед за Гаузе, в 1935 г. английский ботаник **А. Тенсли** ввел понятие экосистемы, и этот год принято считать годом рождения общей экологии как науки, объектом которой являются не только отдель-ные виды и популяции видов, но и экосистемы, в которых биоценозы рассматриваются с биотопами, как единое целое.   | http://www.botsad.ru/images3/fif2_7.jpgВладимир Николаевич Сукачев один из создателей учения о биогеоценозах (экосистемах) |

В общей экологии с этого времени четко выделились два направления – аутэкология и синэкология. В фитоценологии всеобщее признание получила парадигма дискретности растительного покрова, что объясняется стремлением к классификационным работам.

Почти одновременно с А.Тенсли, **В.Н. Сукачев** в 1942 г., следуя Г.Ф. Морозову, разработал систему понятий о лесном биогеоценозе, как о природной системе, однородной по всем параметрам (растительному покрову, миру животных и микроорганизмов, по поверхностной горной породе, гидрологическим, почвенным, микроклиматическим условиям, по типу взаимодействий, обмена веществом и энергией между его компонентами и между ними и другими явлениями природы).

Биогеоценоз В.Н. Сукачева – практически полный аналог экосистемы А. Тенсли. Главное в его понятии – общая идея о единстве живой и неживой природы, общности круговорота веществ и превращениях энергии, которые можно выразить через объективные количественные характеристики. В том же 1942 г. американским ученым **Р. Линдеманном** были изложены основные методы расчета энергетического баланса экологических систем. С этого времени экосистемные исследования являются одними из основных направлений в экологии, а количественные определения функций экосистем и их компонентов (запасы и фракционная структура растительной массы, пулы углерода и др. химических элементов, параметры трофических цепей, и др.) являются одним из основных методов, дающими возможность прогнозировать и моделировать биологические процессы. Последнее, в свою очередь, вылилось в теоретическую, или количественную, экологию, которая становится все более востребованной (изучение динамики экосистем, их продуктивности, моделирование экологических процессов исключительно важны для экологических прогнозов, разработки природоохранных мер, профилактики эпидемических ситуаций и пр.). Работа по международным экологическим программам МАБ и ЧиБ (Человек и биосфера).

**Восьмой этап**. В современной биосфере одним из наиболее значимых факторов, определяющих ее состояние, стала деятельность человека. Возникающие в связи с этим проблемы выходят за рамки экологии как биологической науки, приобретают направленный социальный и политический характер (движения "зеленых", борьба за охрану природы, постановка экологических вопросов в повестки дня политических организаций, и пр.). Решение их должно включать все естественные науки вкупе с хозяйственно-экономическими, социальными, политическими аспектами, что входит в задачи социальной экологии, в которой особое положение занимает экология человека (медико-биологический и социальный подходы).

Крупный российский ученый-теоретик, наш современник **Н.Ф. Реймерс** (1931-1993) общую экологию представил, как вершину естествознания – мегаэкологию, вокруг которой концентрируются другие научные дисциплины, связанные с актуальными проблемами цивилизации и угрозой экологического кризиса. Другой российский ученый – **Н.Н. Моисеев** (1917-2000), специалист в области системного анализа, моделирования и прогнозирования, математик с мировым именем считает, что дальнейшее развитие цивилизации должно происходить через коэвалюцию (совместную эволюцию) человеческого общества и биосферы – к ноосфере.

Особую и важнейшую роль в становлении и развитии экологии сыграл **Владимир Иванович Вернадский** – создатель учения о биосфере, намного опередивший свое время. Открытие биосферы В.И. Вернадским в начале ХХ столетия принадлежит к величайшим научным открытиям человечества, соизмеримым с теорией видообразования, законом сохранения энергии, общей теорией относительности, открытием наследственного кода у живых организмов и теорией расширяющейся Вселенной. В.И. Вернадский доказал, что жизнь на земле - явление планетарное и космическое, что биосфера - это хорошо отрегулированная за много сотен миллионов лет эволюции общепланетарная вещественно-энергетическая (биогеохимическая) система, обеспечивающая биологический круговорот химических элементов и эволюцию всех живых организмов, включая и человека. Не только составом атмосферы и гидросферы обязаны мы работе биосферы, но и сама земная кора – это продукт биосферы.

Может показаться странным утверждение о том, что В.И. Вернадский открыл биосферу. Что ее открывать? Это не микроб какой-то. Биосфера огромна, и с ней постоянно имеет дело каждый из нас. Мы живем, мы постоянно обитаем в ней. Да, мы обитаем в ней, но очень мало задумываемся о том, что этот наш хрупкий дом уникален во Вселенной, что механизмы, его поддерживающие, очень тонкие, и могут легко сломаться не только от падения большого метеорита на Землю, но и от нашего неразумного поведения.

«Спички детям не игрушка», - говорят родители и прячут подальше спички от детей, чтобы они не сделали пожар и не сожгли дом, а вместе с домом и самих себя. Современное человечество в биосфере очень напоминает этих глупеньких шаловливых детей, которым в руки попали «спички» - мощные механизмы, прогрессивные технологии. Спрятать бы подальше от шалунов эти «спички», - да некому этого сделать. Нет родителей дома, дети предоставлены самим себе.

|  |  |  |
| --- | --- | --- |
| http://www.botsad.ru/images3/fif2_9.jpgВиктор Борисович Сочава - российский геоботаник, внесший большой вклад в развитие экологии и биогеографии  | Кроме уже упомянутых выше имен, становление экологии в первой половине и в середине ХХ века в России было связано с именами: Б.Г. Иоганзена, Г.А. Викторова, В.Н. Беклемишева, П.Д. Ярошенко, В.Г. Карпова, Г.И. Поплавской, Т.А. Работнова, Т.К. Горышиной, В.Д. Александровой, Б.А. Тихомирова, В.И. Василевича, Л.Е. Родина, Е.М. Лавренко, В.Б. Сочавы и др. Из зарубеж-ных ученых ХХ столетия следует выделить следующих: А. Пирса, В. Шелфорда, В. Мак-Дуголла, Ю. Одума, Э. Пианку, Р. Риклефса, Ф. Рамаду и др. Многие из перечисленных исследователей являются авторами моногра-фий, учебников и учебных пособий.Здесь мы поместили портреты далеко не всех ученых, внесших большой вклад в создание и развитие науки экологии. Но вглядитесь внимательно в их лица, и вы убедитесь в том, насколько проницателен их взгляд. Они уже ушли в мир иной, а их гениальными прозрениями мы пользуемся сегодня, наши дети и внуки будут пользоваться завтра. | http://www.botsad.ru/images3/fif2_10.jpgЕвгений Михайлович Лавренко - российский геоботаник, внесший большой вклад в развитие геоботанической картографии и теорию степных экосистем  |

Нелегким был путь этих людей на Земле. Всякому, кто приносит новое и непонятное, в нашем обществе уготованы тернии. Редко, кто из этих мыслителей при жизни заслужил положенные ему лавры. Слава к ним пришла либо в конце жизни, либо после смерти. Но что им слава... Ведь они первыми проникли в неведомое, первыми увидели и поняли то, что до них не видел и не понимал никто. Все они по-настоящему были счастливыми людьми.

На занятиях и в дальнейшей своей жизни вы еще познакомитесь с работами многих из них и расскажите о них своим ученикам.

**Таким образом, мы выделили восемь этапов в становлении и развитии экологии:**

Первый этап – отражает примитивные знания, накапливаемые людьми, в т.ч. первобытными, в процессе тесного общения с природой и ведения натурального хозяйства. Начался за много веков до новой эры и завершился в первые века до новой веры.

Второй этап – накопление фактического материала, но уже античными учеными, средневековый застой. Период: I-III век до н.э. – XIV век н.э.

Третий этап – продолжение сбора и первые попытки систематизация колоссального фактического материала, накопленного с началом великих географических открытий и колонизацией новых стран – в эпоху Возрождения. Период: с IV по XVIII век включительно.

Четвертый этап – связан с крупными ботанико-географическими открытиями, способствовавшими дальнейшему развитию экологического мышления; предпосылка экологических идей; выделены экология растений и экология животных. Период: конец XVIII – начало XIX века.

Пятый этап – становление эволюционной экологии, углубление экологических исследований, начало изучения взаимосвязей. Период: с начала XIX века до второй половины (1866 г.) XIX века

Шестой этап – определение понятия "экология", доминирование исследований аутэкологического направления – изучение естественной совокупности видов, непрерывно перестраивающихся применительно к изменению факторов среды, т.е. факториальной аутэкологии. М.С. Гиляров называл этот этап временем факториального редукционизма. Период: со второй половины (1866 г.) XIX до середины (1936 г.) XX века.

Седьмой этап отражает новый – системный, подход к исследованиям природных систем, формирование общей экологии, как самостоятельной фундаментальной биологической науки, доминирование синэкологического направления – изучение процессов материально-энергетического обмена, развитие количественных методов и математического моделирования. Период: 40-70 гг. XX века. Специфика этого этапа – мнение о примате конкурентных отношений в биоценозах и принижение значимости эволюционных факторов, господство парадигмы дискретности.

Восьмой этап – "экологизация" науки; становление экологических наук, учитывающих деятельность Человека, т.е. социальной и политической направленности. Возрастание интереса к изучению популяций (демэкология), динамики формирования биогеоценозов в связи с антропогенными нарушениями. Большое внимание уделяется стационарным исследованиям. Основная методология – системный анализ. Одно из главных направлений – длительный экологический мониторинг разных уровней (наземный, региональный, глобальный и пр.). Период: с 80-х годов XX века по настоящее время. Специфика – отказ от примата конкурентных взаимоотношений в ценозе; в фитоценологии смена парадигмы дискретности на парадигму континуальности; развитие методов и теории экологического мониторинга.В последнее десятилетие произошло объединение ряда тенденций последних периодов. Учеными признается как континуальность, так и дискретность растительного покрова – в природе есть и то и это, формируется новая парадигма – биологического разнообразия.

### 4. Причины отставания общей экологии от других наук

Обобщая вышесказанное, следует отметить, что развитие общей экологии задержалось и в XX веке. Как отмечают Н.Ф. Реймерс, А.С. Степановских, экология отстала от таких наук, как эмбриология, физиология, генетика на несколько десятилетий.

**Причины отставания:**

Недооценка потребности в открытии общих законов развития живого вещества; изучение взаимоотношений организмов друг с другом и со средой должно идти с учетом огромного разнообразия животного и растительного мира и их взаимозависимости. Многие направления экологии находятся на аналитической стадии.

Между науками, а, следовательно, и между учеными, существуют жесткие искусственные, в том числе психологические барьеры. Узкому специалисту удобнее и привычнее рассматривать "свои" предметы и явления вне существующих между ними взаимосвязей. Как сказал небезызвестный Козьма Прутков: «Узкий специалист подобен флюсу»! Но для всестороннего выявления особенностей экосистем необходимо изучение их коллективами разных специалистов. В первую очередь такие барьеры возведены между биологическими и небиологическими науками (социология, политика, экономика).

Отсутствие реальных перспектив развития общей экологии, существовавшее вплоть до середины прошлого столетия. Недопонимание того, что методы общей экологии отличаются от методов, используемых в смежных науках (так, нельзя в экосистеме измерять физиологические параметры в одном месте, невозможно выделив один фактор в природе, устранить измеряемой характеристикой проявление остальных) и что нельзя лабораторные методы переносить на природу.

Лишь в конце XX произошло осознание того, что деятельность человека часто не только наносит вред окружающей среде, но и угрожает самому существованию человечества. При этом в изменении структуры и динамики экосистем резко возросла роль случайных факторов, нередко приводящих к катастрофам с многочисленными человеческими жертвами. Человечество лишь в последние десятилетия начало всерьез осознавать важность для себя экологических проблем. Ведь вопрос стоит однозначно - быть или не быть на Земле технократической цивилизации. Этим и объясняется повальная экологизация, как самой науки, так и других направлений человеческой деятельности, экологизация всевозможных производств, связанных с потреблением природных ресурсов.

#  Лекция 3. МЕТОДЫ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ. БОТАНИЧЕСКИЙ МОНИТОРИНГ

## Москалюк Т.А.

Список литературы

Степановских А.С. Общая экология: Учебник для вузов. М.: ЮНИТИ, 2001. 510 с.

Радкевич В.А. Экология. Минск: Вышэйшая школа, 1998. 159 с.

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества / Пер. с англ. М.: Мир, 1989. В 2-х томах.

Программа и методика биогеоценологических исследований. М.: Наука, 1974. С.14-23.

Сукачев В.Н., Зонн С.В. Методические указания к изучению типов леса. М.: Изд-во АН СССР, 1961. С.1-104.

Молчанов А.А., Смирнов В.В. Методика изучения прироста древесных растений. М.: Наука, 1967, 95 с.

Уткин А.И. Изучение лесных биогеоценозов // Программа и методика биогеоценологических исследований. М.: Наука, 1974. С. 281-317.

Крылов А.Г. Жизненные формы лесных фитоценозов. Л.: Наука, 1984. 184 с.

Галанин А.В. [Лекции по экологии.](http://www.botsad.ru/p_papers2.htm)

Методологические подходы

Методы экологических исследований

Изучение фитоценозов

Изучение зооценозов

Ботанический мониторинг. Состояние проблемы, основные понятия и элементы теории

### 1. Методологические подходы

Поскольку популяции и экосистемы сложены множеством организмов, поскольку на каждый организм и на их совокупности, будь то отдельная группировка, популяция или ценоз, действуют не один, а сразу несколько экологических факторов и к тому на протяжении разных отрезков времени, постольку и связи, и свойства перечисленных объектов оказываются многочисленными и разнообразными. Поэтому методологией, главным принципом всех экологических исследований является системный подход, учитывающий как особенности самих объектов исследований, так и факторов эти особенности определяющие.

В зависимости от того, что является объектом, и какова цель исследований используются разные подходы: популяционный (популяция – совокупность особей одного вида), экосистемный, эволюционный и исторический.

**Популяционный подход** предусматривает изучение размещения в пространстве, особенности поведения и миграции (у животных), процессов размножения (у животных) и возобновления (у растений), физиологических, биохимических, продукционных и других процессов, зависимости всех показателей от биотических и абиотических факторов. Исследования проводятся с учетом структуры и динамики (сезонной, онтогенетической, антропогенной) популяций, численности ее организмов. Популяционный подход обеспечивает теоретическую базу для прогнозирования рождаемости (в растит. сообществе – возобновления), выживания (динамики жизненного состояния) и смертности (распада, гибели). Он позволяет прогнозировать вспышки вредителей в лесном и сельском хозяйстве, позволяет выявить критическую численность вида, необходимую для его выживания.

**Экосистемный подход** выдвигает на первый план общность структурно-функциональной организации всех экосистем, независимо от от состава сообществ, среды и места их обитания. Основное внимание при этом подходе уделяется изучению потока энергии и циклам круговорота веществ в экосистемах, установлению функциональных связей между биологической составляющей и окружающей средой, т.е. между биотическими факторами и абиотическими. Экосистемный подход предусматривает всестороннее изучение всех популяций живых организмов сообщества (растения, микроорганизмы, животные) с учетом влияния на них ограничивающих факторов (эдафические, топографические, климатические). При этом подходе пристальное внимание уделяется анализу местообитаний, так как параметры факторов среды: физико-химические свойства почв, теплообеспеченность, влажность, освещенность, скорость ветра, и др., легко измеряются и поддаются классификации.

В качестве примера успешности экосистемного подхода к изучению биосферы можно привести итоги работы ученых из разных стран, работавших с 1964 по 1980 гг. по Международной биологической программе (МБП). Конечной целью МБП было выявление запасов и законов воспроизводства органического вещества, его качественного (фракционного) состава по всем природным зонам и в целом на планете, с тем, чтобы предотвратить возможные нарушения биологического равновесия в глобальном масштабе. Благодаря выполнению данной программы была решена актуальнейшая задача – выяснить максимально возможные нормы изъятия биомассы для нужд человечества.

**Эволюционный и исторический подходы** позволяют рассматривать изменения экосистем и их компонентов во времени. Эволюционный подход дает возможность понять основные закономерности, которые действовали в экосфере до того, как антропогенный фактор стал одним из определяющих. Он позволяет реконструировать экосистемы прошлого, принимая во внимание палеонтологические данные (анализ пыльцы, ископаемые остатки). В основе исторического подхода лежат изменения, обусловленные развитием цивилизации (от неолита до настоящего времени) и производствами, созданными человеком. К этим изменения относятся изменения климата, целенаправленное и случайное расселение человеком растений и животных.

Каждый из вышеуказанных подходов требует применения своих методов, специально разработанных с учетом состава объектов, условий местообитаний и поставленных задач.

### 2. Методы исследований

В экологии часто используются методы, применяемые в других науках, как в биологических (биогеохимия, анатомия, физиология, и др.), так и небиологических (физика, химия, геодезия, метеорология и др.). Но для выявления специфики экологических закономерностей существуют исключительно собственные – экологические методы. Они делятся на полевые, лабораторные, экспериментальные, количественные (математическое моделирование) методы.

**Полевые методы** имеют первостепенное значение. Они предполагают изучение популяций и сообществ в естественной среде (в природе) и позволяют установить воздействие на объект комплекса факторов, изучить общую картину развития и жизнедеятельности изучаемого объекта.

В качестве примера можно привести леса на склонах разных экспозиций, на разных почвах, на разных географических широтах. Или водные экосистемы на разной глубине в одном и том же море, на одной глубине в южных и северных морях. Все они, несмотря на различия, развиваются по одним и тем же законам, под влиянием комплекса факторов, но значения этих факторов разные и зависят от местоположения объекта исследований.

Однако в полевых исследованиях очень сложно выявить роль одного фактора, как биотического (конкуренции, аллелопатии, плодородия почв), так и абиотического (тепло, влаги, света, засоления, кислотности почв), тем более, что все факторы функционально связаны друг с другом.

Известно, что нередко ограничение одного из них сопряжено с изменением другого. Так, холодность почв с многолетней мерзлотой способствует их переувлажнению и, как следствие, анаэробиозису. В результате резко ухудшаются условия усвоения корнями растений элементов питания. В Приморье, как правило, высокая инсоляция южных склонов сопровождается высокой сухостью субстрата и формированием ксерофитных криволесий.

Исследовать роль конкретного фактора можно при постановке эксперимента в полевых или лабораторных условиях.

**Экспериментальные методы** отличаются от полевых тем, что организмы искусственно ставятся в условия, при которых можно дозировать размер изучаемого фактора, следовательно, можно точнее, чем при обычном наблюдении, оценить его влияние. При этом выводы, полученные в лаборатории, требуют обязательной проверки в полевых условиях.

В качестве примеров экологических экспериментов можно привести исследования функций лесозащитных полос, изучение осветления насаждений, влияния разных доз удобрений, вносимых под сельскохозяйственные культуры и т.д. Широко известен метод изучения конкурентных взаимоотношений деревьев в лесу путем ограничения определенной площади (площади питания).

Большое значение при проведении экологических исследований имеют химические и физиологические методы, т.к. они позволяют выявить роль разных компонентов экосистем, и в первую очередь, самого главного – фитоценоза, в аккумуляции и превращении вещества и энергии. Химические методы позволяют установить особенности накопления химических элементов в растениях и в целом в сообществах, особенности круговорота питания. С помощью физиологических методов можно в полевых условиях проследить физиологические процессы (фотосинтез и транспирация).

Так как все биосистемы обладают способностью к саморегуляции, т.е. к восстановлению экологического равновесия, а законы их развития имеют причинно-следственную связь, то в экологических исследованиях широкое распространение получили математические методы (математическая статистика, методы теории информации и кибернетики, теории чисел, дифференциальные и интегральные исчисления и др.) и на основе этих методов – моделирование. Моделирование биологических явлений, т.е. воспроизведение в искусственных системах процессов свойственных живой природе, получило широкое распространение в современной экологии.

Модели подразделяются на реальные (аналоговые) и знаковые.

Примеры аналоговых моделей – аппараты искусственного кровообращения, искусственная почка, протезы рук, управляемые биотоками. Аквариумы и океанариумы модели разных водоемов, теплицы – модели экосистем соответствующих природных зон.

Знаковые модели представляют собой отображение оригинала с помощью математических выражений или подробного описания и, в свою очередь, делятся на концептуальные и математические. Первые могут быть представлены текстом, схемами, научными таблицами, графиками и т.д., а вторые – формулами, уравнениями. Математические модели, особенно при наличии количественных характеристик, являются более эффективным методом изучения экосистем. Математические символы позволяют сжато описать сложные экосистемы, а уравнения дают возможность формально выразить взаимодействия различных компонентов экосистем.

Пример простейшего дифференциального уравнения, описывающего рост популяции какого-либо вида на какой-нибудь стадии ее развития (Радкевич, 1997):

dx/dt=rx,

где x – плотность популяции в момент времени t, r – скорость роста в период времени, соответствующий rt. Решением этого уравнения является функция

x=x0ert

Процесс перевода физических или биологических представлений о любой экосистеме в математические формулы и операции над ними называются **системным анализом.** В современной экологии реальные и знаковые модели используются параллельно, дополняя друг друга. При отсутствии реальных моделей математический подход получается отвлеченным, а при исключении математического подхода бывает трудно уловить смысл реальной модели.

**Экологический мониторинг** – один из главных методов изучения динамики экосистем (биогеоценозов), происходящей под воздействием естественных и антропогенных факторов. Под мониторингом понимается специальное длительное слежение за состоянием одних и тех же экосистем. Подобные исследования сопряжены с большими время- и трудозатратами, так как предусматривают детальное описание и изучение всех компонентов, составляющих биогеоценоз, и потому возможны лишь при организации стационарных работ с закладкой как временных, так и постоянных пробных площадей. Мониторинг растительного покрова должен проводиться на разных уровнях в соответствии с хорологической (пространственной) дифференциацией биосферных систем. С помощью одной пробной площади размером 1 га проводить мониторинг растительного покрова невозможно. Для равнинного геоботанического района (заповедника) необходимо заложить не менее 10-12 постоянных пробных площадей размером 1 га, а для горного района - не менее 30-40. Именно к такому выводу пришло большинство исследователей, работавших в разных регионах северной Евразии.

К сожалению, изучение процессов, а именно изучение трансформации сложных многокомпонентных систем, какими являются экосистемы и растительные сообщества – это следующий этап развития экологии. Пока что наибольшее развитие получил мониторинг растительного покрова (ботанический), но и он еще находится в начальной стадии.

### 3. Изучение фитоценозов

Во время летних практик очень важно, чтобы ученики получили объективное представление о природе своей малой родины, своего края, научились распознавать растения и понимать хотя бы самые общие процессы, которые происходят в сообществах. Поэтому желательно вместе с ними наблюдать и изучать природные явления, а для этого учителю необходимо самому овладеть хотя бы основными экологическими методами, знать, как и с чего следует начинать исследования.

Изучение растительного покрова – самая важная часть экологических исследований. По выражения В.М. Урусова, растения «не бегают по территории, как зайцы», их легко измерять, за ними легко наблюдать. Видовой состав, физиономический облик, структура, жизненное состояние растений и продуктивность растительных сообществ отражают все особенности условий обитания (климат, почвы, положение в рельефе), историю развития и связи между элементами сообщества, как в пространстве, так и во времени. С изучения растительности и начинается изучение экосистем.

Основной классификационной единицей растительного покрова служит ассоциация. Нет на земле двух совершенно одинаковых растительных сообществ, или фитоценозов, которые были бы идентичны, но многие из них настолько похожи между собой, чтобы без колебаний могут быть отнесены к одному типу фитоценоза или одной ассоциации. Согласно определению, разработанному отечественными геоботаниками во главе с В.Н. Сукачевым, ассоциация представляет собой совокупность однородных фитоценозов с одинаковой структурой, одинаковым составом и жизненными формами растений, со сходными взаимоотношениями организмов как друг с другом, так и со средой. Сходные ассоциации (лиственничник разнотравно-вейниковый, Л. хвощово-разнотравный и т.д.) составляются в группы (лиственничники травяные), сходные группы – в формации (лиственничная), последние – в группы формаций (горные лиственничники, долинные лиственничники), затем следуют классы формаций (хвойных лесов) и типы растительности (лесной).

Для получения объективных характеристик и количественных показателей ассоциации в ее самых типичных фитоценозах закладывают пробные площади и на них определяются все характеристики. Поэтому закладке пробных площадей предшествует очень тщательный выбор участков на основе обстоятельного изучения материалов лесоустройства и маршрутного обследования районов исследований.

Минимальный ареал ассоциации – это минимальный размер площади, на которой выявляются все виды (константы) ассоциации; минимальная площадь выявления та, на которой выявляются все особенности изучаемого сообщества. Исходя из этих условий и устанавливается размер пробных площадей.

При закладке пробных площадей обычно соблюдается второе условие, чтобы число особей эдификаторных ценопопуляций на них составляло не менее 200 экземпляров и были представлены все виды растений и все структурные элементы ценоза. Минимальный размер пробных площадей в лесу – 50х50 м2, максимальный – 50-100 м2. Для травяных сообществ размер пробных площадей меньше, чем для лесных (до 100 м2). Для пробных площадей детально описываются местоположение, состояние окружающих территорий, выявляется видовой состав, дается характеристика каждой ценопопуляции, отмечается ее фенологическая фаза. Обязательно изучаются вертикальная и горизонтальная структура сообщества.

Пробные площади могут быть временными и постоянными. На временных пробных площадях проводятся разовые учетные работы и не столь детально, как на постоянных пробных площадях (ППП). Именно последние служат для многолетнего изучения разных процессов и закономерностей развития растительности, т. е. для мониторинговых исследований. Желательно чтобы ППП были заложены во всех редких и в девственных сообществах каждой природной зоны.

При детальном изучении пространственной структуры ППП в натуре разбиваются на квадраты 10х10 м2. На каждом из них выполняется сплошной перечет древостоя и крупного подроста с указанием жизненного состояния особей. Впоследствии выбираются квадраты, наиболее отражающие строй того или иного структурного элемента (парцеллы – в трактовке Н.В. Дылиса, 1974) и по их данным рассчитываются показатели: таксационные – для древостоя (средние диаметр и высота, сумма площадей сечения стволов, разряды высот, запас древесины, относительная полнота, классы бонитета и товарности) и биометрические – для подлесочного яруса.

**Древостой.** На временных пробных площадях жизненное состояние растений и особенности ярусов (древостоя, подроста, кустарников, трав), описываются глазомерно; замеры диаметров (перечет) у деревьев ведутся с точностью до 4 см, высоты измеряются у 20-30 деревьев. На постоянных пробных площадях каждому дереву присваивается порядковый номер и у диаметр измеряется с точностью до 0,1 см, указывается категория, отражающая жизненное и качественное состояние дерева.

Например, по следующей шкале:

I А – господствуют в первом ярусе, лучшие по развитию, с прямыми ровными, хорошо очищенными от сучьев стволами;

I Б – растут в первом ярусе, хорошего развития, здоровые, но могут иметь незначительные изъяны ствола;

II А – растут в первом и втором ярусах, здоровые, но отстают в росте или, в силу своей молодости, еще не вышли в класс господствующих;

II Б – здоровые, с сильно развитыми кронами, суковатыми стволами;

III А – перестойные, но без признаков усыхания; самые большие;

III Б – фаутные, сомнительной жизнеспособности, усыхающие.

Для более полной информации о развитии древостоя проводится анализ хода роста модельных деревьев главной породы, определяется возраст.

**Подрост** выше 2 м на пробных площадях учитывается полностью. Он разбивается по группам высот с градацией 0,25 или 0,5 м. Одновременно с перечетом указываются порода и жизненное состояние растущих особей.

очень хорошей жизненности – деревце густооблиствено (густоохвоено), прирост в высоту максимальный для данной группы высот, стволик без изъянов, кора гладкая;

жизнеспособный (благонадежный) – деревце здоровое, нормально развито, но могут быть небольшие изъяны у стволика: смены вершинок, кривизна; прирост побегов снижен, кора гладкая;

сомнительной жизненности – деревце сильно угнетено, прирост по высоте очень слабый или отсутствует, кроны редкие, нередко состоят из 1-2 ветвей; много сухих побегов, частые смены вершинок, кора шершавая;

нежизнеспособный (неблагонадежный) – прироста текущего года нет, живые ветви единичны, вершинки усохшие, кора шершавая, отслаивается.

Для всех пород отбираются модельные деревца – по одному для каждой группы высот. У них определяются возраст и приросты в высоту по годам за последние пять лет, измеряются диаметры стволика на уровне шейки корня и на высоте 1,3 м, высота стволика и диаметр кроны.

Для подлеска (кустарников) определяются видовой состав, состояние и сомкнутость ценопопуляции каждого вида. Он разделяется на редкий (сомкнутость <0,3), средней густоты (0,3-0,5) и густой (сомкнутость >0,5). Для определения биометрических показателей в выделенных градациях у 50 особей всех видов измерялись длина и диаметр побегов на уровне шейки корня. У кустарников подсчитывалось количество побегов в кусте и у всех побегов измерялись диаметр и длина побега.

**Подрост** ниже 0,25 м, всходы и самосев древесных и кустарниковых пород учитываются по площадкам 2х2 м. Учетные площадки закладываются на пробной площади равномерно по диагонали в верхнем правом (или левом) углу каждой 10-метровой клетки. На этих же площадках учитывается и возобновление лиан. Перечет самосева подроста и кустарников ведется по высоте с точностью до 5 см с указанием жизненности особей.

**Напочвенный покров** отличается большой неоднородностью структуры, особенно в северных лесах и редколесьях. Как фитоценоз может состоять из нескольких ярусов, так ярус напочвенного покрова – из нескольких подъярусов, образованных растениями разных жизненных форм: кустарничками, мхами, лишайниками, травами.

Травы, в свою очередь, можно разделить на группы: злаки и осоки, мелко- или низкотравье (высота до 15-20 см, разнотравье (травы средних размеров – до 50 см), крупнотравье (выше 50 см) и папоротники. Для каждой пробной площади составляется таблица со списком видов и показателями их численности отдельно для травяно-кустарничкового подъяруса и мохово-лишайникового подъяруса (покрова). Описание напочвенного покрова нередко выполняется одновременно с картированием микрогруппировок. Названия микрогруппировкам, как и всему ценозу, присваиваются по доминирующим видам и (или) группе видов со сходными экологией и жизненной формой. Например, "разнотравно-осоковая" означает, что в группировке высоко обилие смеси из разных трав среднего размера, но обилие осоки выше. Если проективное покрытие трав было ниже 60, но выше 40% – к названию добавлялось "разреженная", если ниже 40% – редкопокровная.

Показатели численности видов и их динамика являются основными в экологических исследованиях. Численность определяется визуально и инструментально, но чаще визуально. Всегда на учетной единице: площади (дм, м2, км2, га,), длины (м, км), объема (м3, 10 дм3), времени (час, сутки) и т.д.

### Основные показатели численности видов

Встречаемость (частота встречаемости, коэффициент встречаемости) – это относительное число выборок, в которых встречается вид. Если выборка состоит из 100 учетных площадок, а вид отмечен на 43, то и встречаемость равна 43%. При встречаемости 25%, вид встречается в каждой четвертой площадке учета и он случайный. Высокая встречаемость, если вид отмечен более, чем на 50% уч. пл. Обычно закладывается 50 уч. пл., но не менее 25.

**Обилие** – это количество особей вида на единице площади или объема. Наиболее часто используются шкалы обилия Друде и Хульта:

|  |  |
| --- | --- |
| **Шкала обилия Друде** | **Шкала обилия Хульта (балльная)** |
| soc – очень обильно, сплошь, пр. покр. более 90%  | 5 – очень обильно |
| cop1-3 – вид обилен, по величине обилия выделяются 3 степени пр. покр. соответственно: 30-40, 50-60 и 70-80% | 4 – обильно  |
| sp – вид обычен, но сплошного покрова не образует, пр. покр. 10-20%  | 3 – не обильно |
| sol – вид растет рассеянно, пр. покр. 3-5%  | 2 – мало |
| un – вид встречается один раз, пр. покр. <1%  | 1 – очень мало |

**Покрытие** – процент площади, покрываемой надземными частями растений. Процент площади, занятой основаниями растений – истинное покрытие, верхними частями – проективное. Проективное покрытие – обязательный показатель при изучении напочвенного покрова. При изучении древесно-кустарниковых ярусов синонимом пр. покр. служит сомкнутость –отношение площади проекций крон к площади занимаемого участка; в отличие от пр. покр. сомкнутость измеряется в долях от единицы. Истинное пр. покр. для древостоя – сумма площадей поперечного сечения стволов и полнота, определяется расчетным путем по данным перечета древостоя.

**Биомасса** – общие запасы органического вещества, накопленные к моменту учета. Выражаются в массе абсолютно-сухого, воздушно-сухого или сырого вещества. Биомасса растений – растительная масса, фитомасса; биомасса животных – зоомасса. Биомасса, ее фракционная структура, скорость накопления (продукция – прирост биомассы за определенный промежуток времени) являются важнейшими – интегральными, показателями жизнедеятельности организмов. Они дают возможность оценить роль каждого фактора и популяции в формировании биогеоценоза, оценить запасы биологических и пищевых ресурсов, сделать кратко- и долгосрочные прогнозы развития сообществ, предсказать пути их трансформации и разработать мероприятия по охране и рациональному использованию любого из ресурсов. Именно поэтому изучение биологической продуктивности и было положено в основу упомянутой выше Международной биологической программы (МБП).

При экологических исследованиях очень важна и хозяйственная оценка исследуемых территорий: запасы древесины, лекарственного сырья, пищевых и промысловых ресурсов.

В целом же часто необходимо сочетание всех перечисленных методов.

### 4. Изучение зооценозов

Цели и задачи экологических исследований фито- и зооценозов сходны – изучение водного и газового обмена, продуктивности, закономерностей биохимических (физиологических) процессов, темпов роста и размножения, др. показателей. Так же, как жизнь растений, жизнь животных зависит от абиотических факторов среды – тепла, влаги, света, состава воздуха и др. факторов. Но изучение животных имеет свои характерные особенности. Одна из самых характерных – изучение питания: состава и количества пищи в разное время года и разные периоды жизни животного. Большое внимание уделяется вопросам размножения (фенология размножения, половая и возрастная структура популяций, зависимость размножения от пищевых ресурсов и погодных условий) – этим определяется продолжение рода и сохранность популяции как вида. Изучение поведения животных позволяет изучить способность популяции приспосабливаться к изменению условий среды, с поведением связано состояние популяции, ее реакция на всевозможные "раздражители". Немаловажно изучение образа жизни и сезонных биоциклов для познания закономерностей миграции и размещения популяций. С этой целью проводятся радиомечение, кольцевание, маркировка краской, клеймение животных.

### 5. Ботанический мониторинг. Состояние проблемы, основные понятия и элементы теории

**Метод ботанического (экологического) мониторинга и метод трансформации пространственных рядов во временные – методы изучения динамики экосистем.**

Ботанический мониторинг следует рассматривать как основной метод изучения динамики растительного покрова, его флоры и растительности, но до сих пор основным методом изучения динамики растительного покрова является метод трансформации пространственных рядов растительного покрова во временные. В этом случае подбираются сообщества, нарушенные в разное время и находящиеся на разной стадии восстановления. Главное условие подбора объектов исследований – сходство местообитаний, а, следовательно, и типологическое сходство их ненарушенных сообществ. Подобранные сообщества в совокупности рассматриваются как возможный ряд последовательных смен, и он интерпретируется как временной ряд изменения растительного покрова в одном месте, т.е. на одной пробной площади.

а) **Почему широкое распространение получил метод трансформации пространственных рядов во временные, а не метод ботанического (экологического) мониторинга?** Дело в том, что в период становления ботаники, и геоботаники в том числе, преобладал описательный и классификационный этап развития. По сравнению с такими науками, как физика и химия, он несколько затянулся. На выделение объектов и явлений, их распознавание, детальное описание и классификацию в геоботанике ушло около 200 лет. Это неудивительно, так как ботаникам приходится иметь дело с таким разнообразием объектов, явлений и процессов, которое на несколько порядков выше, чем разнообразие в точных науках. Да и сегодня еще немало «белых» флористических и геоботанических пятен, требующих простейшей инвентаризации. Особенно в Сибири и на Дальнем Востоке, где описательно-классификационный этап в самом разгаре.

Однако назрела пора перехода ко второму этапу - изучению динамики флоры и растительности, так как нерешенность именно этих проблем тормозит развитие общей и прикладной экологии. Но поскольку многолетний мониторинг, как основной метод изучения динамики, требует длительного периода наблюдений, его в какой-то мере и заменяет "метод трансформации". Последний, несомненно, сходен с методом длительного мониторинга, но в отличие от него, позволяет изучить только демутационные (восстановительные) смены растительного покрова и не позволяет установить необратимые изменения фитоценозов нет тому свидетелей и свидетельств.

б) **Почему растительность, выводимая из равновесия периодическими изменениями климата, не может восстановиться полностью, т.е. до первоначального состояния?** Мониторинг растительных сообществ – это мониторинг одного из компонентов локальной экосистемы. Он должен учитывать хроноинтервал исследуемой экосистемы. Хроноинтервал – время, необходимое для возвращения данной экосистемы в равновесное состояние после отклонения от него.

Для большинства лесных экосистем ранга биогеоценоза хроноинтервал составляет 150-200 лет, для степных экосистем – 50-100 лет, для луговых – 20-30 лет. Но для экосистемы целого геоботанического района (элементарная биосферная система) хроноинтервал имеет размер 1500-2000 лет. Для биосферной системы еще более высокого ранга (физико-географической области) хроноинтервал составляет время порядка 10000-20000 лет. Считается, что хроноинтервал биосферы в целом – свыше 100000 лет (Миркин, 1985; Галанин, 1993, 2000).

Исследования последних 30-40 лет показали, что для изменений климата характерна цикличность. При этом существует не один, а несколько циклов с разными периодами, где короткие циклы накладываются на более длительные.

Хорошо доказан и обоснован 11-ти летний цикл колебаний климата, который связывают с колебаниями солнечной активности. Многие авторы указывают на наличие в природе 90-100 летнего цикла. Некоторые исследователи считают, что еще существует 600-700 летний цикл, отражающийся в биосфере, в том числе и в растительном покрове.

Если мы сравним длительность этих циклов с хроноинтервалами экосистем разного ранга, то увидим, что эти временные периоды не совпадают. Следовательно, растительность, выводимая из равновесия периодическими изменениями климата, не может восстановиться полностью. Пока она восстанавливается, наступает новый цикл, равновесие сдвигается, и снова начинается сукцессия (смена).

Многие геоботаники с выводами о перманентно неравновесном состоянии растительности не согласятся – настолько мы уверовали в догмат о климаксовой растительности. Доказать, или опровергнуть вывод о невозможности климаксовой (и коренной тоже) растительности в современную эпоху можно только путем длительного мониторинга растительного покрова на постоянных пробных площадях. Но вот этой-то информации в современной геоботанике как раз и не хватает.

### Основные причины слабой организации мониторинга в естественных экосистемах заповедников и других территорий

а) Почему не хватает информации для анализа динамики экосистем? **Отсутствуют переописания (ревизии) постоянных пробных площадей.** Геоботаниками за полтораста лет были составлены сотни тысяч геоботанических описаний, но почти все они были разовыми и не предполагали ревизии – повтора через определенные промежутки времени. Для типизации и классификации растительности этих разовых описаний было достаточно, на этом материале писались сводки, диссертации, создавались теории, в том числе и теории о динамике растительности. Закладывать и описывать постоянные пробные площади пытались на стационарах, в заповедниках. Их маркировали на местности, заводили паспорта, даже 2-3 раза переописывали. Но старел исследователь, заложивший постоянные пробные площади, уезжал, умирал, начиналась война, приходили новые сотрудники с иными интересами, и постоянные пробные площади забрасывались, терялись. Когда через 30-40 лет в этот район приходил сотрудник, заинтересованный в мониторинге растительности, то он не мог отыскать заброшенные площади и был вынужден закладывать новые.

2. **Недостаточная квалификация лесоустроителей.** Много постоянных пробных площадей закладывалось при лесоустройствах. Древостои на некоторые из них характеризовались весьма подробно: деревья нумеровались, измерялись, наносились на план, учитывались возобновление и подрост, но остальные ярусы растительности характеризовались поверхностно, небрежно. Флора на этих площадях выявлялась едва на 10-20%, так как специалистов флористов в таких экспедициях не было. Да и трудно себе представить, чтобы в лесоустроительной экспедиции, базирующейся в Минске, были флористы, ориентирующиеся в биоразнообразии растительного покрова и Белоруссии, и Северного Кавказа, и Южной Сибири, и Дальнего Востока. А работать сотрудникам каждой лесоустроительной экспедиции приходилось во всех районах Советского Союза. Завышенные нормативы для сотрудников лесоустроительных экспедиций и слабый контроль их работы нередко приводили к откровенной халтуре.

3. **Работе по закладке, описанию и периодической ревизии постоянных пробных площадей не придается особого значения.** Даже в заповедниках она не является обязательной и ведется от случая к случаю; слабо контролируется как руководством заповедников, так и органами, контролирующими работу заповедников. Отсутствует единая утвержденная и обязательная методика. Штаты научных отделов даже в биосферных заповедниках не имеют жесткого перечня обязательных специальностей. В ряде заповедников специалистов геоботаников и лесоведов в штате вообще нет. Директора заповедников и их заместители не несут никакой ответственности за потерю постоянных пробных площадей, за то, что в их заповедниках не ведется мониторинг растительности. Хотя именно мониторинг растительного и животного мира должен быть главной научной задачей заповедников.

То, что до сих пор считается главной задачей научных отделов заповедников – проведение исследований в области систематики растений и животных, физиологии, биохимии – это задача академической науки. Инвентаризация флоры, лихенобиоты и микобиоты для большинства заповедников - непосильная задача, собственными научными силами они ее выполнить не могут. Неоправданно много внимания ботаниками в заповедниках уделяется изучению редких видов в ущерб исследованиям в области мониторинга флоры и растительности на постоянных пробных площадях. Нередко научные сотрудники заповедников пытаются описывать новые для науки виды, выделять биологически активные вещества. Для этого заповедники должны приглашать ученых из академических институтов и университетов. Но вести мониторинг в рамках обязательной программы-минимум заповедники должны собственными силами.

### Главные задачи изучения изменений растительного покрова

В условиях колебательных изменений климата в растительном покрове выработался специальный механизм, который позволяет экосистеме быстро перестраиваться, изменяя состав видов доминантов. В видовом составе растительного сообщества уживаются виды самого разного склада, имеющие разные пределы экологической толерантности. В одной части климатического цикла на данном участке доминируют одни виды, в другой части активизируются другие виды, а бывшие доминанты переходят в разряд сопутствующих.

Такими парами в лесах среднего Сихотэ-Алиня являются дуб монгольский и лиственница даурская, кедр корейский и ель аянская, а в лесах Хэнтей-Чикойского нагорья в Даурии – кедр корейский и лиственница, сосна обыкновенная и лиственница.

При анализе изменений растительного покрова исследователь всегда должен задаваться вопросом о направленности этих изменений. В каком случае экологическая система движется к состоянию равновесия со средой обитания, а в каком удаляется от него? Как исследователь может определить направленность изменения экосистемы и растительности как ее части? Ответить на этот вопрос можно только анализируя динамику биоразнообразия растительного сообщества. Если биоразнообразие экосистемы в ходе ее изменения снижается, следовательно, экосистема деградирует. Напротив, если биоразнообразие экосистемы увеличивается – система развивается.

Таким образом, важной для мониторинга растительности является оценка флористического биоразнообразия растительных сообществ. Проблема эта не так проста, как это представляется сегодня большинству исследователей. Чаще всего биоразнообразие отождествляется с числом видов, числом родов и семейств. При этом вряд ли кто скажет, когда разнообразие выше, когда в сообществе 20 видов одного рода, или когда в нем 5 видов, но из 2 разных родов. А когда в сообществе только 2 вида, но из 2 разных семейств, это больше, или меньше?

Проблема может быть осложнена, если мы станем рассматривать не таксоны, а экобиоморфы растений. Порой таксономически близкие виды растений принадлежат к совершенно разным экобиоморфам и, наоборот, таксономически несходные виды растений имеют сходные экобиморфы. Примеров этого можно привести множество. Геоботаники знают, что биоморфологическое разнообразие чаще всего не совпадает с таксономическим. Но именно биоморфологическое разнообразие является более важным с точки зрения функциональной структуры растительного покрова. Классификация растительности по доминантным видам и экобиоморфам растений никак не может быть заменена флористической классификацией растительности. Поголовное увлечение только флористической классификацией, несомненно, пагубно скажется на развитии теории мониторинга растительности. Описывая растительность постоянных пробных площадей, следует очень скрупулезно описывать и учитывать вертикальную надземную и подземную ярусность, фенологическую неоднородность, способы возобновления ценопопуляций растений, способы перенесения растениями неблагоприятных условий и другие биоморфологические особенности.

При мониторинге растительности следует выявлять ведущие факторы, вызывающие периодические изменения конкретных растительных сообществ.

Например, при потеплении и явной аридизации климата в Даурии за последние 30 лет, в некоторых экосистемах верхнего лесного пояса в поймах рек влажность почвы резко возросла за счет более интенсивной оттайки многолетней мерзлоты в гольцовом и подгольцовом поясах. В альпийском поясе в результате такого потепления многие относительно теплолюбивые виды стали деградировать, так как снегу стало выпадать меньше, и снеговое укрытие в местах перегибов склонов, где перезимовывали эти растения, стало незначительным. Стали гибнуть кусты кедрового стланика, сокращаться ценопопуляции пихты сибирской.

На многие поставленные вопросы могут дать ответ регулярные фенологические наблюдения на одних тех же участках за одними и теми же объектами. Именно они на основе постоянно фиксируемых состояний растений позволяют уловить момент изменения климата или перехода экосистемы из одной сукцессионной стадии в другую.

К проведениию мониторинговых наблюдений следует шире привлекать студентов и школьников, после получения ими под руководством преподавателей определенных навыков. Это позволит быстро создать базу данных для организации регионального мониторинга на достаточно большой территории, и послужит хорошей основой для расширения кругозора и повышения экологической грамотности у учащейся молодежи.

 **Лекция 4. ФАКТОРЫ СРЕДЫ И ИХ ДЕЙСТВИЕ НА ОРГАНИЗМЫ И ЭКОСИСТЕМЫ**

**Москалюк Т.А.**

*Список литературы*

Степановских А.С. Общая экология: Учебник для вузов. М.: ЮНИТИ, 2001. 510 с.

Радкевич В.А. Экология. Минск: Вышэйшая школа, 1998. 159 с.

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества / Пер. с англ. М.: Мир, 1989. Том 1.

Шилов И.А. Экология. М.: Высшая школа, 2003. 512 с. (СВЕТ, циклы)

Крылов А.Г. Жизненные формы лесных фитоценозов. Л.: Наука, 1984. 184 с.

Культиасов И.М. Экология растений. М.: Изд-во МГУ, 1982. 384 с. (ФОТОНАСТИИ)

1. Условия жизни, ресурсы и адаптации организмов

2. Классификации экологических факторов

3. Общие закономерности совместного действия факторов на организмы

а) Понятие об оптимуме

б) Понятие о толерантности

в) Закон Либиха, или закон ограничивающего фактора

г) Правило предварения

д) Принцип стациальной верности

е) Правило зональной смены ярусов

**1. Условия жизни, ресурсы и адаптации организмов**

Как было сказано во второй лекции, период со второй половины (1866 г.) XIX до середины (1936 г.) XX века (6 этап) называется периодом факториальной экологии.

Организмы – это реальные носители жизни, самостоятельные «ячейки» обмена веществ. Они потребляют из окружающей среды необходимые вещества и выделяют в нее ненужные им – продукты обмена, которые, в свою очернедь, могут быть использованы другими организмами. И не только продукты обмены, но и сами организмы, как в жизни, так и после смерти, тоже становятся пищей для других живых существ.

Все эти процессы обмена протекают в сложной, динамичной обстановке естественной среды обитания, так как находятся под постоянным воздействием комплекса факторов. Совокупность этих факторов составляют условия жизни организма. Приспособления к постоянно меняющимся – в течение суток, года, жизни – условиям жизни, или факторам среды, называются адаптациями. Адаптации проявляются на всех уровнях биологического спектра – от биохимии клеток и поведения отдельных организмов до строения и функционирования сообществ и экологических систем. Все адаптации выработаны исторически и в результате их сформировались специфические для каждой географической зоны сообщества растений и животных. Одной из главных задач экологии является изучение адаптаций организмов и экосистем к условиям жизни, или экологическим факторам.

Следует отличать понятие «условия жизни» от понятия «ресурсы». Различия между ними заключаются в том, что условия жизни обеспечивают - «обусловливают», жизнедеятельность растений и животных, они могут изменяться под их влиянием, но сами при этом не расходуются, не исчерпываются. И ни один организм не способен сделать условия жизни недоступными для другого организма.

Ресурсы организма – это все, что он потребляет, за ними стоят количественные показатели, которые могут уменьшаться – «исчерпываться» в процессе потребления. Это вещества, которыми живые организмы питаются и из которых состоят их тела (пищевые ресурсы), энергия, которая вовлекается в обменные процессы (энергетические ресурсы), и места, в которых протекают разные фазы их жизни. Некоторые факторы по отношению к организмам могут рассматриваться и как одно из условий, и как ресурс. Таковы свет, влага, соли в почвенном растворе.

**2. Классификации экологических факторов**

Многообразие экологических факторов еще в 1840 г. русский ученый Э.А. Эверсман в работе "Естественная история Оренбургской области" разделил на абиотические и биотические.

**Абиотические факторы** – это комплекс условий неорганической среды, влияющих на организмы. Рельеф и климат обусловливают большое разнообразие абиотических факторов.

**Биотические факторы** – это совокупность влияний одних организмов на другие в процессе их жизнедеятельности (опыление растений, затенение верхними ярусами нижних, поедание одних особей другими). В широком смысле это внутри- и межвидовые отношения организмов. К биотическим факторам относятся и антропические, роль которых год от году возрастает. Антропические факторы чаще называют антропогенными. Различия между ними заключаются в том, что антропогенные факторы управляют процессами формирования человека и не имеют отношения к влиянию на другие организмы или среду.

|  |  |
| --- | --- |
| **АБИОТИЧЕСКИЕ** | **БИОТИЧЕСКИЕ** |
| *Физические* климатические – влага, свет, температура, ветер, давление, течения, продолжительность суток  | Влияние растений друг на друга и на другие организмы в биоценозе (прямо или опосредованно) |
| *Физические эдафические* – влагоемкость, теплообеспеченность механический состав и проницаемость почвы  | Влияние животных друг на друга и на другие организмы в биоценозе |
| *Химические* - состав воздуха, содержание в почве или воде элементов питания, соленость воздуха и воды, реакция рН  | Антропические факторы – все виды человеческой деятельности |

По действию их можно разделить на **прямодействующие и косвенно-действующие** (опосредованные, модифицирующие). Прямодействующие: свет, тепло, плодородие почв, влага (на растения), косвеннодействующие – они же, но через цепи питания – на животных.

Но то же тепло может быть косвеннодействующим фактором – на почвах с многолетней мерзлотой в муссонном климате летом наблюдается интенсивное таяние мерзлоты, но из-за недостаточной теплообеспеченности, корнеобитаемому слою свойственны переувлажнение и анаэробиозис, обусловливающие физиологическую недоступность для растений элементов питания; в континентальном сухом климате мерзлота в почвенном профиле, наоборот, в жаркую сухую погоду служит источником влаги и способствует оптимизации водного режима почв. Другие косвеннодействующие факторы: ветер (суровость погоды), течения (насыщ. кислородом), снежный покров (!).

Все экологические факторы имеют единицы измерения и определенный диапазон действия. В рамках этого диапазона и осуществляется жизнедеятельность организмов и биосистем.

Можно сгруппировать экологические факторы по времени (эволюционный, исторический), периодичности (периодический, непериодический), очередности (первичный, вторичный), происхождению (космический, абиотический, биотический, биологический, техногенный, фактор беспокойства, послепожарный и др.), среде возникновения (атмосферный, водный, геоморфологический, эдафический, физиологический, биоценотический, популяционный и др.).

**3. Общие закономерности совместного действия факторов на организмы**

**а) Понятие об оптимуме**

|  |  |
| --- | --- |
| http://www.botsad.ru/images3/image5.gif | Каждый организм, каждая экосистема развивается при определенном сочетании факторов: влаги, света, тепла, наличия и состава питательных ресурсов. Все факторы действуют на организм одновременно. Для каждого организма, популяции, экосистемы существует диапазон условий среды – диапазон устойчивости (рис. 1), в рамках которого происходит жизнедеятельность объектов.В процессе эволюции у организмов сформировались определенные требования к условиям среды. Дозы факторов, при которых организм, популя-ция или биоценоз достигают наилучшего развития и максимальной продуктивности, соответствует оптимуму условий. С изменением этой дозы в сторону уменьшения или увеличения происходит угнетение организма и чем сильнее отклонение значения факторов от оптимума, тем снижение жизнеспособности больше, вплоть до гибели организма или разрушения биоценоза. Условия, при которых жизнедеятельность максимально угнетена, но организм и биоценоз еще существуют, называются пессимальными.    |

ПРИМЕР. На севере лимитирующий фактор – тепло, на юге – влагообеспеченность. На Крайнем Севере самые производительные леса из лиственницы Каяндера разнотравные растут в поймах рек – здесь складывается благоприятный гидротермический режим и почвы во время паводков регулярно пополняются элементами питания. Самые низкопроизводительные леса – из той же лиственницы, но с покровом из сфагновых мхов, формируются на северных склонах гор в условиях постоянного переувлажнения и холодности почв. Уровень многолетней мерзлоты под моховым покровом не опускается ниже 30 см. В Южном Приморье оптимальные лесорастительные условия свойственны северным склонам в их средней части, а пессимальные – сухим южным склонам с выпуклой поверхностью.

Можно привести много примеров оптимумов и пессимумов у растений, животных и их сообществ по отношению к свету, влаге, теплообеспеченности, засоленности почв и др. факторам.

**б) Понятие о толерантности**

|  |  |
| --- | --- |
| http://www.botsad.ru/images3/image6.gif  | Для разных видов растений и животных пределы условий, в которых они себя хорошо чувствуют неодинаковы. Например, одни растения предпочитают очень высокую влажность, другие предпочитают засушливые местообитания. Одни виды птиц улетают в теплые края, другие – клесты, кедровки и птенцов выводят зимой. Чем шире количественные пределы условий среды обитания, при которых тот или иной организм, вид и экосистема могут существовать, тем выше степень их выносливости, или толерантности. Свойство видов адаптироваться к условиям среды называется **экологической пластичностью** (рис.2), а по амплитуде переносимых популяциями естественных колебаний фактора судят об экологической валентности вида.    |

Виды с узкой экологической пластичностью, т.е. способные существовать в условиях небольшого отклонения от своего оптимума, узкоспециализированные, называются **стенобионтными** (stenos – узкий), виды широко приспособленные, способные существовать при значительных колебаниях факторов – **эврибионтные** (eurys – широкий) Границы, за которыми существование невозможно, называются нижним и верхним пределами выносливости, или экологической валентности.

ПРИМЕР. Рыбы соленых и пресных водоемов – стенобионты. Трехиглая колюшка и лосось – эврибионты. Стенобионты-растения: чозения, тополь корейский – растения пойм, гигрофитные растения (калужница болотная, рогоз,), ксерофиты Приморья – сосна густоцветковая, абрикос маньчжурский, леспедеца и др. К стенобионтам можно отнести почти всех млекопитающих, в том числе и человека. Достаточно небольшого отклонения температуры воздуха (22-26°C) и воды (28-38°C) от «нормального» значения, пониженного содержания кислорода и повышенного содержания вредных веществ (хлора, паров ртути, аммиака и др.) в воздухе, чтобы вызвать резкое ухудшение его состояния.

По отношению к одному фактору вид м.б. стенобионтом, по отношению к другому – эврибионтом. В зависимости от этого выделяют прямо противоположные пары видов: стенотермный – эвритермный (по отношению к теплу), стеногидрический – эвригидрический (к влаге), стеногаленный – эвригаленный (к засоленности), стено- – эврифотный (к свету), и др.

Существуют и другие термины, характеризующие отношение видов к факторам окружающей среды. Добавление окончания «фил» (phyleo (греч.) – люблю) означает, что вид приспособился к высоким дозам фактора (термофил, гигрофил, оксифил, галлофил, хионофил), а добавление «фоб», наоборот, к низким (галлофоб, хионофоб). Вместо «термофоба» обычно употребляется «криофил», вместо «гигрофоба» – «ксерофил».

Типичные эврибионты - простейшие организмы, грибы. Из высших растений к эврибионтам можно отнести виды умеренных широт: сосну обыкновенную, лиственницу даурскую, дуб монгольский, иву Шверина, бруснику и большинство видов вересковых.

Стенобионтность вырабатывается у видов, длительное время развивающихся в относительно стабильных условиях. Чем сильнее она выражена, тем меньшим ареалом обладает вид, или его сообщество. Наиболее распространенные виды, имеют широкий диапазон толерантности ко всем факторам. Они называются космополитами. Но таких видов мало.

**в) Закон Либиха, или «закон минимума», или закон ограничивающего фактора**

В природе нет такого места, где бы на организм действовал один фактор. Все факторы действуют одновременно и совокупность этих действий называется констелляцией. Значения факторов не всегда равнозначны. Они могут быть все недостаточны, и тогда наблюдается общее угнетение биоты (слабое развитие растительного покрова, снижение продуктивности, изменение фракционной структуры биомассы, изменение других показателей экосистем), но чаще одни из них в достатке, даже в оптимуме, а другие – в дефиците. При этом констелляция не является простой суммой влияния факторов, т.к. степень воздействия одних факторов на организмы и популяции зависит от степени воздействия других факторов.

ПРИМЕР. При оптимальной теплообеспеченности увеличивается толерантность растений и животных к недостатку влаги и питания, а недостаток тепла сопровождается снижением потребности во влаге и повышенной потребностью в питательных элементах. Причем это наблюдается и у растений, и у животных. У растений при недостатке тепла и переувлажнении почв становятся физиологически недоступными элементы питания, и для обеспечения толерантности требуется повышенное плодородие почв. Также и у животных – чтобы усилить защитные функции организма на холоде, надо хорошо поесть. Так, всегда перед тем, как залечь в берлогу медведь накапливает подкожный жир. Реакции газообмена у рыб неодинаковы в воде разной солености. У жуков рода Blastophagus реакция на свет зависит от температуры. При температуре 25°C они ползут на свет (положительный фототропизм), при снижении ее до 20°C или увеличении до 30°C – реакция нейтральная, а при значениях ниже и выше этих пределов – прячутся.

Однако компенсаторные возможности у факторов ограничены. Нельзя ни один фактор полностью заменить другим, и если значение хотя бы одного из факторов выходит за верхний или нижний пределы выносливости компонента биоты, существование последнего становится невозможным, каковы бы благоприятны не были остальные факторы.

ПРИМЕР. Нормальное выживание пятнистого оленя в Приморье имеет место только в дубняках на южных склонах, т.к. здесь мощность снега незначительна и обеспечивает оленю достаточную кормовую базу на зимний период. Ограничивающим фактором для оленя является глубокий снег. Недостаток тепла ограничивает распространение на север большинство видов и формаций маньчжурской флоры: сосняки из сосны густоцветковой, пихта цельнолистная и ее формации распространены только в Южном Приморье. А в зоне распространения многолетней мерзлоты повсеместно господствует лиственница. Для кедрового стланика и ольховника камчатского решающими факторами распространения являются высокая влажность воздуха и условия перезимовки. Они хорошо переносят морозные зимы только при наличии мощного снежного покрова, защищающего побеги от иссушения и обморожения зимними муссонами Дальнего Востока. Эти виды образуют заросли только в прибрежных районах Охотского и Берингового морей, а в континентальных р-нах – в подгольцовом поясе на высоте не менее 1000 м/н.у.м. На ранних стадиях развития ограничивающим фактором у хвойных пород может быть избыток света. Все они, даже сосна могильная, в первые годы жизни требуют притенения.

В середине 19 века (1846 г.) немецкий агрохимик Либих вывел «закон минимума». В опыте с минеральными удобрениями он установил, что наибольшее влияние на выносливость растений оказывают те факторы, которые в данном местообитании находятся в минимуме. Он писал в 1955 г.: «Элементы, полностью отсутствующие или не находящиеся в нужном количестве, препятствуют прочим питательным соединениям произвести эффект или уменьшают их питательное действие». Это справедливо не только к элементам питания, но и к другим жизненно важным факторам. Закон Либиха применим только в условиях стационарного состояния экосистемы, т.е. когда приток вещества и энергии в систему уравновешивается их оттоком.

Фактор, уровень которого близок к пределам выносливости конкретного организма, вида и пр. компонентов биоты, называется ограничивающим. И именно к этому фактору организм приспосабливается (вырабатывает адаптации) в первую очередь. Закон ограничивающих, или лимитирующих, факторов распространяется не только на ситуацию, когда эти факторы в «минимуме», но и в «максимуме», то есть выходит за верхний предел выносливости организма (экосистемы).

В пессимальных условиях ограничивающих факторов несколько и их общее подавляющее влияние может быть выше суммарного подавляющего эффекта отдельно взятых факторов.

ПРИМЕР с южными склонами – инсоляция усиливает сухость среды, препятствует повышению плодородия почв.

Часто ограничивающим фактор бывает на одной из стадий развития вида. Как известно, наиболее уязвимы ювенильные особи и для них ограничивающих факторов м.б. несколько. В разных географических зонах и ограничивающие факторы разные: на Крайнем Севере – чаще тепло, в южных районах – влага. Разные виды по-разному реагируют на один и тот же фактор. По реакции их взрослых особей на тот или иной фактор можно построить экологический ряд (в порядке убывания или нарастания действия фактора).

|  |  |
| --- | --- |
| http://www.botsad.ru/images3/image7.gif  | ПРИМЕР экологического ряда древесных пород по теневыносливости: лиственница – береза белая – осина – ивы – липа – дуб – береза даурская – ясень – клены – ольха – ильм – граб – ель – кедр – пихта. Экологический ряд типов леса (по теплообеспечнности): лиственничник (Л.) травяный – Л. зеленомошный – Л. брусничный – Л. сфагновый (рис. 3). Экологический ряд типов леса (по увлажнению): ильмовник (или ясеневник) крупнотравно-папоротниковый – дубняк (Д.) с березой разнотравный – Д. осоковый – Д. рододендроновый осоковый – Д. марьянниково-осоковый – Д. осочковый редкопокровный (рис. 4). В пределах популяции тоже можно выделить индивидуумы наиболее и наименее чувствительные к одному и тому же фактору. Это обусловлено сочетанием наследственных (генетических) и приобретенных (фенотипических) признаков организмов. Благодаря экологической индивидуальности в популяциях существуют разные по жизнестойкости особи. Самые жизнестойкие переживают периоды неблагоприятных условий, способствуя сохранению вида в экстремальных условиях. .    |

**г) Правило предварения В.В. Алехина**

Установил ботаник Вас. Вас. Алехин (1951). Одни и те же сообщества в одной зоне зональные, в других – экстразональные. Во втором случае за пределами северных границ ареала они занимают наиболее благоприятные для себя местообитания, за пределами южных границ – наименее благоприятные. Это особенно проявляется на северных и южных склонах лесной зоны. На холодных северных склонах в Магаданской области растут лиственничные редины со сфагновым покровом, а на теплых южных – лиственничные мохово-лишайниковые редколесья (Чукотка) и каменноберезовые разнотравные леса (Северное Охотоморье). В юго-западных районах Приморья северные склоны заняты влажными хвойно-широколиственными лесами, а южные – сухими дубняками с редкими вкраплениями сосняков из сосны густоцветковой (могильной) и абрикосниками, на самой окраине – переходящими в лесостепные сообщества.

Выявленная закономерность имеет большое значение, т.к. позволяет достаточно точно описать растительность еще не изученных территорий и реконструировать его прежний облик в местах, где он был уничтожен.

**д) Принцип стациальной верности Г.Я. Бей-Биенко**

Стация – место обитания популяции вида, которому присущи экологические условия, соответствующие требованиям вида. Каждый вид имеет свой набор стаций. В пределах одной зоны и временного периода вид занимает одни стации. С переходом в другую зону или с переходом в другую возрастную стадию вид может менять стации. Правило зональной смены местообитаний установил энтомолог Григ. Яковл. Бей-Биенко (1966). В северных районах многие виды насекомых обычно ведут себя как гигрофобы, занимая более сухие, с разреженным покровом участки, а в южных они же – гигрофиты, селятся во влажных, тенистых местах, с густым растительным покровом (перелетная саранча). Другой пример – муравьи-лазии (Lasius niger, L. flavus) на влажных лугах заселяют кочки, а на сухих – в степи, предпочитают более влажные стации обитания. Зональная смена местообитаний характерна и для растений.

Так, кедровый стланик в Южном Приморье растет только в подгольцовом поясе на высоте от 1000-1100 м до 1400-1600 м над ур.м., с продвижением к северу он спускается вниз и образует в долинных лиственничниках густой подлесок. Севернее 60° с.ш. – на Южной Чукотке и Охотском побережье, восточные и юго-восточные склоны и подножия гор и холмов заняты сплошными зарослями кедрового стланика.

**е) Правило зональной смены ярусов М.С. Гилярова**

В разных зонах одни и те же виды занимают и разные ярусы. При продвижении на север они закономерно из верхних ярусов перебираются в нижние, более теплые, а некоторые – и в почву. Это установил почв. зоолог Меркур. Серг. Гиляров.

ПРИМЕР. Личинки жука-оленя (Lucanus cervus) в лесной зоне развиваются в разлагающемся валеже и пнях, а в степной – обитают в гнилых корнях на глубине до 1 м.

Кроме зональной (пространственной) смены местообитаний происходят и временные смены: сезонная (в течения месяца и даже одних суток при колебаниях микроклимата – в периоды засух или тайфунов, насекомые и грызуны то прячутся под защиту крон кустарников и деревьев, то выбираются на открытые места) и годичная (при отклонении погодных условий от среднегодовых норм). Благодаря смене местообитаний виды сохраняют свой экологический статус в постоянно меняющихся условиях. В то же время при успешном расселении они занимают новые местообитания, и даже меняют их. В результате начинает меняться экология и физиология особей и популяций. В таких случаях смена стаций становится одним из ведущих факторов эволюции.

Принцип стациальной верности и противоположный ему принцип зональной и вертикальной смены местообитаний указывает на сложные связи организмов со средой. Изучение их очень важно для познания экологии видов, как основы для охраны редких и полезных и борьбы с вредными видами.

**Лекция 5. Абиотические факторы среды и организмы. Адаптации организмов к абиотическим факторам: свету, температуре и влаге**

**Москалюк Т.А.**

*Список литературы:* Тот же, что и в лекции 4

1. Свет в жизни организмов

а) Спектр света и значение разного типа излучений

б) Экологические группы растений по отношению к свету

в) Свет и биоритмы

2. Температура в жизни организмов

а) Оптимум и пессимум. Сумма эффективных температур

б) Адаптации растений к тепловому режиму

в) Пойкилотермность и гомойтермность

3. Влага в жизни организмов

4. Значение других экологических факторов для живых организмов

Важнейшие абиотические факторы для любого организма – свет, тепло и влага. С детства знакомо: «Солнце, воздух и вода – наши лучшие друзья!». Можно сюда добавить кислород – для животного мира, и углекислый газ – для растений. Каково же влияние каждого из них на живые организмы?

**1. Свет в жизни организмов**

Свет не только жизненно важный, но и лимитирующий фактор, как при минимальном уровне, так и при максимальном. Под термином свет подразумевается весь диапазон солнечного излучения, представляющий поток энергии с длинами волн от 0,05 до 3000 нм (1 нанометр = 10-6мм). Количество ее колоссально: ежеминутно Земля получает 2 кал/см2 (1,39×103дж/м2×сек). Эта величина называется солнечной постоянной. Но не вся лучистая энергия достигает земной поверхности.

***а) Спектр света и значение разного типа излучений***

Спектр света делится на несколько областей:

<150 нм – ионизирующая радиация – < 0,1%;

150-400 нм – ультрафиолетовая радиация (УФ) – 1-10%;

400-800 нм – видимый свет – £50%;800-1000 нм – инфракрасная радиация (ИК) – £50%.

До 19% рассеивается в атмосфере (парами и пылью, молекулами газов), около 34% отражается от атмосферы (от облаков) в космическое пространство и только 47% солнечной энергии достигает биосферы.

Ионизирующее излучение почти полностью задерживается верхними слоями атмосферы. Доля ультрафиолетовых лучей составляет около 1%. Остальное количество поступающей на землю лучистой энергии распределяется практически поровну на видимую и инфракрасную части спектра. Экологическое значение невидимых лучей изучено еще слабо.

Известно, что воздействие ионизирующего излучения связано с радиоактивностью; особенно выражено в последние десятилетия в связи с техногенными загрязнениями и катастрофами и проявляется на клеточном уровне (мутагенный эффект), влияет на обмен веществ.

Ультрафиолетовые лучи в умеренных дозах стимулируют рост и размножение клеток, способствуют синтезу биологически активных веществ, витаминов, антибиотиков и тем самым повышают устойчивость к болезням. Короткие волны этого излучения (200-320 нм) обладают канцерогенным действием – предположительно через нарушение молекулы ДНК, но большая часть их тоже поглощается озоновым слоем атмосферы. До поверхности Земли доходят в основном волны длиннее 300 нм. Они обладают высокой активностью, главным образом химической, но и их значимость неодинакова. УФ с длиной волн 300-320 нм выработке витамина D, регулирующего обмен витаминами С и Р. Этим обеспечивается нормальное развитие скелета.

Наиболее велико влияние этих витаминов на растущее поколение. Многие звери по утрам выносят из нор своих детенышей на солнце (барсуки, лисы, волки). У птиц – «солнечное купание».

Передозировка УФ вредна, особенно для деления клеток, поэтому используют УФ для дезинфекции помещений. Как защита от излишних доз УФ, при длине волны 320-330 нм в коже человека и других млекопитающих образуется пигмент меланин (загар). Экранирование поверхности организма свойственно многим рыбам, икре лягушек, грызунам в степях (мошонки, мозговые оболочки и др. органы).

Инфракрасное излучение (ИК) воспринимается всеми организмами как тепло. Воздействуя на тепловые центры нервной системы животных, эти лучи регулируют окислительные процессы и двигательные реакции в отношении источников тепла.

Все лучи, оказывающие влияние на растительные организмы, особенно на фотосинтез, называются **физиологически активной радиацией** (ФАР). Самое большое значение для живых организмов и функционирования всей биосферы имеет видимая часть спектра, состоящая из прямой (27%) и рассеянной (16%). Вместе они называются **суммарной радиацией.** Только на свету идет процесс фотосинтеза растений, обеспечивающий планету главным биологическим ресурсом – органическим веществом. Фотосинтез – главное условие возникновения и развития жизни на Земле. Свет – источник энергии, используемый пигментной системой организма, в основном хлорофиллом. На свету происходит образование хлорофилла и уже с его участием осуществляется фотосинтез. В процессе сложнейших фотохимических реакций молекулы воды (или другие молекулы с элементами, заменяющими O2) расщепляются с выделением газообразного кислорода, а углекислый газ превращается в углеводы:

6CO2 + 12 H2O С6H12O6 + 6O2 + 6H20

Как и в зоне УФ, в зоне видимых лучей волны разной длины выполняют разные функции. Зелеными растениями наиболее активно поглощаются оранжево-красные (650-680 нм) и сине-фиолетовые (400-500 нм) лучи, меньше всего – желто-зеленые (380-400 нм). Проходя через водную среду, отфильтровываются красные и синие лучи, а остающийся зеленый свет слабо поглощается хлорофиллом. Поэтому у водорослей, вырабатываются дополнительные пигменты (фикоэритрины), позволяющие им жить в море на большой глубине и используя энергию зеленого света. Следует отметить, что определенное участие в процессе фотосинтеза принимают близкие к видимой части света УФ-лучи и далекие от нее – ИК-лучи.

Зеленые растения поглощают в среднем 755 лучистой энергии, но коэффициент использования ее на фотосинтез не превышает 10 % при низкой освещенности и 2% – при высокой. Остальная переходит в тепловую, которая затрачивается на транспирацию и другие процессы.

Из внешних факторов, помимо интенсивности и спектрального состава света, большое влияние на процесс фотосинтеза оказывают температура и уровень содержания в воздухе углерода и кислорода. Минимальная температура, при которой возможен фотосинтез, отражает приспособленность вида к температурным условиям. У многих растений она совпадает с точкой замерзания тканевых жидкостей (-1, -2°С), а у криофилов фотосинтез может идти при еще более низких температурах.

Так, в окрестностях г. Магадана у кедрового стланика фотосинтез наблюдался под снежным покровом при -7°С.

Максимальная температура фотосинтеза в среднем на 10-12° ниже точки тепловой смерти. У растений южных широт она выше. При более высокой освещенности скорость фотосинтеза увеличивается, но до определенного предела – точки насыщения, а затем снижается. У тенелюбов насыщение наступает при меньшей освещенности, чем у светолюбивых растений, и в темноте переходит за нулевой уровень.

Норма содержания углекислого газа в воздухе – 0,57 мг/л, или 0,03%. При повышении концентрации СО2 до 5-10% фотосинтез усиливается, а при более высоком его повышении – снижается. Такой реакцией на колебания содержания СО2 растения поддерживают нормальный ход фотосинтеза в разнообразных условиях внешней среды. Например, в густых травостоях суточные колебания СО2 составляют 25% от средней величины.

***б) Экологические группы растений по отношению к свету***

Растения делятся на **световые (светолюбы – гелиофиты), теневые (тенелюбы – сциофиты, гелиофобы), теневыносливые (факультативные гелифиты).**

**Гелиофиты** – виды открытых мест (дуб монгольский, сосна могильная, береза белая, кустистые лишайники, овсяница овечья, клевер ползучий, подсолнечник и др.), в сухих местах обычно образуют разреженный и невысокий покров. При интенсивности до 13,5%, свет оказывает стимулирующее действие на рост растений, при большей – действует угнетающе. У гелиофитов высоки траты на дыхание. Характерные признаки: листья плотные, кожистые, иногда блестящие с толстой кутикулой, хвоя утолщенная, укороченные побеги, опушение, на листьях и побегов сизый восковой налет – все это защищает лист от перегрева и интенсивному испарения. Клетки эпидермиса мелкие, паренхима образована 2 и более слоями. Соотношение хлорофилла А:В составляет 5:1. Обычны темно-зеленый цвет листьев, для трав – розеточные формы.

Особая группа гелиофитов – С-4-растения и САМ-растения (пустыни, саванны). У большинства растений в результате превращений углекислоты в процессе фотосинтеза образуются две молекулы 3-фосфо-глицериновой кислоты с 3 атомами углерода каждая. В дальнейшем через ряд промежуточных реакций в мезофилле листа образуется 3-фосфо-глицерионвый альдегид, который используется как основа для синтеза углеводов. Такой путь фотосинтеза называется С3-путь (цикл Кальвина). С4-путь определяется анатомией листа. В мезофилле листьев **С4-растений** имеются обкладочные клетки пучков, в которых содержится много крахмала и их хлоропласты отличаются особым строением. При фиксации СО2 в листьях образуется щавелевоуксусная кислота, которая может перейти в аспарагиновую или в яблочную кислоты, накапливаемые в обкладочных клетках пучков. Они имеют по 4 атома углерода и называются четырех-углеродными карбоновыми, или С-4-дикарбоновыми кислотами. В дальнейшем эти кислоты перерабатываются в мезофилле листа с образованием углекислоты и других веществ, вновь вовлекаемых в процесс фотосинтеза. У растений с С4-путем СО2 не выделяется наружу при фотодыхании, а вновь включается в процесс, т.е. происходит полная утилизация углекислого газа. В результате световое насыщение фотосинтеза не достигается даже при самой сильной освещенности. С-4-растения могут расти даже при закрытых устьицах и очень высокой температуре (кукуруза, сорго, сахарный тростник). Обнаружено 500 видов покрытосемянных с С4-путем, который рассматривается как своеобразная адаптация к сухому режиму с высокими температурами и инсоляцией и считается самым эффективным в создании органического вещества. Это вещество больше идет на новообразование корней, чем побегов.

**САМ-растения** (от Crassulaceae Acid Metabolism – «кислотный метаболизм толстянковых») – процесс поглощения углекислоты отделен от фотосинтеза. Ночью устьица листьев открыты и впускают СО2, а днем закрываются. Ночью СО2 накапливается в органических кислотах, а днем включается в последовательность реакций фотосинтеза при закрытых устьицах.

**Сциофиты** (теневые) – не выносят сильного освещения, растут под пологом леса при сильном затенении (лесное разнотравье, папоротники, мхи, плауны, кислица, хвощи, подрост хвойных), при выставлении на простор жизненность их резко ухудшается. Представлены в основном лесными травами. Характерные признаки: нежные тонкие листья с тонкой кутикулой, обычно матовые, неопушенные, более светлого цвета, чем у растений открытых мест, побеги вытянутые. Клетки мезофилла крупные, паренхима однослойная, стенки эпидермиса тонкие, устьиц на единицу площади меньше. Соотношение хлорофилла А:В меньше, чем у светолюбов – 3:2. Факультативные гелиофиты (теневыносливые) занимают промежуточное положение между двумя группами. Легко переносят небольшое затенение. Эффективно используют боковое освещение (рассеянное), для листьев характерно мозаичное расположение. Это большинство лесных растений (клены, липы, лианы, многие травы, кустарнички).

**Индекс листовой поверхности** (ИЛП) – отношение площади листовой поверхности к площади соответствующего участка поверхности. Оптимальное значение ИЛП то, при котором достигается наибольшая скорость фиксации солнечной энергии в пересчете на ед. площади. Оно непостоянно, т.к. в разное время суток, сезона высота Солнца над горизонтом, интенсивность излучения, расположение листьев в кроне меняются. Если ИЛП слишком высок – самые затененные листья и растения могут понизить ассимиляционный потенциал популяции. От удаления нижних листьев в переуплотненных посадках темпы нарастания органического вещества нарастают.

***Движения растений*** связаны с реакцией на свет: **фототропизм, фотонастии**. Экологическое значение – ассимилирующие органы стараются занять положение, при котором растение будет получать оптимальное количество света. У гелиофитов листья «отворачиваются» от избыточного света, а у теневыносливых видов, наоборот, «поворачиваются» к нему.

Фототропизм вызывается оттоком ростовых гормонов – ауксинов, в затененную сторону. Изменение роста с разных сторон верхушечного побега приводит к искривлению стебля. В лесу ветви растут в направлении открытого неба. Фотонастии – рост определенных клеток в листьях или стеблях под влиянием света. При сильной освещенности сильнее растут клетки верхней поверхности – эпинастия, и боковые побеги (шалфей, хризантема, фасоль) или листья в розетках (подорожник, земляника, лапчатка) принимают горизонтальное положение, в темноте вытягиваются клетки нижней поверхности – гипонастия, и побег принимает вертикальное положение. Никтинастия – изменения положения органов в течение суток с изменением интенсивности света и тургора, листья «складываются» вертикально (комнатный цветок маранта).

Свет для животных, в т.ч. и для человека, имеет в первую очередь информационное значение. Он необходим им для ориентации в пространстве. Уже у простейших организмов имеются в клетках чувствительные к свету органеллы. Пчелы своим танцем показывают собратьям путь полета к источнику пищи. Установлено, что фигуры танца (восьмерки) совпадают с определенным направлением по отношению к Солнцу. Доказана врожденная навигационная ориентация птиц, выработанная в процессе естественного отбора в течение длительной эволюции. При весенне-осенних перелетах птицы ориентируются по звездам и Солнцу. В водной среде широко распространена биолюминесценция – способность особей (рыбы, головоногие моллюски) светиться для привлечения добычи, особей противоположного пола, отпугивания врагов и т.д. Фототаксис – у животных и одноклеточных организмов – перемещение в сторону наибольшей (положительный) или наименьшей (отрицательный) освещенности для достижения наиболее подходящего местообитания (бабочки – красные и желтые цветки, ночные бабочки летят на свет в поисках партнера, гремучие змеи чувствуют ИК). Фототаксис у растений заключается лишь в перемещении хлоропластов в цитоплазме под влиянием света.

***в) Свет и биоритмы***

Жизнь на планете с момента возникновения осуществлялась в условиях ритмически изменяющейся среды. Суточная и сезонная смена комплекса факторов требовала приспособления к ней всего живого. В процессе эволюции выработалась четкая соизмеримость и согласованность биологических ритмов различных форм жизни с периодами циклических изменений комплекса природных условий. И на клеточном и на биосферном уровне выработаны ритмы процессов разной длительности, и все они имеют адаптивный смысл. Он заключается в том, что ритмичность проявления жизнедеятельности организмов четко согласуется с периодами наиболее благоприятных для них условий внешней среды.

Свет – главный и постоянный первично-периодический фактор, влияющий на организмы и экосистемы с момента их зарождения. В эволюции за большинством групп живых организмов синхронность их функционирования закрепилось именно за изменением светового режима. Эти изменения наиболее устойчивы в своей динамике, автономны и не подвержены другим влияниям. Выделяют биоритмы суточные, циркадианные, сезонные, цирканнуальные.

|  |  |
| --- | --- |
| http://www.botsad.ru/images3/image9.gif | Суточные ритмы свойственны большинству видов растений и животных. Дневные, сумеречные, ночные животные, птицы, насекомые. Сигнальным фактором начала и прекращения активности выступает режим освещения. У многих видов отмечается смена суточных ритмов в течение сезона. У песчанок (рис. 1) в середине лета наблюдается 2 пика активности в течение суток, а ранней весной и поздней осенью – по одному. **Циркадианные (циркадные) ритмы –** проявление суточного ритма, характерного для вида в естественных условиях, в условиях неизменной освещенности. В основе их лежат наследственно закрепленные циклы эндогенных процессов. Характерная особенность – некоторое несовпадение их периода с полными астрономическими сутками. Высказана гипотеза о связи механизма суточной физиологической периодики (циркадных ритмов) со структурой генетического аппарата.Эксперимент О. Декандоля, начало 19 в. – мимоза на ночь листья складывает, на день распускает – даже в полной темноте. У птиц и млекопитающих известны суточные циклы эндокринных желез и ферментных систем. У арктических животных суточный ритм сохраняется в течение всего полярного дня, а у других видов может нарушаться – стерлядь днем держится в придонных слоях, ночью плавает везде, но если круглые сутки светло, то она так и держится дна, а если темно – она все это время активна. |

Абсолютное сохранение независимых от среды ритмов биологически невыгодно, так же как и абсолютное «подчинение» активности организмов часто меняющимся условиям. Оптимально сочетание устойчивых эндогенных ритмов с корректирующим влиянием внешних факторов.

***Сезонные ритмы.*** Физиологические и биологические процессы у растений (процессы репродукции, запасания питательных веществ перед зимним покоем, осенняя окраска листьев, закладка почек, и др.) и большинства видов животных (брачный период, размножение, линька, спячка, миграции) проявляются сезонно, с учетом смены времен года. Конкретные погодные условия только модифицируют протекание этих циклов. Природа этих циклов, как и суточных, имеет эволюционный характер.

**Цирканнуальные (цирканные) ритмы** – это эндогенные биологические циклы с окологодичной периодичностью. Проявление сложно, но четко выражено влияние режима освещения. В частности на прохождении онтогенетических фаз у насекомых сказывается разная продолжительность дня.

ПРИМЕР. У шелковичного червя Bombyx mori из яиц, отложенных в короткие весенние дни, выводятся самки, яйца которых не впадают в диапаузу, а самки, выведенные из яиц длинного летнего дня, откладывают диапаузирующие яйца, обеспечивая таким образом появление весеннего поколения.

Собственный ход цирканнуальных ритмов чаще бывает несколько меньше астрономического года.

Периоды линьки у птиц в клетках составляют не 12, а 9,4-9,7 м-цев. У сусликов в неволе ритмы спячки и динамики массы тела составляют около 300 сут., а циклы активного поведения, половые циклы, в отличие от суточных фаз, не синхронизировались фотопериодом. Ослепленные бурундуки, содержащиеся в течение 6 лет при постоянной температуре и равномерном чередовании света и темноты(12С:12Т), демонстрировали динамику массы тела, двигательную активность, потребление пищи с периодом 320-340 суток.

Таким образом, для растений свет необходим в первую очередь, как ресурс, для фотосинтеза и транспирации. Для животных – для информационного обеспечения. И для тех и других – как эволюционный фактор-синхронизатор биологических ритмов.

**2. Температура в жизни организмов**

Главным источником тепла на Земле является солнечное излучение, поэтому свет и тепло выступают сопряжено. Тепло один из наиболее важных факторов, определяющих существование развитие и распространение организмов по Земному шару. При этом важно не только количество тепла, но и распределение его в течение суток, вегетационного сезона, года. Приход тепла к разным участкам планеты, естественно, неодинаков, с удалением от экватора не только снижается поступление его, но и увеличивается амплитуда сезонных и суточных колебаний.

Температурные пределы, в которых может протекать жизнь, составляет всего 300°, от -200°С до +100°С, но для большинства организмов и физиологических процессов этот диапазон еще уже – от 39° в море (-3,3 – +35,6°С) до 125° на суше (-70 – +55°С). Нормальное строение и работа белка осуществляются при 0-+50°С.

Значение температуры заключается в том, что она изменяет скорость протекания физико-химических реакций в клетках, а это отражается на росте, развитии, размножении, поведении и во многом определяет географическое распространение растений и животных. Согласно правилу Вант-Гоффа скорость химических реакций возрастает в 2-3 раза каждый раз при повышении температуры на 10°С, а по достижении оптимальной – начинает снижаться. Верхний (верхний биологический нуль) и нижний пределы называются, соответственно, верхней и нижней летальной температурой. При выходе изменений температуры за пределы выносливости организмов происходит их массовая гибель, т.к. происходит свертывание белка и разрушение ферментов. Так, с переходом через 50-60°С, как правило, створаживается простокваша, сваривается белок яйца, погибает камбий у растений.

Отбор и расселение видов в зонах с разной теплообеспеченностью шел в течение многих тысячелетий в направлении максимального выживания, как в условиях минимальных температур, так и в условиях максимальных. По отношению к температуре все организмы делятся на **криофилы (холодолюбивые) и термофилы (теплолюбивые).**

Криофилы не выносят высоких температур и могут сохранять активность клеток при -8-10°С (бактерии, грибы, моллюски, членистоногие, черви и др.). Они населяют холодные и умеренные зоны земных полушарий.

ПРИМЕР. В условиях Крайнего Севера, в Якутии деревья и кустарники не вымерзают при - 70°С. «Рекордсмен» – лиственница даурская. За полярным кругом при такой же температуре выживают лишайники, некоторые виды водорослей, ногохвостки, в Антарктиде – пингвины. Семена и споры многих растений, нематоды, коловратки переносят замораживание до температуры близкой к абсолютному нулю (271°С). Животные больших глубин переносят температуры около 0°С.

Термофилы приспособились к условиям высоких температур, обитают преимущественно в тропических районах Земли. Среди них также преобладают беспозвоночные (моллюски, членистоногие, черви и др.), многие из которых живут только в тропиках.

ПРИМЕР. Пресмыкающиеся, некоторые виды жуков, бабочек выдерживают температуру до 45-50°С. В пустыне Палестины максимальная активность у кузнечиков наблюдается при 40-градусной жаре. В горячих источниках Калифорнии при температуре 52°С обитает рыба - пятнистый ципринодон, а на Камчатке при 75-80°С живут сине-зеленые водоросли. Верблюжья колючка, кактусы переносят нагревание воздуха до 70°С.

Многие растения в тропиках не переносят низких температур и погибают при 0°С, хотя ткани их еще не заморожены. Причиной их гибели обычно является нарушение обмена веществ, которое приводит к образованию в растениях чуждых и даже вредных им продуктов, вызывающих отравление.

***а) Оптимум и пессимум. Сумма эффективных температур***

Оптимальные условия те, при которых все физиологические процессы в организме или экосистемах идут с максимальной эффективностью. Для большинства видов температурный оптимум находится в пределах 20-25°С, несколько сдвигаясь в ту или другую стороны: в сухих тропиках он выше – 25-28°С, в умеренных и холодных зонах ниже – 10-20°С. В ходе эволюции, приспосабливаясь не только к периодическим изменениям температуры, но и к разным по теплообеспеченности районам, растения и животные выработали в себе различную потребность к теплу в разные периоды жизни. У каждого вида свой оптимальный диапазон температур, причем и для разных процессов (роста, цветения, плодоношения и др.) имеются тоже «свои» значения оптимумов.

Известно, что физиологические процессы в тканях растений начинаются при температуре +5°С и активизируются при +10°С и выше. В приморских лесах развитие весенних видов особенно четко связаны со среднесуточными температурами от -5°С до +5°С. За день-два до перехода температур через -5°С под лесной подстилкой начинается развитие весенника звездчатого и адониса амурского, а во время перехода через 0°С - появляются первые цветущие особи. И уже при среднесуточной температуре +5°С цветут оба вида. Из-за недостатка тепла ни адонис, ни весенник не образуют сплошного покрова, растут одиночно, реже - по нескольку особей вместе. Чуть-чуть позже них - с разницей в 1-3 дня, трогаются в рост и зацветают ветреницы.

Температуры, «лежащие» между летальными и оптимальными относятся к **пессимальным.** В зоне пессимумов все жизненные процессы идут очень слабо и очень медленно.

Температуры, при которых происходят активные физиологические процессы, называются **эффективными**, значения их не выходят за пределы летальных температур. Суммы эффективных температур (ЭТ), или сумма тепла, величина постоянная для каждого вида. Ее рассчитывают по формуле:

ЭТ = (t – t1) × n,

Где t – температура окружающей среды (фактическая), t1 – температура нижнего порога развития, часто 10°С, n – продолжительность развития в днях (часах).

Выявлено, что каждая фаза развития растений и эктотермных животных наступает при определенном значении этого показателя, при условии, что и другие факторы в оптимуме. Так, цветение мать-и-мачехи наступает при сумме температур 77°С, земляники – при 500°С. Сумма эффективных температур (ЭТ) для всего жизненного цикла позволяет выявить потенциальный географический ареал любого вида, а также сделать ретроспективный анализ распространения видов в прошлом. Например, северный предел древесной растительности, в частности лиственницы Каяндера, совпадает с июльской изотермой +12°С и суммой ЭТ выше 10°С – 600°. Для ранних с/х культур сумма ЭТ составляет 750°, этого вполне достаточно для выращивания ранних сортов картофеля даже в Магаданской области. А для кедра корейского сумма ЭТ составляет 2200°, пихты цельнолистной – около 2600°, поэтому и растут оба вида в Приморье, и пихта (Abies holophylla) – только на юге края.

***б) Адаптации растений к тепловому режиму***

Растения не имеют постоянной температуры тела и, в отличие от животных, не могут уйти в укрытие от жары или холода. К вредному воздействию неблагоприятных температур они приспосабливаются с помощью анатомо-морфологических и физиологических механизмов. Анатомо-морфологические адаптации растений к холоду: минимизация размеров при сохранении больших размеров репродуктивных органов (ива полярная, рододендроны камчатский и Адамса, березка тощая (арктическая), филлодоце голубая, многочисленные арктические растения); формирование укороченных побегов-брахибластов (лиственницы, ивы); неопадание отмерших листьев в кронах (дуб монгольский, ива чукотская); опушение побегов и листьев (береза шерстистая, лапчатка земляниколистная, прострелы, лиственница курильская), наличие воскового налета; оплетание сосущими корнями лиственницы теплых бугорков (камни, валеж) на почвах с мерзлотой; геофилизация – погружение в субстрат нижней части растений.

Некоторые из указанных адаптаций свойственны растениям и по отношению к максимальным температурам – войлочное опушение у лоха узколистного, акации песчаной; утолщение покровной ткани и восковой налет на листьях (пониженная интенсивность транспирации); вертикальная ориентация листьев; наличие защитного пробкового слоя (изоляция камбия от перегрева). Адаптации, свойственные только термофилам - своеобразный морфологический тип растений с частично или полностью редуцированным листовым аппаратом (саксаул – Haloxylon aphyllum, разные молочаи (Euphorbia), не говоря о кактусах), очень толстый слой кутикулы (суккуленты, кактусы). В холодных районах растут, в основном многолетники, в жарких – много однолетников.

Физиологические (биохимические) адаптации: снижение интенсивности транспирации, уменьшающее теплоотдачу; накопление в клетках сахаров и других веществ, увеличивающих концентрацию клеточного сока; накопление в клетках антоцианов, обеспечивающих в холодное время сезона красный цвет и оттенки фотосинтезирующего аппарата (побеги шиповника и чозении, листья копытня, джефферсонии, адониса, ветрениц и тополя; цветки у ивы Крылова); выделение веществ, зачерняющих поверхность вокруг стволов (чозения); и др. Физиологические адаптации проявляются, прежде всего, в изменении физико-химического состава веществ в клетках и тканях.

1) Увеличение запаса пластических веществ повышает концентрацию и осмотическое давление клеточного сока, вода «связывается» в коллоиды и потому плохо испаряется и замерзает, она характеризуется большой плотностью и не может быть растворителем; в таком виде вода входит в состав макромолекул белков и нуклеиновых кислот.

2) Отложение в клетках запасных питательных веществ в виде высокоорганических соединений – масла, жира, гликогена. Они вытесняют из вакуолей воду и делают клетки более устойчивыми к замерзанию. В период подготовки к зиме происходит изменение запасных веществ: крахмал вновь превращается в сахар, но иного строения, чем летом – кроме сахарозы и фруктозы в коре хвойных деревьев появляется стахиоза и рафиноза.

|  |  |
| --- | --- |
| http://www.botsad.ru/images3/image10.gif | 3) Перераспределение в тканях энергетических веществ. У растений к зиме крахмал откладывается в корнях, масла и сахара – в надземных органах. В древесине масла откладываются во внутренних слоях, что повышает их устойчивость к сильным морозам. О том, как работают механизмы адаптации на клеточном уровне, можно судить по отношению растений к критическим (пессимальным) температурам. **Отношение к низким температурам характеризуются:**Холодостойкостью – длительно переносят низкие положительные температуры – от +1 до +10°С. Нехолодостойки выходцы из тропиков – хлопчатник, рис, баклажаны.Морозостойкостью – не гибнут при температуре от -1 до -7°С, хорошо переносят низкие температуры ниже 25°С. Все древесно-кустарниковые виды умеренных зон. У одних и тех же растений холодоустойчивость разных органов и в разное время года неодинакова (рис. 2). Наиболее уязвимы молодые ткани и регенеративные органы. Льдоустойчивостью – переносят кратковременное образование льда между клетках, после оттаивания продолжают жить. |

**Отношение к высоким температурам характеризуется:**

Жаровыносливостью – растения солнечных сухих местообитаний, способные переносить кратковременное (до получаса) повышение температуры до +60°С без повреждения тканей. Самые жаровыносливые – лишайники.

Жаростойкостью – низшие растения, живущие в термальных источниках (сине-зеленые водоросли, бактерии) стой до +90°С.

Жароустойчивость растений зависит от географического положения, сезона года, положения в рельефе. Более устойчивы к жаре южные виды. Виды умеренных и арктических зон более жароустойчивы зимой, жарких стран (средиземноморские виды) – летом. Горноальпийские виды менее жароустойчивы, чем растущие в нижележащих поясах.

***в) Пойкилотермность и гомойтермность***

У животных реакции на разный тепловой режим жизнеобеспечения не менее разнообразны, чем у растений. И все они направлены на регулирование уровня теплопередачи. В отличие от растений для животных характерны два типа теплообмена: пойкилотермность (poikilos – разнообразный) и гомойтермность (homois – одинаковый).

К **пойкилотермным** (эктотермным, устаревшее – холоднокровным) относятся все беспозвоночные, рыбы, рептилии и амфибии. Они лишены способности поддерживать постоянную температуру тела. Для пойкилотермных организмов типична низкая интенсивность обмена веществ и почти полное отсутствие механизмов теплорегуляции. В тропических странах они встречаются чаще, чем в других.

Терморегуляция осуществляется за счет особой структуры и цвета покровов, специфики поведения – отыскивают наиболее подходящие местообитания (змеи выползают на скальные выходы, ящерицы – на стволы деревьев с солнечной стороны, лягушки – на теплые камни, листья), усилением мускульной работы (в полете – на 15-20°С температуры выше окружающей среды; у шмелей на Кавказе в горах – до 38-40°С при 4-8°С воздуха); за счет общественной жизни (муравейники, термитники, ульи); разным содержанием влаги в теле и разной интенсивностью испарения влаги с поверхности тела (эти наиболее безразличны к любым изменениям температуры воздуха); и др. Устойчивость к низким температурам обеспечивается накоплением жиров, гликогена, некоторых солей. Неблагоприятные условия пойкилотермные животные переживают в неактивном состоянии – анабиозе.

**Гомойтермные** (эндотермные, теплокровные) – животные с высоким уровнем обменных процессов – птицы и млекопитающие, обеспечивающими поддержание постоянной температуры тела даже при значительных колебаниях температуры внешней среды. Тепло выделяется при биохимических реакциях внутри организма. Чем ниже температура среды, тем больше потери тепла и тем интенсивнее идут обменные процессы, повышается продуцирование тепла, идущего на поддержание постоянной температуры тела. Аналогичная закономерность и при повышении температуры. Но эта закономерность прослеживается лишь до определенного предела. Ресурсы организма не беспредельны. При длительном перегреве или переохлаждении он погибает.

У гомойтермных животных различают химическую и физическую терморегуляции. Химическая проявляется в продуцировании тепла, физическая – в его распределении по телу и отдаче. У животных перед наступлением холодов возрастает в тканях печени содержание гликогена, в почках – аскорбиновой кислоты. Наблюдается накопление жиров под кожей и вблизи жизненно важных органов – сердца, спинного мозга. Жиры откладываются в особой бурой жировой ткани, и при клеточном дыхании вся энергия идет не на синтез АТФ, а рассеивается по телу в виде тепла.

|  |  |
| --- | --- |
| http://www.botsad.ru/images3/image3.gif | На основе физиологических процессов осуществляется терморегуляция в пределах тела: в конечностях вены и артерии подходят близко друг к другу («чудесная сеть») и артерии отдают тепло венам, возвращая его телу. В результате конечности остаются более холодными по сравнению с телом. В жару поддерживать температуру тела на постоянном уровне позволяет потоотделение, учащенное дыхание (собаки, птицы).У экологически близких млекопитающих в холодных климатических зонах, согласно правилу Бергмана, закономерно увеличиваются размеры тела и вес внутренних органов, имеющих отношение к регулированию процессов обмена (сердце, почки, печень). Согласно правилу Аллена, в холодных зонах относительно размера тела сокращаются площади поверхностей выступающих органов (уши, носы, хвосты) по сравнению с млекопитающими более теплых зон. Правило Аллена наглядно демонстрируют размеры ушей у песца (Арктика), европейской лисы и африканской лисы-фенека (рис. 3).     |

Снижению теплопотерь способствуют опушение (как и у растений), оперение, шерстный покров, жировые отложения, темный окрас покрова (правило Глогера).

Промежуточное положение между пойкилотермными и гомойтермными организмами занимают гетеротермные (суслики, ежи, летучие мыши, медведи). В активном состоянии у этих животных поддерживается постоянная относительно высокая температура тела. В зимнее время они впадают в спячку или глубокий сон, и температура тела у них в это время мало отличается от внешней. Уровень обмена веществ снижается (Когда спишь – есть не хочется!).

Температура и влажность являются ведущими климатическими факторами и тесно взаимосвязаны между собой. При неизменном количестве воды в воздухе относительная влажность увеличивается, когда температура падает. Если воздух охлаждается до температуры ниже точки водонасыщения (100%), происходит конденсация и выпадают осадки.

**3. Влага в жизни организмов**

Вода – основа протоплазмы клеток, тканей, растительных и животных соков. Только при наличии воды в организме протекают процессы фотосинтеза, терморегуляции, обменных процессов. Наиболее высоко содержание воды в периоды активной жизнедеятельности (табл. 1) и в молодом возрасте.

Таблица 1

Содержание воды в различных организмах, % от массы тела

(по Б.С. Кубанцевой, 1973)

|  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- |
| Растения | Содержание воды | Животные | Содержание воды |
| ВодорослиМорковь корни)РазнотравьеЛистья деревьевСтволы деревьевКартофель (клубни) | 96-9887-9185-8679-8240-6574-80 | ГубкиМоллюскиНасекомыеЛанцетникЗемноводныеМлекопитающие(мышечные ткани) | 8480-9246-9287до 9368-83 |

Но и в состоянии покоя растения не теряют влагу полностью. В сухих лишайниках содержится до 5-7% воды, в зерновках злаков – 12-14%. Независимо от климата и почвенных условий в течение года всегда можно выделить такие периоды в развитии растений, за исключение растений влажных тропиков, когда они испытывают дефицит влаги. При остальных благоприятных условиях он сильно сказывается на росте и развитии растений, обусловливает их низкорослость и бесплодие.

В процессе эволюции у растений и животных выработался многочисленные сложные приспособления, позволяющие поддерживать водный баланс и обеспечивать экономное расходование воды. Растения пустынь и степей приспособились к острому дефициту влаги, болотные и влажно-тропические растения – к избытку, а лесным видам необходима высокая влажность воздуха и умеренная влажность почв. Как и в отношении остальных факторов, эти приспособления-адаптации группируются в анатомо-морфологические, физиологические и поведенческие.

Источниками влаги для растений служат запасы ее в почве и атмосфере (осадки, туманы, конденсаты), для наземных животных – вода в водоемах, водяные пары в атмосфере и сочная пища. При анализе влияния влаги на живые организмы важно учитывать сезонное распределение и температурный режим среды обитания. Разные комбинации содержания воды и температуры в среде обитания создают множество разных ситуаций, благоприятных и наоборот. Соотношение температуры и влажности характеризует климат конкретной территории и важно для выбора популяцией вида стации обитания.

Влажный воздух обладает хорошей теплопроводностью. При высокой влажности в холодном воздухе у гомотермных животных усиливаются процессы метаболизма, а у пойкилотермных животных и растений они замедляются. В сухом воздухе при низкой температуре охлаждение происходит медленнее, а в сухом и жарком воздухе активизируются процессы терморегуляции, усиливается испарение с поверхности. Во влажном и жарком воздухе испарения с поверхности резко падает и высока вероятность нагрева организма до температуры воздуха (перегрев). Наиболее благоприятные условия складываются в диапазоне температур 17-23°С и в диапазоне относительной влажности воздуха 85-100%.

По отношению к влажности различают **эвригигробионтные и стеногигробионтные** организмы. Первые живут в широком диапазоне содержания влаги, а для вторых она должна быть либо высокой, либо низкой, либо промежуточной между первыми двумя. Это относится и к растениям и к животным, несмотря на то, что вторые имеют возможность отыскивать места с оптимальной влажностью. И те и другие могут легко переносить дефицит влаги (копытные, верблюд, варан, пищуха-сеноставка, из растений: лишайники, суккуленты, многие злаки, полыни, и т.д.), а могут и вовсе не выносить сухости (земноводные, пресмыкающиеся, ластоногие, из растений: все плавающие растения, сфагновые мхи, многие папоротники, из высших: недотрога обыкновенная – быстро теряет тургор, калужницы, адокса мускусная, и др.).

По способу регулирования водного режима своего тела растения делятся на **пойкилогидрические (пойкилогидридные) и гомойгидрические (гомогидридные).** У первых содержание воды в тканях непостоянно и зависит от влагообеспеченности биотопа (наземные водоросли, лишайники (!), мхи, тропические папоротники, из высших растений – пустынная осока (C. physodes). У них нет анатомических приспособлений, защищающих от испарения. У большинства отсутствуют устьица и транспирация равна испарению. Тела у них высыхают до воздушно-сухого состояния, а во влажную погоду напитываются водой и зеленеют. У вторых (большинство покрытосеменных растений) содержание воды более-менее постоянно при любой погоде – они регулируют испарение путем закрывания устьиц и складывания листьев, в оболочках клеток у них содержатся водонепроницаемые вещества (кутин, суберин).

По отношению к водному режиму экотопа (**экотоп – совокупность факторов местообитания**) растения делятся на **влаголюбивые (гигрофиты), сухолюбивые (ксерофиты) и умеренно влаголюбивые (мезофиты).**

**Гигрофиты** (калужницы, болотные осоки, злаки, папоротник оноклея чувствительная, белозор, росянка, недотрога обыкновенная, все бальзамины, аир, белокрыльник, рдесты, рогоз, сфагны, рис, кислица) обитают в очень влажных местах и обладают низкой засухоустойчивостью. У них всегда открыты устьица и процесс транспирации регулируется слабо. Устьца располагаются с обеих сторон, немногочисленны. Листья крупные тонкие. Потеря 15-20% запаса воды для них невосполнима. Они растут или в глубокой тени по пологом влажного леса (теневые гигрофиты) или на открытом месте на переувлажненных или покрытых водой почвах (световые гигрофиты). Для них характерны толстые слаборазветвленные корни с минимальным количеством сосущих корней. В органах обилие воздушных полостей (аэренхима) для аэрации тканей.

**Мезофиты** – способны непродолжительно переносить незначительные почвенную и атмосферную засухи. К ним относятся луговые и многие лесные травы (неморальные), лиственные и хвойные деревья лесов умеренной полосы, многие кустарники, большинство сельскохозяйственных культур. Устьица расположены на нижней стороне листьев. Листья большие с умеренно развитыми тканями. Благодаря регулированию устьичной транспирации, характеризуются большой пластичностью по отношению к условиям увлажнения. Могут расти вместе с гигрофитами и с ксерофитами, приобретая черты близкие той или другой группе. Для них типичны хорошо развитые корневые системы смешанного типа, с густой сетью сосущих корней.

**Ксерофиты** – растения сухого и жаркого климата и местообитаний – пустынь, степей, саванн, в лесной зоне – растения сухих сосняков и широколиственных лесов на крутых южных склонах. Они не выносят переувлажнения, но хорошо приспособились к длительным засухам. Для них характерны два способа преодоления засухи: активное регулирование водного баланса и способность выносить сильное иссушение тканей.

У ксерофитов очень мощные корневые системы – по массе в 9-10 раз превышают надземные органы. Они или экстенсивного типа (кустарники) – длинные (10-15 м), но мало разветвленные; достигают уровня грунтовых, или интенсивного (злаки) – охватывают небольшой объем почвы (до 1,5 м глубины) и густо ветвятся, максимально усваивая влагу. Анатомические особенности - хорошо развита водопроводящая система, сеть жилок на листовых пластинках очень густая, позволяет быстро пополнять запасы воды, израсходованной на транспирацию. Основные черты ксерофитности, некоторые из них присущи также гелиофитам и термофилам и описаны выше:

1. Мелкие, узкие, сильно редуцированные листовые пластинки – способствуют снижению транспирации (в Приморье – селагинелла, плауны).

2. Уменьшение (сбрасывание) листовой поверхности в наиболее сухие периоды вегетации (летний листопад).

3. Защита листьев от больших потерь влаги на транспирацию благодаря развитию мощных покровных тканей, наличие разных выростов, волосков, железок на эпидермисе («войлочное опушение» – у эдельвейсов).

4. Усиленное развитие мех. тканей листа, предотвращающих обвисание листьев при потере тургора.

Виды с наиболее выраженными перечисленными свойствами представлены **склерофитами** (от греч. «склеро» – твердый, жесткий; саксаул, чертополоъх, полыни, статице, ковыли, молочаи и др.). Устьиц много, но они при недостатке воды закрываются. Растения могут полностью терять все листья и до 15% воды. В клетках склерофитов преобладает связанная вода.

Другая большая группа ксерофитов – **суккуленты** (от лат. «суккулентус» - сочный, жирный), растут в жарком сухом климате там, где проходят кратковременные, но сильные обильные ливни. Во время дождей накапливают в листьях (алоэ, агавы, молодило) или стеблях (молочаи, кактус опунция) большие запасы воды, а потом медленно ее расходуют. Устьиц мало, они мелкие, в углублениях, и открываются только ночью.

В северных широтах и высоко в горах аналоги ксерофитам – **психрофиты** (влажные и холодные места – мхи, в некотором роде багульник болотный, андромеда) и криофиты (сухие и холодные места – лишайники, вересковые кустарнички, в т.ч. кассиопа четырехгранная, арктоус альпийский, и даже брусника). Они испытывают недостаток влаги из-за физиологической недоступности почвенной влаги, обусловленной низкими температурами почв.

**Тропофиты –** в жарких районах с чередованием засушливого и влажного сезонов (баобабы в Африке), растения сбрасывают листву и пребывают в состоянии глубокого покоя летом.

**Эуксерофиты** – растения степей с розеточной и полурозеточной ЖФ (Saxifraga omolojensis, S. nivalis, Arenaria sp. – кошачья лапка) и сильным опушением листьев. В сухих дубняках в верхней части южных склонов такая экобиоморфа характерна для полыни побегоносной (Artemisia stolonifera). Стипоксерофиты – тоже растения степных экосистем («стипо» – степь), узколистные, дерновинные злаки (вейники, типчаки, тонконог, мискантус), из с/х культур – кукуруза. Они слабо транспирируют, в сухую погоду листья сворачиваются в трубочку.

**Эфемеры** (весенние и осенние) – однолетние растения (незабудка песчаная, вероника весенняя, маки альпийские, в Приморье на горе Ольховая – офелия), и эфемероиды – многолетние растения (крокусы, тюльпаны, прострелы), тоже обитатели засушливых местообитаний. Они избегают летних засух в связи с особенностями жизненных циклов. В короткие сроки – за 15-30 дней, растения успевают пройти весь жизненный цикл и уйти на покой до следующей весны.

Эфемерами могут быть и животные – в Приморье бабочки-поденки, в Африке рыбы, обитающие в небольшие водоемах – африканские нотобранхи.

Среди животных тоже можно выделить три экологических группы, но из-за подвижного образа жизни они выражены неявно.

Гигрофилы – не могут накапливать и долго удерживать в тканях запасы воды – многие членистоногие: мокрицы, ногохвостки, комары, белоножки (гнус), а также наземные моллюски и амфибии. Нуждаются в постоянно выокой влажности воздуха. Мезофиллы – животные, обитающие в условиях умеренной влажности. Их большинство, как среди насекомых, так и среди млекопитающих. Ксерофилы – сухолюбы и термофилы одновременно, не переносят высокую влажность воздуха. У них хорошо развиты механизмы водообмена и функции удержания воды в теле. У пресмыкающихся отсутствуют кожные железы, из тела выделяется мочевая кислота, а не мочевина (для растворения мочевины нужно больше воды). У черепахи вода запасается в мочевом пузыре, грызуны воду получают с пищей. Верблюд, тушканчики, курдючные овцы воду получает в результате окисления жиров, при котором образуется метаболическая вода. В таблице 2 приведены примеры приспособления живых существ к жизни в пустыне.

Таблица 2

Адаптации к засушливым условиям у растений и животных (по Н. Грину и др., 1993)

Толстый стебель с большим от­ношением объема к поверхности Животные прячутся в норах

|  |  |
| --- | --- |
| Адаптации  | Примеры организмов  |
| **Уменьшение потери воды**  |  |
| Листья превращены в иглы или колючки  | Cactасеае (кактусы), Euphorbiасеае (молочаи), хвойные деревья  |
| Погруженные устьица  | Рinus, Ammophila  |
| Листья свернуты в цилиндр  | Ammophila, Ledum palustrum, Rhododendron sichotensis  |
| Сасtасеае, Euphorbiасеае (суккуленты) |  |
| Опушенные листья  | Многие альпийские растения  |
| Сбрасывание листьев при засухе  | Fouguieria splendens толстянковые  |
| Устьица открыты ночью и закры­ты днем  | Crassulaceae (толстянковые) |
| Эффективная фиксация СО2 ночью при не полностью открытых устьицах  | С-4-растения, например, Zea mays  |
| Выделение азота в виде мочевой кислоты  | Насекомые, птицы и некоторые рептилии  |
| Удлиненная петля Генле в почках  | Пустынные млекопитающие, например, верблюд, пустынная крыса |
| Ткани выносливы к высоким температурам из-за уменьшения потоотделения или транспирации  | Многие пустынные растения, верблюд  |
| Многие мелкие пустынные млекопитающие, например, пустынная крыса  |  |
| Дыхательные отверстия прикрыты клапанами  | Многие насекомые  |
| **Увеличение поглощения воды**  |  |
| Обширная поверхностная корневая система и глубоко проникающие корни  | Некоторые Сасtасеае, например, Opuntia и Euphorbiaceae; Дуб монгольский, Леспедеца  |
| Длинные корни  | Многие альпийские растения, например, эдельвейс (Leontupodium alpinum) |
| Прорытие ходов к воде  | Термиты |
| Запасание воды  |  |
| В слизистых клетках и в клеточных стенках  | Сасtасеае и Euphorbiaceae  |
| Вспециализированном мочевом пузыре  | Пустыннаялягушка  |
| В виде жира (вода – продукт окисления жира) | Пустынная крыса  |
| Физиологическая устойчивость к потере воды  |  |
| При видимом обезвоживании сохраняется жизнеспособность | Некоторые эпифитные папоротники и плауны, многие мохообразные и лишайники, Сагех physoides  |
| Потеря значительной части массы тела и быстрое ее восстановление при наличии доступной воды  | Lumbricus terrestris (теряет до 70% массы), верблюд (теряет до 30%) |
| **Уклонение от проблемы**  |  |
| Переживают неблагоприятный период в виде семян  | Эшшольция калифорнийская, Марьянник розовый  |
| Переживают неблагоприятный период в виде луковиц и клубней  | Некоторые лилии, Хохлатки  |
| Распространение семян в расчете на то, что некоторые из них попадут в благоприятные условия  | Различные растения |
| Поведенческие реакции избегания  | Почвенные организмы, например, дождевые черви, клещи  |
| Летняя спячка в слизистом коконе  | Дождевые черви, двоякодышащие рыбы.  |

**4. Значение других экологических факторов для живых организмов**

**Атмосфера.** Воздух – источник кислорода для дыхания и углекислого газа для фотосинтеза. Он защищает биосферу от вредных космических излучений и способствует сохранению тепла на Земле. С атмосферой связаны биогеохимические циклы, включающие газообразные компоненты: С, О, N, H2O. Ветер играет важную роль в расселении видов, распространяя семена и споры, способствуя опылению растений.

**Рельеф** (топографический, или орографический, фактор) – очень важный фактор среды, хотя и косвеннодействующий. Он влияет на перераспределение света, тепла и влаги. В зависимости от высоты н.у.м., экспозиции склонов, расположения их по отношению к морю происходит смена условий местообитания, влияя на размещение растительности и животного населения. С рельефом связана высотная зональнасть

На Дальнем Востоке горный рельеф - один из ведущих природных факторов. Он служит климатическим барьером между приморскими и континентальными районами.

Прочие физические факторы среды: атмосферное электричество, огонь, шум, магнитное поле Земли, ионизирующие излучения. Из перечисленных факторов все большее значение приобретают огонь (лесные пожары), шум (транспортный, строительный, промышленный), радиоактивное излучение. Все они обусловлены увеличением влияния атропогенного фактора.

***Активные, пассивные и избегающие адаптации организмов к неблагоприятным факторам среды***

При всем мноогобразии форм и механизмов адаптаций живых организмов к воздействию неблагоприятных факторов среды их можно сгруппировать в три основных пути: активный, пассивный и избегание неблагоприятных воздействий. Все эти пути имеют место по отношению к любого экологическому фактору, будь то свет, тепло или влажность.

**Активный путь** – усиление сопротивляемости, развитие регуляторных способностей, дающих возможность пройти жизненный цикл и дать потомство, несмотря на отклонения условий среды от оптимальных. В большей степени этот путь свойствен гомойтермным организмам, но проявляется и у ряда высших растений (ускорение темпов нарастания-отмирания побегов, корней, быстрое цветение). Механизмы – преимущественно биохимические адаптации.

**Пассивный путь** – подчинение жизненных функций организма внешним условиям. Заключается в экономном использовании энергетических ресурсов при ухудшении условий жизни, повышении устойчивости клеток и тканей. Проявляется в снижении интенсивности обменных процессов, замедлении скорости роста и развития, летнем сбрасывании листьев, минимизации растений.… Наиболее выражен у растений и пойкилотермных животных, у млекопитающих и птиц – только у гетеротермных видов, обладающих способностью впадать в спячку.

Избегание неблагоприятных условий среды – характерно для всех живых существ. Прохождение жизненных циклов в наиболее благоприятное время года (активные процессы – в вегетационный сезон, зимой – состояние покоя). Для растений – защищенность почек возобновления и молодых тканей снежным покровом, подстилкой; отражение солнечных лучей.

Многие мелкие растения переносят низкие зимние температуры, зимуя под снегом, не имея никаких адаптивных черт в виде изменения органов или клеток. У некоторых из них адаптации проявляются не по отношению к температуре, а по отношению к защитному фактору.

ПРИМЕР – перезимовка мелких растений под слоем опада и снега; полегание с наступлением морозом ветвей кедрового стланика (Pinus pumila) на поверхность. Вторая очень интересная реакция стланика на холод. Она вызвана неравномерным развитием толщины годичных колец – более узких с нижней стороны побегов. По мере замерзания клеточного сока происходит преимущественное увеличение поверхности побега с той стороны, где кольца шире. Постепенно побег распрямляется и, принимая горизонтальное положение, ложится на землю. Весной происходит обратный процесс, но более быстрый. Аналогично, по-видимому, ведет себя и ольховник, имеющий такую же ЖФ, как и кедровый стланик.

Извилистость стволов каменных берез некоторыми исследователями тоже трактуется, как адаптация вида к холоду. «Извиваясь», ствол дерева еще какое-то время задерживается в более теплом приземном слое. Это имеет место, как на европейском Севере, так и на Севере Дальнего Востока. Следует отметить также неравномерность распускания листьев в кронах березы, и разрастание нижних ветвей, прижимающихся к поверхности и укрывающих корнеобитаемый слой.

***Состояния покоя***

Все растения и животные подготавливаются к зиме, при этом замедляются физиолого-биохимические процессы.

У растений прекращается рост. У древесных пород, впадающих в состояние покоя, интенсивность дыхания снижается до 1/200 – 1/400 от летнего. Органический покой характерен для плодов, клубней, почек (спящие почки). Они не прорастают, не распускаются до весны или до поры, пока не получат «сигнал» факторов среды, пока не произойдут биохимические реакции в эмбриональных клетках и тканях. Глубокий покой – наступает одновременно с органическим; степень глубины зависит от вида растений и условий осени; обеспечивает морозоустойчивость. Вынужденный покой – задержка весеннего развития из-за неблагоприятных условий.

У животных тоже несколько состояний покоя. Спячка – летняя – из-за высоких температур и дефицита воды, зимняя – из-за холода. Не всегда у млекопитающих во время зимнего сна замедляются обменные процессы – у бурых и белых медведей зимой рождаются детеныши. Анабиоз – состояние организма, при котором жизненные процессы настолько замирают, что признаки жизни отсутствуют. Организм обезвоживается и потому может переносить очень низкие температуры (до -271 °С), но при этом не происходит нарушения макромолекул в клетках. Анабиоз характерен для спор, семян, высохших лишайников, муравьев, простейших одноклеточных.

**Диапауза** – состояние временной пониженной физиологической активности – свойственна членистоногим. В этот период замедляются процессы обмена, повышается устойчивость к неблагприятным условиям среды. Различают зимнюю и летнюю (у дождевых червей, укольчатого шелкопряда, дубовой и ореховой павлиноглазки, листоедов) диапаузы. Может наступать на определенной стадии развития (куколки, гусеницы, яйца), длится от нескольких недель до года и часто не связана с ухудшением условий. У сумчатых может непредсказуемо задержаться развитие плода до наступления благоприятного сочетания факторов среды – ответная «спячка».

**Поведенческие реакции**. Все животные активно перемещаются в места с более благоприятными температурами (в жару – в тень, в холодные дни – на солнце или в укрытие), скучиваются или рассредоточиваются, во время спячки скручиваются клубком, выбирают или создают убежища с определенным климатом, проявляют активность в определенное время суток.

При понижении температуры переходят на питание более калорийной пищей (олени – лишайники, чозения; белки – семена хвойных). Для животных – разные формы поведения. В качестве примера можно привести смену стаций обитаний эктотермными видами (насекомые, членистоногие, пресмыкающиеся) в разных зонах (правило смены ярусов) и в разное время суток, эндотермными видами – обустройство жилищ, гнезд и смена места пребывания при резкой смене условий среды в течение суток, миграции при смене сезонов года.

Виды сходно реагируют на совокупность факторов, но нет видов и популяций, реагирующих на них совершенно одинаково. Может быть, они различаются по реакции всего на один фактор, и то незначительно, но и этого достаточно, чтобы занять в одном биоценозе разные местообитания – микросайты (пример ольховника и кедрового стланика). Особенно четко различия в экологических требованиях проявляются на границах ареалов, в экстремальных условиях произрастания. Этими различиями определяется избирательное отношение к заселяемым территориям и многовидовой характер сообществ. На разных почвах в разных климатических зонах формируются разные экосистемы. В свою очередь в них создаются неодинаковые условия для животных и микроорганизмов. Исторически приспосабливаясь к абиотическим факторам среды, вступая во взаимоотношения (биотические, трофические) друг с другом, растения, животные и микроорганизмы распределяются в пространстве по различным средам, формируя самые разнообразные экосистемы (биогеоценозы), в конечном итоге объединяющиеся в мегаэкосистему – биосферу Земли.

**Лекция 6. СРЕДЫ ОБИТАНИЯ И ИХ ХАРАКТЕРИСТИКИ**

**Москалюк Т.А.**

*Список литературы:*

Степановских А.С. Общая экология: Учебник для вузов. М.: ЮНИТИ, 2001. 510 с.

Радкевич В.А. Экология. Минск: Вышэйшая школа, 1998. 159 с.

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества / Пер. с англ. М.: Мир, 1989. В 2-х томах.

Шилов И.А. Экология. М.: Высшая школа, 2003. 512 с. (комменсализм, МУТУАЛИЗМ)

Водная среда обитания

Наземно-воздушная среда обитания

Почва, как среда обитания

Организм, как среда обитания

Биологические ритмы

Жизненные формы

В процессе исторического развития живые организмы освоили четыре среды обитания. Первая – вода. В воде жизнь зародилась и развивалась многие миллионы лет. Вторая – наземно-воздушная – на суше и в атмосфере возникли и бурно адаптировались к новым условиям растения и животные. Постепенно преобразуя верхний слой суши - литосферы, они создали третью среду обитания – почву, а сами стали четвертой средой обитания.

**Водная среда обитания - гидросфера**

|  |  |
| --- | --- |
| http://www.botsad.ru/images3/image11.gif | Вода покрывает 71% площади земного шара и составляет1/800 часть объема суши или 1370 м3. Основная масса воды сосредоточена в морях и океанах – 94-98%, в полярных льдах содержится около 1,2% воды и совсем малая доля – менее 0,5%, в пресных водах рек, озер и болот. Соотношения эти постоянны, хотя в природе, не переставая, идет круго-ворот воды (рис. 1).  В водной среде обитает около 150 000 видов животных и 10 000 растений, что составляет соответственно всего 7 и 8 % от общего числа видов Земли. На основании этого был сделан вывод о том, что на суше эволюция шла намного интенсивнее, чем в воде.  |

|  |  |
| --- | --- |
| http://www.botsad.ru/images3/image12.gif | В морях-океанах, как в горах, выражена вертикальная зональность. Особенно сильно различаются по экологии пелагиаль – вся толща воды, и бенталь – дно. Толща воды – пелагиаль, по вертикали делится на несколько зон: **эпипелигеаль, батипелигеаль, абиссопелигиаль и ультраабиссопелигиаль** (рис. 2). В зависимости от крутизны спуска и глубины на дне тоже выделяют несколько зон, которым соответствуют указанные зоны пелагиали:- литоральная – кромка берега, заливаемая во время приливов.- супралиторальная – часть берега выше верхней приливной черты, куда долетают брызги прибоя.- сублиторальная – плавное понижение суши до 200м.- батиальная – крутое понижение суши (материковый склон), - абиссальная – плавное понижение дна океанского ложа; глубина обеих зон вместе достигает 3-6 км. - ультраабиссальная – глубоководные впадины от 6 до 10 км. |

**Экологические группы гидробионтов.** Наибольшим разнообразием жизни отличаются теплые моря и океаны (40000 видов животных) в области экватора и тропиках, к северу и югу происходит обеднение флоры и фауны морей в сотни раз. Что касается распределения организмов непосредственно в море, то основная масса их сосредоточена в поверхностных слоях (эпипелагиаль) и в сублиторальной зоне. В зависимости от способа передвижения и пребывания в определенных слоях, морские обитатели подразделяются на три экологические группы: **нектон, планктон и бентос.**

**Нектон** (nektos – плавающий) - активно передвигающиеся крупные животные, способные преодолевать большие расстояния и сильные течения: рыбы, кальмары, ластоногие, киты. В пресных водоемах к нектону относятся и земноводные и множество насекомых.

**Планктон** (planktos – блуждающий, парящий) – совокупность растений (фитопланктон: диатомовые, зеленые и сине-зеленые (только пресные водоемы) водоросли, растительные жгутиконосцы, перидинеи и др.) и мелких животных организмов (зоопланктон: мелкие ракообразные, из более крупных – крылоногие моллюски, медузы, гребневики, некоторые черви), обитающих на разной глубине, но не способных к активным передвижениям и к противостоянию течениям. В состав планктона входят и личинки животных, образуя особую группу – нейстон. Это пассивно плавающее «временное» население самого верхнего слоя воды, представленное разными животными (десятиногие, усоногие и веслоногие ракообразные, иглокожие, полихеты, рыбы, моллюски и др.) в личиночной стадии. Личинки, взрослея, переходят в нижние слои пелагели. Выше нейстона располагается плейстон – это организмы, у которых верхняя часть тела растет над водой, а нижняя – в воде (ряска – Lemma, сифонофоры и др.). Планктон играет важную роль в трофических связях биосферы, т.к. является пищей для многих водных обитателей, в том числе основным кормом для усатых китов (Myatcoceti).

**Бентос** (benthos – глубина) – гидробионты дна. Представлен в основном прикрепленными или медленно передвигающимися животными (зообентос: фораминефоры, рыбы, губки, кишечнополостные, черви, плеченогие моллюски, асцидии, и др.), более многочисленными на мелководье. На мелководье в бентос входят и растения (фитобентос: диатомовые, зеленые, бурые, красные водоросли, бактерии). На глубине, где нет света, фитобентос отсутствует. У побережий встречаются цветковые растения зостера, рупия. Наиболее богаты фитобентосом каменистые участки дна.

В озерах зообентос менее обилен и разнообразен, чем в море. Его образуют простейшие (инфузории, дафнии), пиявки, моллюски, личинки насекомых и др. Фитобентос озер образован свободно плавающими диатомеями, зелеными и сине-зелеными водорослями; бурые и красные водоросли отсутствуют.

Укореняющиеся прибрежные растения в озерах образуют четко выраженные пояса, видовой состав и облик которых согласуются с условиями среды в пограничной зоне «суша-вода». В воде у самого берега растут гидрофиты – полупогруженные в воду растения (стрелолист, белокрыльник, камыши, рогоз, осоки, трищетинник, тростник). Они сменяются гидатофитами – растениями, погруженными в воду, но с плавающими листьями (лотос, ряски, кубышки, чилим, такла) и – далее – полностью погруженными (рдесты, элодея, хара). К гидатофитам относятся и плавающие на поверхности растения (ряска).

Высокая плотность водной среды определяет особый состав и характер изменения жизнеобеспечивающих факторов. Одни из них те же, что и на суше – тепло, свет, другие специфические: давление воды (с глубиной увеличивается на 1 атм. на каждые 10 м), содержание кислорода, состав солей, кислотность. Благодаря высокой плотности среды, значения тепла и света с градиентом высоты изменяются гораздо быстрее, чем на суше.

Тепловой режим. Для водной среды характерен меньший приход тепла, т.к. значительная часть его отражается, и не менее значительная часть расходуется на испарение. Согласуясь с динамикой наземных температур, температура воды обладает меньшими колебаниями суточных и сезонных температур. Более того, водоемы существенно выравнивают ход температур в атмосфере прибрежных районов. При отсутствии ледового панциря моря в холодное время года оказывают отепляющее действие на прилегающие территории суши, летом – охлаждающее и увлажняющее.

Диапазон значений температуры воды в Мировом океане составляет 38° (от -2 до +36°С), в пресных водоемах – 26° (от -0,9 до +25°С). С глубиной температура воды резко падает. До 50 м наблюдаются суточные колебания температуры, до 400 – сезонные, глубже она становится постоянной, опускаясь до +1-3°С (в Заполярье близка к 0°С). Поскольку температурный режим в водоемах сравнительно стабилен, их обитателям свойственна стенотермность. Незначительные колебания температуры в ту или иную сторону сопровождается существенными изменениями в водных экосистемах.

Примеры: «биологический взрыв» в дельте Волги из-за понижения уровня Каспийского моря – разрастание зарослей лотоса (Nelumba kaspium), в южном Приморье – зарастание белокрыльником стариц рек (Комаровка, Илистая и др.) по берегам которых вырублена и сожжена древесная растительность.

В связи с разной степенью прогревания верхних и нижних слоев в течение года, приливами и отливами, течениями, штормами происходит постоянное перемешивание водных слоев. Роль перемешивания воды для водных обитателей (гидробионтов) исключительно велика, т.к. при этом выравнивается распределение кислорода и питательных веществ внутри водоемов, обеспечивая обменные процессы между организмами и средой.

|  |  |
| --- | --- |
| http://www.botsad.ru/images3/image13.gif | В стоячих водоемах (озерах) умеренных широт весной и осенью имеет место вертикальное перемешивание, и в эти сезоны температура во всем водоеме становится однородной, т.е. наступает **гомотермия.** Летом и зимой в результате резкого усиления прогревания или охлаждения верхних слоев перемешивание воды прекращается. Это явление называется температурной дихотомией, а период временного застоя – стагнацией (летней или зимней). Летом более легкие теплые слои остаются на поверхности, располагаясь над тяжелыми холодными (рис. 3). Зимой, наоборот, в придонном слое более теплая вода, так как непосредственно подо льдом температура поверхностных вод меньше +4°С и они в силу физико-химических свойств воды становятся более легкими, чем вода с температурой выше +4°С. В периоды стагнаций четко выделяются три слоя: верхний (эпилимнион) с наиболее резкими сезонными колебаниями температуры воды, средний (металимнион или термоклин), в котором происходит резкий скачок температур, и придонный (гиполимнион), в котором температура в течение года изменяется слабо. В периоды стагнаций в толще воды образуется дефицит кислорода – летом в придонной части, а зимой и в верхней, вследствие чего в зимний период нередко происходят заморы рыбы.  |

**Световой режим.** Интенсивность света в воде сильно ослаблена из-за его отражения поверхностью и поглощения самой водой. Это сильно сказывается на развитии фотосинтезирующих растений. Чем меньше прозрачность воды, тем сильнее поглощается свет. Прозрачность воды лимитируется минеральными взвесями, планктоном. Уменьшается она при бурном развитии мелких организмов летом, а в умеренных и северных широтах – еще и зимой, после установления ледового покрова и укрытия его сверху снегом.

В океанах, где вода очень прозрачна, на глубину 140 м проникает 1% световой радиации, а в небольших озерах на глубине 2 м проникает всего лишь десятые доли процента. Лучи разных частей спектра поглощаются в воде неодинаково, вначале поглощаются красные лучи. С глубиной становится все темнее, и цвет воды становится вначале зеленым, затем голубым, синим и в конце – сине-фиолетовым, переходя в полный мрак. Соответственно меняют цвет и гидробионты, адаптирующиеся не только к составу света, но и к его недостатку – хроматическая адаптация. В светлых зонах, на мелководьях, преобладают зеленые водоросли (Chlorophyta), хлорофилл которых поглощают красные лучи, c глубиной они сменяются бурыми (Phaephyta) и далее красными (Rhodophyta). На больших глубинах фитобентос отсутствует.

К недостатку света растения приспособились развитием хроматофоров крупных размеров, обеспечивающих низкую точку компенсации фотосинтеза, а также увеличением площади ассимилирующих органов (индекса листовой поверхности). Для глубоководных водорослей типичны сильно рассеченные листья, пластинки листьев тонкие, просвечивающиеся. Для полупогруженных и плавающих растений характерна гетерофиллия – листья над водой такие же, как у наземных растений, имеют цельную пластинку, развит устьичный аппарат, а в воде листья очень тонкие, состоят из узких нитевидных долей.

**Гетерофиллия:** кубышки, кувшинки, стрелолист, чилим (водяной орех).

Животные, как и растения, закономерно меняют свою окраску с глубиной. В верхних слоях они ярко окрашены в разные цвета, в сумеречной зоне (морской окунь, кораллы, ракообразные) окрашены в цвета с красным оттенком – удобнее скрываться от врагов. Глубоководные виды лишены пигментов.

Характерными свойствами водной среды, отличными от суши, являются высокая плотность, подвижность, кислотность, способность растворения газов и солей. Для всех этих условий у гидробионтов исторически выработаны соответствующие приспособления-адаптации.

Каковы **приспособления гидробионтов к высокой плотности воды**?

Воде свойственна высокая плотность (1 г/см3, что в 800 раз больше плотности воздуха) и вязкость.

1) У растений очень слабо развиты или вовсе отсутствуют механические ткани – им опора сама вода. Большинству свойственна плавучесть, за счет воздухоносных межклеточных полостей. Характерно активное вегетативное размножение, развитие гидрохории – вынос цветоносов над водой и распространение пыльцы, семян и спор поверхностными течениями.

2) У живущих в толще воды и активно плавающих животных тело имеет обтекаемую форму и смазано слизью, уменьшающей трение при передвижении. Развиты приспособления для повышения плавучести: скопления жира в тканях, плавательные пузыри у рыб, воздухоносные полости у сифонофор. У пассивно плавающих животных увеличивается удельная поверхность тела за счет выростов, шипов, придатков; тело уплощается, происходит редукция скелетных органов. Разные способы передвижения: изгибание тела, с помощью жгутиков, ресничек, реактивный способ передвижения (головомоллюски).

У придонных животных исчезает или слабо развит скелет, увеличиваются размеры тела, обычна редукция зрения, развитие осязательных органов.

Каковы **приспособления гидробионтов к подвижности воды**?

Характерная черта водной среды – подвижность. Она обусловлена приливами и отливами, морскими течениями, штормами, разными уровнями высотных отметок русел рек.

1) В проточных водоемах растения прочно прикрепляются к неподвижным подводным предметам. Донная поверхность для них в первую очередь – субстрат. Это зеленые (Cladophora) и диатомовые (Diatomeae) водоросли, водяные мхи. Мхи даже образуют плотный покров на быстрых перекатах рек. В прибойно-отливной полосе морей и многие животные имеют приспособления для прикрепления ко дну (брюхоногие моллюски, усоногие раки), или же прячутся в расщелинах.

2) У рыб проточных вод тело в поперечнике круглое, а у рыб, обитающих у дна, как и у придонных беспозвоночных животных, тело плоское. У многих на брюшной стороне есть органы фиксации к подводным предметам.

Каковы **приспособления гидробионтов к солености воды**?

Природным водоемам свойствен определенный химический состав. Преобладают карбонаты, сульфаты, хлориды. В пресных водоемах концентрация солей не более 0,5 г/, в морях – от 12 до 35 г/л (промилле – десятые доли процента). При солености более 40 промилле водоем называют гипергалинным или пересоленным.

1) В пресной воде (гипотоническая среда) хорошо выражены процессы осморегуляции. Гидробионты вынуждены постоянно удалять проникающую в них воду, они гомойосмотичны (инфузории каждые 2-3 минуты «прокачивают» через себя количество воды, равное ее весу). В соленой воде (изотоническая среда) концентрация солей в телах и тканях гидробионтов одинакова (изотонична) с концентрацией солей, растворенных в воде – они пойкилоосмотичны. Поэтому у обитателей соленых водоемов осморегуляторные функции не развиты, и они не смогли заселить пресные водоемы.

2) Водные растения способны поглощать воду и питательные вещества из воды – «бульона», всей поверхностью, поэтому у них сильно расчленены листья и слабо развиты проводящие ткани и корни. Корни служат в основном для прикрепления к подводному субстрату. У большинства растений пресных водоемов есть корни.

Типично морские и типично пресноводные виды – стеногалинные, не переносят значительных изменений в солености воды. Эвригалинных видов немного. Они обычны в солоноватых водах (пресноводный судак, щука, лещ, кефаль, приморские лососи).

Каково **отношение гидробионтов к составу газов в воде**?

В воде кислород важнейший экологический фактор. Источник его – атмосфера и фотосинтезирующие растения. При перемешивании воды, особенно в проточных водоемах и при уменьшении температуры содержание кислорода возрастает. Некоторые рыбы очень чувствительны к дефициту кислорода (форель, гольян, хариус) и потому предпочитают холодные горные реки и ручьи. Другие рыбы (карась, сазан, плотва) неприхотливы к содержанию кислорода и могут жить на дне глубоких водоемов. Многие водяные насекомые, личинки комаров, легочные моллюски тоже толерантны к содержанию кислорода в воде, потому-что они время от времени поднимаются к поверхности и заглатывают свежий воздух.

Углекислого газа в воде достаточно – почти в 700 раз больше, чем в воздухе. Он используется в фотосинтезе растений и идет на формирование известковых скелетных образований животных (раковины моллюсков, покровы ракообразных, каркасы радиолярий и др.).

Каково **отношение гидробионтов к кислотности**?

В пресноводных водоемах кислотность воды, или концентрация водородных ионов, варьирует гораздо сильнее, чем в морских – от pH=3,7-4,7 (кислые) до pH=7,8 (щелочные). Кислотностью воды определяется во многом видовой состав растений гидробионтов. В кислых водах болот растут сфагновые мхи и живут в обилии раковинные корненожки, но нет моллюсков-беззубок (Unio), редко встречаются другие моллюски. В щелочной среде развиваются многие виды рдестов, элодея. Большинство пресноводных рыб живут в диапазоне pH от 5 до 9 и массово гибнут за пределами этих значений.

Кислотность морской воды убывает с глубиной.

**Об экологической пластичности гидробионтов.** Пресноводные растения и животные экологически более пластичны (эвритермны, эвригаленны), чем морские, обитатели прибрежных зон более пластичны (эвритермны), чем глубоководные. Есть виды, обладающие узкой экологической пластичностью по отношению к одному фактору (лотос – стенотермный вид, рачок артемия (Artimia solina) – стеногаленный) и широкой – по отношению к другим. Более пластичны организмы в отношении тех факторов, которые более изменчивы. И именно они распространены более широко (элодея, корненожки Cyphoderia ampulla). Зависит пластичность и от возраста и фазы развития.

**Наземно-воздушная среда обитания**

В ходе эволюции эта среда была освоена позже, чем водная. Ее особенность заключается в том, что она газообразная, поэтому характеризуется низкими влажностью, плотностью и давлением, высоким содержанием кислорода. В ходе эволюции у живых организмов выработались необходимые анатомо-морфологические, физиологические, поведенческие и другие адаптации.

Животные в наземно-воздушной среде передвигаются по почве или по воздуху (птицы, насекомые), а растения укореняются в почве. В связи с этим, у животных появились легкие и трахеи, а у растений – устьичный аппарат, т.е. органы, которыми сухопутные обитатели планеты усваивают кислород прямо из воздуха. Сильное развитие получили скелетные органы, обеспечивающие автономность передвижения по суше и поддерживающие тела со всеми его органами в условиях незначительной плотности среды, в тысячи раз меньшей по сравнению с водой. Экологические факторы в наземно-воздушной среде отличаются от других сред обитания высокой интенсивностью света, значительными колебаниями температуры и влажности воздуха, корреляцией всех факторов с географическим положением, сменой сезонов года и времени суток. Воздействия их на организмы неразрывно связано с движением воздуха и положения относительно морей и океанов и сильно отличаются от воздействия в водной среде (табл. 1).

Таблица 5

Условия обитания организмов воздушной и водной среды

(по Д. Ф. Мордухай-Болтовскому, 1974)

|  |  |
| --- | --- |
| **Условия (факторы) обитания**  | Значение условий для организмов |

|  |  |  |
| --- | --- | --- |
|   | воздушной среды  | водной среды |

|  |  |  |
| --- | --- | --- |
| Влажность | Очень важное (часто в дефиците) | Не имеет (всегда в избытке) |
| Плотность  | Незначительное(за исключением почвы) | Большое по сравнению с ее ролью для обитателей воздушной среды  |
| Давление  | Почти не имеет  | Большое (может достигать 1000 атмосфер)  |
| Температура  | Существенное (колеблется в очень больших пределах – от -80 до +1ОО°С и более)  | Меньшее по сравнению со значением для обитателей воздушной среды (колеблется гораздо меньше, обычно от -2 до +40°С)  |
| Кислород  | Несущественное(большей частью в избытке) | Существенное (часто в дефиците) |
| Взвешенные вещества | Неважное; не используются в пищу (главным образом минеральные) | Важное (источник пищи, особенно органические вещества) |
| Растворенные вещества в окружающей среде  | В некоторой степени (имеют значение только в почвенных растворах) | Важное (в определенном количестве необходимы) |

У животных и растений суши выработались свои, не менее оригинальные адаптации на неблагоприятные факторы среды: сложное строение тела и его покровов, периодичность и ритмика жизненных циклов, механизмы терморегуляции и пр. Выработалась целенаправленная подвижность животных в поисках пищи, появились переносимые ветром споры, семена и пыльца растений, а также растения и животные, жизнь которых всецело связана с воздушной средой. Сформировалась исключительно тесная функциональная, ресурсная и механическая взаимосвязь с почвой.

Многие из адаптаций были рассмотрены нами выше, в качестве примеров при характеристике абиотических факторов среды. Поэтому сейчас повторяться нет смысла, т.б., что к ним мы вернемся еще на практических занятиях

**Почва как среда обитания**

Земля - единственная из планет имеет почву (эдасфера, педосфера)– особенную, верхнюю оболочку суши. Эта оболочка сформировалась в исторически обозримое время – она ровесница сухопутной жизни на планете. Впервые на вопрос о происхождении почвы ответил М.В. Ломоносов ("О слоях земли"): "…почва произошла от согнития животных и растительных тел … долготою времени…". А великий русский ученый Вас. Вас. Докучаев (1899: 16) впервые назвал почву самостоятельным природным телом и доказал, что почва есть "…такое же самостоятельное естественноисторическое тело, как любое растение, любое животное, любой минерал … оно есть результат, функция совокупной, взаимной деятельности климата данной местности, ее растительных и животных организмов, рельефа и возраста страны…, наконец, подпочвы, т.е. грунтовых материнских горных пород. … Все эти агенты-почвообразователи, в сущности, совершенно равнозначные величины и принимают равноправное участие в образовании нормальной почвы…".

И уже современный известный ученый почвовед Н.А. Качинский ("Почва, ее свойства и жизнь", 1975) дает следующее определение почвы: "Под почвой надо понимать все поверхностные слои горных пород, переработанные и измененные совместным воздействием климата (свет, тепло, воздух, вода), растительных и животных организмов".

Основными структурными элементами почвы являются: минеральная основа, органическое вещество, воздух и вода.

**Минеральная основа (скелет)** (50-60% всей почвы) – это неорганическое вещество, образовавшееся в результате подстилающей горной (материнской, почвообразующей) породы в результате ее выветривания. Размеры скелетных частиц: от валунов и камней до мельчайших песчинок и илистых частиц. Физико-химические свойства почв обусловлены в основном составом почвообразующих пород.

От соотношения в почве глины и песка, размеров фрагментов, зависят проницаемость и пористость почвы, обеспечивающие циркуляцию, как воды, так и воздуха. В умеренном климате идеально, если почва образована равными количествами глины и песка, т.е. представляет суглинок. В этом случае почвам не грозит ни переувлажнение, не пересыхание. И то и другое одинаково губительно как для растений, так для и животных.

**Органическое вещество** – до 10% почвы, образуется из отмершей биомассы (растительная масса – опад листьев, ветвей и корней, валежные стволы, ветошь травы, организмы погибших животных), измельченной и переработанной в почвенный гумус микроорганизмами и определенными группами животных и растений. Более простые элементы, образовавшиеся в результате разложения органики, вновь усваиваются растениями и вовлекаются в биологический круговорот.

**Воздух** (15-25%) в почве содержится в полостях – порах, между органическими и минеральными частицами. При отсутствии (тяжелые глинистые почвы) или заполнении пор водой (во время подтоплений, таяния мерзлоты) в почве ухудшается аэрация и складываются анаэробные условия. В таких условиях тормозятся физиологические процессы организмов, потребляющих кислород – аэробов, разложение органики идет медленно. Постепенно накапливаясь, они образуют торф. Большие запасы торфа характерны для болот, заболоченных лесов, тундровых сообществ. Торфонакопление особенно выражено в северных регионах, где холодность и переувлажнение почв взаимообусловливают и дополняют друг друга.

**Вода** (25-30%) в почве представлена 4 типами: гравитационной, гигроскопической (связанной), капиллярной и парообразной.

*Гравитационная* – подвижная вода, занимают широкие промежутки между частицами почвы, просачивается вниз под собственной тяжестью до уровня грунтовых вод. Легко усваивается растениями.

*Гигроскопическая, или связанная* – адсорбируется вокруг коллоидных частиц (глина, кварц) почвы и удерживается в виде тонкой пленки за счет водородных связей. Освобождается от них при высокой температуре (102-105°С). Растениям она недоступна, не испаряется. В глинистых почвах такой воды до 15%, в песчаных – 5%.

*Капиллярная* – удерживается вокруг почвенных частиц силой поверхностного натяжения. По узким порам и каналам – капиллярам, поднимается от уровня грунтовых вод или расходится от полостей с гравитационной водой. Лучше удерживается глинистыми почвами, легко испаряется. Растения легко поглощают ее.

*Парообразная* – занимает все свободные от воды поры. Испаряется в первую очередь.

Осуществляется постоянный обмен поверхностных почвенных и грунтовых вод, как звено общего круговорот воды в природе, меняющий скорость и направление в зависимости от сезона года и погодных условий.

***Строение почвенного профиля***

Строение почв неоднородно как по горизонтали, так и по вертикали. Горизонтальная неоднородность почв отражает неоднородность размещения почвообразующих пород, положения в рельефе, особенности климата и согласуется с распределением по территории растительного покрова. Для каждой такой неоднородности (типа почв) характерна своя вертикальная неоднородность, или почвенный профиль, формирующийся в результате вертикальной миграции воды, органических и минеральных веществ. Этот профиль представляет собой совокупность слоев, или горизонтов. Все процессы почвообразования протекают в профиле с обязательным учетом его расчленения на горизонты.

Независимо от типа почвы в ее профиле выделяют три основных горизонта, различающиеся по морфологическим и химическим свойствам между собой и между аналогичными горизонтами в других почвах:

**1. Перегнойно-аккумулятивный горизонт А.** В нем накапливается и преобразуется органическое вещество. После преобразования часть элементов из этого горизонта выносится с водой в нижележащие.

Этот горизонт наиболее сложный и важный из всего почвенного профиля по своей биологической роли. Он состоит из лесной подстилки – А0, образованной наземным опадом (отмершая органика слабой степени разложенности на поверхности почвы). По составу и мощности подстилки можно судить об экологических функциях растительного сообщества, его происхождении, стадии развития. Ниже подстилки располагается темноокрашенный гумусовый горизонт – А1, образованный измельченными, разной степени разложения остатками растительной массы и массы животных. В деструкции остатков участвуют позвоночные животные (фитофаги, сапрофаги, копрофаги, хищники, некрофаги). По мере измельчения органические частицы поступают в следующий нижний горизонт – элювиальный (А2). В нем происходит химическое разложение гумуса на простые элементы.

**2. Иллювиальный, или горизонт вмывания В**. В нем оседают и преобразуются в почвенные растворы соединения, вынесенные из горизонта А. Это гуминовые кислоты и их соли, вступающие в реакцию с корой выветривания и усваиваемые корнями растений.

**3. Материнская (подстилающая) порода (кора выветривания), или горизонт С.** Из этого горизонта – тоже после преобразования – минеральные вещества переходят в почву.

***Экологические группы почвенных организмов***

|  |  |
| --- | --- |
| http://www.botsad.ru/images3/image14.gif | Исходя из степени подвижности и размеров, вся почвенная фауна сгруппирована в следующие три экологические группы:**Микробиотип, или микробиота** (не путать с эндемиком Приморья – растением микробиотой перекрестнопарной!): организмы, представляющие промежуточное звено между растительными и животными организмами (бактерии, зеленые и сине-зеленые водоросли, грибы, простейшие одноклеточные). Это водные организмы, но мельче обитающих в воде. Живут в порах почвы, заполненных водой – микроводоемах. Основное звено детритной пищевой цепи. Могут высыхать, а с возобновлением достаточной влажности вновь оживают.**Мезобиотип, или мезобиота** – совокупность мелких, легко извлекающихся из почвы подвижных насекомых (нематоды, клещи (Oribatei), мелкие личинки, ногохвостки (Collembola) и др. Очень многочисленны – до миллионов особей на 1м2. Питаются детритом, бактериями. Пользуются естественными полостями в почве, сами не роют себе ходов. При снижении влажности уходят вглубь. Приспособления от высыхания: защитные чешуйки, сплошной толстый панцирь. "Паводки" мезобиота пережидает в пузырьках почвенного воздуха.**Макробиотип, или макробиота** – крупные насекомые, дождевые черви, подвижные членистоногие, живущие между подстилкой и почвой, другие животные, вплоть до роющих млекопитащих (кроты, землеройки). Преобладают дождевые черви (до 300 шт/м2). Каждому типу почв и каждому горизонту соответствует свой комплекс живых организмов, участвующих в утилизации органики – эдафон. Наиболее многочисленным и сложным составом живых организмов обладают верхние – органогенные слои-горизонты (рис. 4). В иллювиальном обитают только бактерии (серобактерии, азотфиксирующие), не нуждающиеся в кислороде. |

По степени связи со средой обитания в эдафоне выделяются три группы:

**Геобионты** – постоянные обитатели почвы (дождевые черви (Lymbricidae), многие первичнобескрылые насекомые (Apterigota)), из млекопитающих кроты, слепыши.

**Геофилы** – животные, у которых часть цикла развития проходит в другой среде, а часть – в почве. Это большинство летающих насекомых (саранчовые, жуки, комары-долгоножки, медведки, многие бабочки). Одни в почве проходят фазу личинки, другие – фазу куколки.

**Геоксены** – животные, иногда посещающие почву в качестве укрытия или убежища. К ним относятся все млекопитающие, живущие в норах, многие насекомые (таракановые (Blattodea), полужесткокрылые (Hemiptera), некоторые виды жуков).

Особая группа – **псаммофиты и псаммофилы** (мраморные хрущи, муравьиные львы); адаптированы к сыпучим пескам в пустынях. Приспособления к жизни в подвижной, сухой среде у растений (саксаул, песчаная акация, овсяница песчаная и др.): придаточные корни, спящие почки на корнях. Первые начинают расти при засыпании песком, вторые при сдувании песка. От заноса песком спасаются быстрым ростом, редукцией листьев. Плодам присуща летучесть, пружинистость. От засухи предохраняют песчаные чехлы на корнях, опробковение коры, сильно развитые корни. Приспособления к жизни в подвижной, сухой среде у животных (указаны выше, где рассматривался тепловой и влажный режимы): минируют пески – раздвигают их телом. У роющих животных лапы-лыжи – с наростами, с волосяным покровом.

Почва – промежуточная среда между водой (температурный режим, низкое содержание кислорода, насыщенность водяными парами, наличие воды и солей в ней) и воздухом (воздушные полости, резкие изменения влажности и температуры в верхних слоях). Для многих членистоногих почва была средой, через которую они смогли перейти от водного к наземному образу жизни.

Основными показателями свойств почвы, отражающими возможность ее быть средой обитания для живых организмов, являются гидротермический режим и аэрация. Или влажность, температура и структура почвы. Все три показателя тесно связаны между собой. С повышением влажности повышается теплопроводность и ухудшается аэрация почв. Чем выше температура, тем сильнее идет испарение. Непосредственно с этими показателями связаны понятия физической и физиологической сухости почв.

Физическая сухость обычна место при атмосферных засухах, в связи с резким сокращением поступления воды из-за долгого отсутствия осадков.

В Приморье такие периоды характерны для поздней весны и особенно сильно выражены на склонах южных экспозиций. Причем при одинаковом положении в рельефе и прочих сходных условиях произрастания, чем лучше развит растительный покров, тем быстрее наступает состояние физической сухости.

Физиологическая сухость – более сложное явление, оно обусловлено неблагоприятными условиями среды. Заключается в физиологической недоступности воды при достаточном, и даже избыточном ее количестве в почве. Как правило, физиологически недоступной становится вода при низких температурах, высоких засоленности или кислотности почв, наличии токсических веществ, недостатке кислорода. Одновременно недоступными становятся и растворимые в воде элементы питания: фосфор, сера, кальций, калий и др.

Из-за холодности почв, и обусловленными ею переувлажнением и высокой кислотностью, физиологически недоступны корнесобственным растениям большие запасы воды и минеральных солей во многих экосистемах тундры и северотаежных лесов. Этим объясняется сильное угнетение в них высших растений и широкое распространение лишайников и мхов, особенно сфагновых.

Одним из важных приспособлений к суровым условиям в эдасфере является **микоризное питание**. Практически все деревья имеют связь с грибами-микоризообразователями. Каждому виду дерева соответствует свой микоризообразующий вид гриба. За счет микоризы увеличивается активная поверхность корневых систем, а выделения гриба корнями высших растений легко усваиваются.

Как сказал В.В. Докучаев "…Почвенные зоны являются и зонами естественноисторическими: тут очевидна теснейшая связь климата, почвы, животных и растительных организмов…". Это хорошо видно на примере почвенного покрова в лесных районах на севере и юге Дальнего Востока

Характерной особенностью почв Дальнего Востока, формирующихся в условиях муссонного, т.е. очень влажного климата, является сильное вымывание элементов из элювиального горизонта. Но в северных и южных районах региона этот процесс неодинаков из-за разной теплообеспеченности местообитаний. Почвообразование на Крайнем Севере происходит в условиях короткого периода вегетации (не более 120 дней), и повсеместного распространения вечной мерзлоты. Недостаток тепла, часто сопровождается переувлажнением почв, низкой химической активностью выветривания почвообразующих пород и замедленным разложением органики. Жизнедеятельность почвенных микроорганизмов сильно угнетена, а усвоение питательных элементов корнями растений – заторможено. В результате северные ценозы отличаются низкой продуктивностью – запасы древесины в основных типах лиственничных редколесий не превышают 150 м2/га. При этом накопление отмершей органики превалирует над ее разложением, вследствие чего формируются мощные торфянистые и гумусовые горизонты, в профиле высоко содержание гумуса. Так, в северных лиственничниках мощность лесной подстилки достигает 10-12 см, а запасы недифференцированной массы в почве – до 53% от общего запаса биомассы насаждения. Одновременно идет вынос элементов за пределы профиля, а при близком залегании мерзлоты они аккумулируются в иллювиальном горизонте. В почвообразовании, как во всех холодных областях северного полушария, ведущий процесс – подзолообразовательный. Зональными почвами на северном побережье Охотского моря являются Al-Fe-гумусовые подзолы, в континентальных районах – подбуры. Во всех районах Северо-Востока обычны торфяные почвы с многолетней мерзлотой в профиле. Для зональных почв характерна резкая дифференциация горизонтов по цвету.

В южных районах климат имеет черты, сходные с климатом влажных субтропиков. Ведущими факторами почвообразования в Приморье на фоне высокой влажности воздуха служат временно-избыточное (пульсирующее) увлажнение и продолжительный (200 дн), очень теплый вегетационный период. Ими обусловливается ускорение делювиальных процессов (выветривание первичных минералов) и очень быстрое разложение отмершей органики на простые химические элементы. Последние не выносятся за пределы системы, а перехватываются растениями и почвенной фауной. В смешанных широколиственных лесах на юге Приморья за лето "перерабатывается" до 70% годичного опада, а мощность подстилки не превышает 1,5-3 см. Между горизонтами почвенного профиля зональных бурых почв границы выражены слабо.

При достаточном количестве тепла главную роль в почвообразовании играет гидрологический режим. Все ландшафты Приморского края известный дальневосточный ученый-почвовед Г.И. Иванов разделил на ландшафты быстрого, слабо сдержанного и затрудненного водообмена.

В ландшафтах быстрого водообмена ведущим является **буроземообразовательный процесс**. Почвы этих ландшафтов, они же и зональные – бурые лесные под хвойно-широколиственными и широколиственными лесами и буро-таежные – под хвойными, отличаются очень высокой продуктивностью. Так, запасы древостоев в чернопихтово-широколиственных лесах, занимающих нижние и средние частях северных склонов на слабоскелетных суглинках достигают 1000 м3/га. Бурые почвы отличаются слабо выраженной дифференциацией генетического профиля.

В ландшафтах слабо сдержанного водообмена буроземообразование сопровождается оподзоливанием. В профиле почв, помимо гумусового и иллювиального горизонтов, выделяется осветленный элювиальный и появляются признаки дифференциации профиля. Им присущи слабокислая реакция среды и высокое содержание гумуса в верхней части профиля. Продуктивность этих почв меньше - запасы древостоев на них снижаются до 500 м3/га.

В ландшафтах затрудненного водообмена из-за систематического сильного переувлажнения в почвах создаются анаэробные условия, развиваются процессы оглеения и оторфованности гумусового слоя, Для них наиболее типичны буро-таежные глеево-оподзоленные, торфянисто- и торфяно-глеевые почвы под пихтово-еловыми лесами, буро-таежные торфянистые и торфяно-оподзоленные – под лиственничниками. Из-за слабой аэрации снижаются биологическая активность, увеличивается мощность органогенных горизонтов. Профиль резко разграничен на гумусовый, элювиальный и иллювиальный горизонты.

Поскольку каждому типу почв, каждой почвенной зоне свойственны свои особенности, то и организмы отличаются избирательностью по отношению к этим условиям. По облику растительного покрова можно судить о влажности, кислотности, теплообеспеченности, засоленности, составе материнской породы и прочих характеристиках почвенного покрова.

Не только флора и структура растительности, но и фауна, за исключением микро- и мезофауны, специфична для разных почв. Например, около 20 видов жуков – галофилы, обитают только в почвах с повышенной соленостью. Даже дождевые черви наибольшей численности достигают во влажных, теплых, с мощным органогенным слоем почвах.

**Организм как среда обитания**

Между организмами существуют не только трофические, но и топические связи. Результатом их является создание одним организмом определенных экологических условий для другого, или по выражению В.К. Беклемишева "кондиционирование" среды. Под пологом леса формируется свой микроклимат, благоприятный для жизни многих животных и микроорганизмов. Здесь меньше амплитуда температурных колебаний, более высокая влажность, ослаблена сила ветра по сравнению с открытым пространством. На деревьях находится среда обитания для лиан ( в лесах Южного Приморья) и эпифитных лишайников (высокогорные и северные районы Дальнего Востока), в дуплах и расщелинах стволов устраивают жилища птицы и змеи.

Для животных и растений, которые поселяются на или внутри другого организма, последний является средой обитания или жизни. Взаимоотношения между ними называются **симбиозом** (symbiosis –совместная жизнь). Различают несколько форм симбиотических отношений, основные: комменсализм, паразитизм и мутуализм.

**Комменсализм** – тесная связь между организмами, при которой хозяин не получает ни пользы, ни вреда. Пример – лишайники на деревьях.

**Паразитизм** – самая распространенная форма симбиоза. Организм хозяина является стацией обитания, биотопом для организма-паразита. Паразитизм отличается от хищничества тем, что пищей хищнику служат много жертв, а паразит живет за счет одного или нескольких хозяев и редко убивает их сразу.

Паразитизм – древний образ жизни. Внутриклеточные паразиты обнаружены у простейших (бактерии, сине-зеленые водоросли) и одноклеточных эукариотов (диатомовые, красные и зеленые водоросли, амебы, радиолярии). А среди многоклеточных организмов нет ни одного, который не имел бы в своем теле (реже – на теле) паразитов. Чем сложнее строение организма и его органов, тем более разнообразнее условия, в которых могут проживать его сожители (и тем они многочисленнее).

Английский ученый А.Е. Шитли писал, что каждая птица – представляет собой настоящий летающий зоопарк. Перья служат пищей клещам-пухоедам, кожа – блохам, вшам, москитам. Во внутренних органах множество разных червей, в крови – бактерий. В свою очередь перечисленные паразиты тоже служат средой жизни для других, более мелких паразитов – это гиперпаразитизм. Автор сказки о Гулливере, Джонатан Свифт удачно отразил данное явление в высказывании:

Под микроскопом он открыл, что на блохе,

Живет блоху кусающая блошка;

На блошке той – блошинка-крошка,

В блошинку же вонзает зуб сердито

Блошиночка… и так ad infinitum, т.е. без конца

Более половины всех видов на Земле относятся к паразитам. Все паразиты делятся на две группы:

**Эктопаразиты** – наружные паразиты, обитающие на поверхности тела хозяина и внедряющиеся в него органами питания, присосками (пиявки) или гаусториями (растения). Эктопаразиты животных: клещи, пиявки, блохи, клопы; эктопаразиты растений: повилики (Cuscuta), омела, Петров крест, и др.

**Эндопаразиты** – паразиты, живущие внутри тела хозяина (гельминты, бактерии, вирусы, простейшие). У растений-эндопаразитов только органы размножения выходят наружу, как у видов рода Rafflesia, или гнездовки клобучковой – Neottianthe cucullata (сем. Орхидные), пучкоцвета трубкоцветкового (Phacellanthus tubiflorus) и вертляницы одноцветковой (Monotropa uniflora) в приморских лесах. То же самое наблюдается у дереворазрушающих грибов (трутовики, кожист. губки, опенок и др.)

Многие паразиты полностью утратили связь с внешним миром, и вступают в отношения с ним через своего хозяина. Каковы эти условия для хозяина, таковы они в итоге и для паразитирующих на нем организмов. Но между паразитом и хозяином существуют сложные внутренние взаимоотношения. Реагируя на выделения паразитов, организм хозяина вырабатывает защитные реакции – активный иммунитет. В крови вырабатываются белковые антитела, подавляющие жизнедеятельность паразитов. Выработка их стимулируется токсинами паразита и препятствует повторному заражению (гуморальный иммунитет). Если организм здоров, то проникновение в его организм патогенным организмам затруднено.

Так, хвойные деревья вырабатывают смолу, розоцветные – камедь, затягивающую механические повреждения. Они заселяются стволовыми вредителями и поражаются гнилями только в ослабленном состоянии. У многих особей в месте вторжения вредителей, образуются капсулы, изолирующие паразитов: галлы, разрастания побегов ("ведьмины метлы") – у растений, зооцицидии – у животных. В свою очередь на реакцию хозяина паразит вырабатывает свою защитную реакцию. Они стимулируют образование галл с камерой внутри – для защиты самих паразитов. Известны примеры выработки ферментов, облегчающих проникновение в тело хозяина и получение и него нужного вещества (безболезненные укусы кровососов и долгая несвертываемость крови после него)

***Преимущества паразитизма:***

- у паразитов нет проблем с поиском пищи; это дает им возможность быстрого роста, достижения больших размеров и высокого потенциала размножения;

- организм хозяина служит надежной защитой от неблагоприятных условий среды; нет опасности высыхания, изменения температурного, солевого и осмотического режимов.

У всех паразитов в процессе эволюции произошли анатомо-морфологические и физиологические изменения, заключающиеся в упрощении, вплоть до полной редукции отдельных органов. У ряда растений (заразиха, Петров крест, пучкоцвет, вертляница) редуцирован фотосинтетический аппарат и корни, листья представлены прозрачными чешуйками, а корни напоминают гифы грибов. У паразитов-животных редуцируются органы передвижения (крылья – у вшей), у живущих внутри кишечника и тканей (гельминтов) нет органов дыхания, зрения, конечностей, нет пигментации.

**Примеры крайнего упрощения организации эндопаразитов.** У ленточных червей, живущих в кишечнике млекопитающих и всасывающих пищу всей поверхностью, нет органов пищеварения. У саккулины из ракообразных, паразитирующей на крабах, внутренние органы представлены мантией, половыми железами и неразвитой нервной системы; тело саккулины состоит из небольшого мешочка, тонкие выросты которого пронизывают все тело и органы краба. У раффлезии, растущей на корнях лианы циссус, из всех надземных органов только огромный цветок.

Различают **стационарный паразитизм и временный**. При стационарном паразитизме симбиоз между особями длится долго, иногда всю жизнь. Паразиты могут быть постоянными, связанными с одним хозяином, и не переходят на другие виды, и периодическими – для прохождения полного цикла развития им необходим и промежуточный хозяин, в котором паразит проходит личиночную стадию (ленточные черви: свиной и бычий цепни, рыбы-сосальщики, иксодовые клещи – переносчики вируса клещевого энцефалита). При временном паразитизме паразиты лишь часть жизни связывают с хозяином (комары, гнус, овода, постельные клопы).

Выход из тела хозяина наружу чреват гибелью изнеженного, неприспособленного паразита. Но он необходим для размножения, и связанного с этим поиска нового хозяина. "Ячейки" размножения – цисты, пережидают период нахождения вне тела хозяина за счет толстой оболочки.

Паразитируют не только растение на растении и животное на животном, но существует паразитизм и между растением и животным. Сосущие насекомые – все паразиты, вредители. Наносят большой ущерб сельскому (тли, белокрылки, паутинный клещ и др.) и лесному (пилильщики, тли, побеговьюны) хозяйству.

**Мутуализм** – взаимоотношения, когда получают выгоду оба живых организма, или вида, т.е., когда в популяции одного из двух вида особи растут и (или) выживают и (или) размножаются в присутствии другого вида лучше, чем без него.

Виды получаемых преимуществ различны. Часто один из партнеров использует другого в качестве пищевого ресурса, взамен обеспечивает ему защиту от врагов или благоприятные условия для жизни (грибы-микоризообразователи и высшие растения). Вид, выигрывающий в пище, освобождает партнера от паразитов (рыбы-чистильщики), опыляет семена (клевер и шмели, пчелы и многие растения), или распространяет семена (птицы и ягодные растения, муравьи и джефферсония сомнительная, бурундуки и кедровый стланик, мелкие грызуны и аризема амурская, белка-летяга и орешки липы). В кишечнике очень большого количества животных, в том числе человека, содержится микрофлора, необходимая им для нормальной жизнедеятельности. При этом речь идет не об альтруизме между организмами, а о взаимной выгоде.

***Примеры***. Поведенческие взаимосвязи: обоюдная польза. Медоуказчик (птица) и капский медоед (зверь) в Африке. Медоуказчик легко разыскивает пчелиные гнезда и приводит к ним партнера. Медоед легко вскрывает гнезда, поедает мед и личинки пчел, а птице достаются остатки. Рыба-клоун и актиния. Рыба прячется в зарослях актинии, получая от нее защиту (у актинии ядовитые стрекающие нематоцисты), но и она защищает актинию, нападая на других рыб, в том числе врагов актинии. Рыбы-чистильщики и их клиенты. 45 видов рыб чистильщиков, поедающих с поверхности других рыб эктоаразитов, бактерий и отмершие ткани. Часто держатся на постоянных участках – "пунктах чистки". В Приморье – муравьи и джефферсония. Разведение растений или животных. Человек и культурные растения, домашние животные – не требуется пояснений. Муравьи и гусеницы бабочек-голубянок (классический пример). Первые две фазы личинки бабочек питаются цветками тимьяна. После третьей линьки личинку находит, муравей, питается сладкими выделениями из ее медоносной железы. Затем переносит гусеницу в муравейник, где она 11 м-цев пребывает в стадии куколки или спячке, а проснувшись питается личинками муравьев. Выйдя из куколки, бабочка покидает колонию муравьев. Грибы и муравьи, грибы и жуки. Грибы – источник пищи, насекомые – разносчики спор. Мутуализм и опыление. В простейших случаях одни и те же виды опыляются разными насекомыми, т.к. нектар и пыльца имеются в изобилии. У других растений нектар защищен от всех посетителей, только для определенных видов насекомых, имеющих специальные приспособления (длинные хоботки, другие особо устроенные ротовые органы и др.) имеется доступ к нектарникам. Или же совпадают циклы развития насекомых-опылителей и опыляемых растений (в Приморье, по-видимому, бабочка людорфия и эфемероиды). Мутуализм высших растений и грибов. У деревьев – грибокорень – микориза. Грибы помогают хозяевам получать минеральное питание, а сами берут у растения часть необходимого органического углерода. Лишь немногие семейства не имеют микоризу.

**Лекция 7. Популяции: структура и динамика**

**Москалюк Т.А.**

*Список литературы*

Степановских А.С. Общая экология: Учебник для вузов. М.: ЮНИТИ, 2001. 510 с.

Радкевич В.А. Экология. Минск: Вышэйшая школа, 1998. 159 с.

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества / Пер. с англ. М.: Мир, 1989. Том. 2..

Шилов И.А. Экология. М.: Высшая школа, 2003. 512 с. (СВЕТ, циклы)

1. Понятие о популяции. Типы популяций

2. Основные характеристики популяций

3. Структура и динамика популяций

4. Двойственный характер популяционных систем

а) эволюционная и функциональная сущность популяции

б) биологическая противоречивость функций популяции (модель Лотки–Вольтерры; закон эмерджентности)

5. Колебания численности

6. Экологические стратегии популяций

**1. Понятие о популяции. Типы популяций**

**Популяция** (populus – от лат. народ. население) – одно из центральных понятий в биологии и обозначает совокупность особей одного вида, которая обладает общим генофондом и имеет общую территорию. Она является первой надорганизменной биологической системой. С экологических позиций четкого определения определение популяции еще не выработано. Наибольшее признание получила трактовка С.С. Шварца, популяция – группировка особей, которая является формой существования вида и способна самостоятельно развиваться неопределенно долгое время.

Основным свойством популяций, как и других биологических систем является то, что они находятся в беспрерывном движении, постоянно изменяются. Это отражается на всех параметрах: продуктивности, устойчивости, структуре, распределении в пространстве. Популяциям присущи конкретные генетические и экологические признаки, отражающие способность систем поддерживать существование в постоянно меняющихся условиях: рост, развитие, устойчивость. Наука, объединяющая генетические, экологические и эволюционные подходы к изучению популяций, известна как популяционная биология.

|  |  |
| --- | --- |
| http://www.botsad.ru/images3/image15.gif | **Типы популяций.** Популяции могут занимать разные по размеру площади и условия обитания в пределах местообитания одной популяции тоже могут быть не одинаковы. По этому признаку выделяют три типа популяций (рис.1): элементарную, экологическую, географическую. Элементарная (локальная) популяция – это совокупность особей одного вида, занимающих небольшой участок однородной пло-щади. Между ними постоянно идет обмен генетической информацией.     |

ПРИМЕРЫ. Одна из нескольких стай рыб одного вида в озере; микрогруппировки ландыша Кейске в белоберезняке, растущие у оснований деревьев и на открытых местах; куртины деревьев одного вида (дуба монгольского, лиственницы, и др.), разобщенные лугами, куртинами других деревьев или кустарников, или болотцами.

**Экологическая популяция –** совокупность элементарных популяций, внутривидовые группировки, приуроченные к конкретным биоценозам. Растения одного вида в ценозе называются ценопопуляцией. Обмен генетической информацией между ними происходит достаточно часто.

ПРИМЕРЫ. Рыбы одного вида во всех стаях общего водоема; древостои в монодоминантных лесах, представляющих одну группу типов леса: травяных, лишайниковых или сфагновых лиственничников (Магаданская область, север Хабаровского края); древостои в осоковых (сухих) и разнотравных (влажных) дубняках (Приморский край, Амурская область); популяции белок в сосновых, елово-пихтовых и широколиственных лесах одного района.

**Географическая популяция** – совокупность экологических популяций, заселивших географически сходные районы. Географические популяции существуют автономно, ареалы их относительно изолированы, обмен генами происходит редко – у животных и птиц – во время миграций, у растений – при разносе пыльцы, семян и плодов. На этом уровне происходит формирование географических рас, разновидностей, выделяются подвиды.

ПРИМЕРЫ. Известны географические расы лиственницы даурской (Larix dahurica): западная (к западу от Лены (L. dahurica ssp. dahurica) и восточная (к востоку от Лены, выделяемая в L. dahurica ssp. cajanderi), северная и южная расы лиственницы курильской. Аналогично выделение М.А. Шембергом (1986) у березы каменной двух подвидов: березы Эрмана (Betula ermanii) и шерстистой (B. lanata). В низовьях р. Яма расположен очаг ели обыкновенной (Picea obovata), отстоящий от сплошного массива ельников к востоку на 1000 км, к северу – на 500 км. Зоологи выделяет тундровую и степную популяции у узкочерепной полевки (Microtis gregalis). У вида "белка обыкновенная" насчитывается около 20 географических популяций, или подвидов.

**2. Основные характеристики популяций**

Численность и плотность – основные параметры популяции. **Численность** – общее количество особей на данной территории или в данном объеме. **Плотность** – количество особей или их биомасса на единице площади или объема. В природе происходит постоянные колебания численности и плотности.

**Динамика численности** и плотности определяется в основном рождаемостью, смертностью и процессами миграции. Это показатели, характеризующие изменение популяции в течение определенного периода: месяца, сезона, года и т.д. Изучение этих процессов и причин их обусловливающих очень важно для прогнозов состояния популяций.

Рождаемость различают абсолютную и удельную. **Абсолютная рождаемость** – это количество новых особей, появившихся за единицу времени, а **удельная** – то же самое количество, но отнесенное к определенному числу особей. Например, показателем рождаемости человека служит число детей, родившихся на 1000 человек в течение года. Рождаемость определяется многими факторами: условиями среды, наличием пищи, биологией вида (скорость полового созревания, количество генераций в течение сезона, соотношение самцов и самок в популяции).

Согласно правилу максимальной рождаемости (воспроизводства) в идеальных условиях в популяциях появляется максимально возможное количество новых особей; рождаемость ограничивается физиологическими особенностями вида.

ПРИМЕР. Одуванчик за 10 лет способен заполонить весь земной шар, при условии, что все его семена прорастут. Исключительно обильно семеносят ивы, тополя, березы, осина, большинство сорных растений. Бактерии делятся каждые 20 минут ив течение 36 часов могут сплошным слоем покрыть всю планету. Очень высока плодовитость у большинства видов насекомых и низка у хищников, крупных млекопитающих.

**Смертность,** как и рождаемость, бывает абсолютной (количество особей, погибших за определенное время), так и удельной. Она характеризует скорость снижения численности популяции от гибели из-за болезней, старости, хищников, недостатка корма, и играет главную роль в динамике численности популяции.

Различают три типа смертности:

- одинаковый на всех стадиях развития; встречается редко, в оптимальных условиях;

- повышенная смертность в раннем возрасте; характерна для большинства видов растений и животных (у деревьев к возрасту зрелости доживает менее 1% всходов, у рыб – 1-2% мальков, у насекомых – менее 0,5% личинок);

- высокая смерть в старости; обычно наблюдается у животных, чьи личиночные стадии проходят в благоприятных мало изменяющихся условиях: почве, древесине, живых организмах.

**Стабильные, растущие и сокращающиеся популяции.** Популяция приспосабливается к изменению условий среды путем обновления и замещения особей, т.е. процессами рождения (возобновления) и убывания (отмирания), дополняемыми процессами миграции. В стабильной популяции темпы рождаемости и смертности близки, сбалансированы. Они могут быть непостоянны, но плотность популяции незначительно отличается от какой-то средней величины. Ареал вида при этом ни увеличивается, ни уменьшается.

В растущей популяции рождаемость превышает смертность. Для растущих популяций характерны вспышки массового размножения, особенно у мелких животных (саранча, 28-точечная картофельная коровка, колорадский жук, грызуны, вороны, воробьи; из растений – амброзия, борщевик Сосновского в северной республике Коми, одуванчик, прилипало гималайское, отчасти – дуб монгольский). Нередко растущими становятся популяции крупных животных в условиях заповедного режима (лоси в Магаданском заповеднике, на Аляске, олень пятнистый в Уссурийском заповеднике, слоны в национальном парке Кении) или интродукции (лось в Ленинградской области, ондатра в Восточной Европе, домашние кошки в отдельных семьях). При переуплотнении у растений (обычно совпадает с началом сомкнутости покрова, кронового полога) начинается дифференциация особей по размерам и жизненному состоянию, самоизреживание популяций, а у животных (обычно совпадает с достижением половой зрелости молодняка) начинается миграция на сопредельные свободные участки.

Если смертность превышает рождаемость, то такая популяция считается сокращающейся. В естественной среде она сокращается до определенного предела, а затем рождаемость (плодовитость) вновь повышается и популяция из сокращающейся становится растущей. Чаще всего неумеренно растущими бывают популяции нежелательных видов, сокращающимися – редких, реликтовых, ценных, как в экономическом, так и в эстетическом отношении.

**3. Структура и динамика популяций**

Динамика, состояние и воспроизводство популяций согласуются с их возрастной и половой структурой. Возрастная структура отражает скорость обновления популяции и взаимодействие возрастных групп с внешней средой. Она зависит от особенностей жизненного цикла, существенно различающегося у разных видов (например, птиц и у млекопитающих хищников), и внешних условий.

В жизненном цикле особей обычно выделяют три возрастных периода: **предрепродуктивный, репродуктивный и пострепродуктивный**. Для растений характерен еще период первичного покоя, который они проходят в стадии поящихся семян. Каждый из периодов может быть представлен одной (простая структура) или несколькими (сложная структура) возрастными стадиями. Простой возрастной структурой обладают однолетние растения, многие насекомые. Сложная структура характерна для разновозрастных популяций деревьев, для высокоорганизованных животных. Чем сложнее структура, тем выше приспособительные возможности популяции.

Одна из наиболее известных классификаций животных по возрасту Г.А. Новикова:

- новорожденные – до момента прозревания;

- молодые – подрастающие особи, "подростки";

- полувзрослые – близкие к половозрелым особям;

- взрослые – половозрелые животные;

- старые – особи, переставшие размножаться.

В геоботанике получила признание классификация растений по возрасту Н.М. Черновой, А.М. Быловой:

- покоящиеся семена;

- проростки (всходы) – растения первого года жизни, многие из них живут за счет питательных веществ в семядолях;

- ювенильные – переходят к самостоятельному питанию, но размерами и морфологически еще отличаются от взрослых растений;

- имматурные – обладают переходными признаками от ювенильных к взрослым растениям, еще очень малы, у них идет смена типа нарастания, начинается ветвление побегов;

- виргинильные – "взрослые подростки", могут достигать размеров взрослых особей, но регенеративные органы отсутствуют;

- молодые генеративные – характерно наличие генеративных органов, завершается формирование облика, типичного для взрослого растения;

- средневозрастные генеративные – отличаются максимальным годичным приростом и максимальной репродуктивностью;

- старые генеративные – растения продолжают плодоносить, но у них полностью прекращаются рост побегов и образование корней;

- субсенильные – плодоносят очень слабо, идет отмирание вегетативных органов, новообразование побегов идет за счет спящих почек;

- сенильные – очень старые, дряхлые особи, появляются черты ювенильных растений: крупные одиночные листья, порослевые побеги.

Ценопопуляция, в которой представлены все перечисленные стадии, называется нормальной полночленной.

В лесоведении и таксации принята классификация древостоев и насаждений по классам возраста. Для хвойных пород:

- проростки и самосев – 1-10 лет, высота до 25 см;

- стадия молодняка – 10-40 лет, высота от 25 до 5 м; под пологом леса соответствует мелкому (до 0,7 м), среднему (0,7-1,5 м) и крупномерному (>1,5 м) подросту;

- стадия жердняка – средневозрастные насаждения 50-60 лет; диаметры стволов от 5 до 10 см, высота – до 6-8 м; под пологом леса молодое поколение древостоя, или тонкомер с аналогичными размерами;

- приспевающие насаждения – 80-100 лет; по размерам могут незначительно уступать материнском деревьям, на открытом месте и в редколесьях обильно плодоносят; в лесу могут еще находиться во втором ярусе, не плодоносят; ни в коем случае не назначаются в рубку;

- спелые древостои – 120 лет и старше, деревья первого яруса и отставшие в росте деревья второго яруса; обильно плодоносят, в начале этой стадии достигают технической спелости, в конце – биологической;

- перестойные – старше 180 лет, продолжают обильно плодоносить, но постепенно дряхлеют и усыхают или вываливаются еще будучи живыми.

Для лиственных пород градации и придержки по размерам аналогичные, но в связи с их более быстрым ростом и старением класс возраст у них составляет не 20, а 10 лет.

|  |  |
| --- | --- |
| http://www.botsad.ru/images3/image16.gif | **Соотношение возрастных групп в структуре популяции** характеризуют ее способность к раз-множению и выживанию, и согласуется с показателями рож-даемости и смертности. В растущих популяциях с высокой рождаемостью преобладают молодые (рис. 2), еще не репродуктивные особи, в стабильных – обычно это разновозрастные, полночленные популяции, у которых регулярно определенное число особей переходит из младших возрастных групп в старшие, рождаемость равна убыванию населения. В сокращающихся популяциях основу составляют старые особи, возобновление в них отсутствует или совсем незначительно.    |

|  |  |
| --- | --- |
| http://www.botsad.ru/images3/image17.gif | **Половая структура** по генетическим законам должна быть представлена равным соотношением мужских и женских особей, т.е. 1:1. Но в силу специфики физиологии и экологии, свойственной разным полам, в силу их разной жизнеспособности, влияния факторов внешней среды, социальных, антропогенных могут быть значительные различия в этом соотношении. И эти различия нео-динаковы как в разных популяции-ях, так и в разных возрастных групп-пах одной и той же популяции. Это наглядно показано на рис. 3, представляющим срезы возрастной и половой структуры для населения бывшего СССР и африканской республики Кения. На срезе СССР, на фоне естественного распределения возрастных групп в жизненном цикле, очевидно снижение рождаемости в годы войны и увеличение ее в послевоенные годы. Диспропорция между женским и мужским полом тоже, несомненно, связано с войной. В Кении же прослеживается закономерная связь распределения полов и явной убыли населения в предрепродуктивном возрасте с низким уровнем жизни, зависимостью от природных условий.   |

Изучение половой структуры популяций очень важно, поскольку между особями разных полов сильно выражены как экологические, так и поведенческие различия.

**ПРИМЕР.** Сильно различаются между собой самцы и самки комаров (сем. Culicidae): по темпам роста, срокам полового созревания, устойчивости к изменению температуры. Самцы в стадии имаго не питаются совсем или питаются нектаром, а самкам необходимо напиться крови для полноценного оплодотворения яиц. У некоторых видов мух популяции состоят только из самок.

Есть виды, у которых пол изначально определяется не генетическими, а экологическими факторами, как, например, у Ариземы японской при образовании массы клубней женские соцветия формируются на растениях с крупными мясистыми клубнями, а мужские – на растениях с мелкими. Хорошо прослеживается роль экологических факторов в формировании половой структуры у видов с чередованием половых и партеногенетических поколений. При оптимальной температуре у дафнии (Daphnia magna) популяцию образуют партеногенетические самки, а при отклонениях от нее - появляются и самцы.

Пространственное распределение особей в популяциях бывает **случайным, групповым и равномерным.**

Случайное (диффузное) распределение – неравномерное, наблюдается в однородной среде; взаимосвязи между особями выражены слабо. Случайное распределение свойственно популяциям в начальный период расселения; популяциям растений, испытывающим сильное угнетение со стороны эдификаторов сообществ; популяциям животных, у которых социальная связь выражена слабо.

**ПРИМЕРЫ.** На начальных стадиях поселения и приживания – насекомые вредители на поле; всходы эксплерентных (пионерных) видов: ивы, чозения, лиственница, леспедеца и др., на нарушенных территориях (горные полигоны, карьеры);.

Групповое распределение встречается наиболее часто; отражает неоднородность условий обитания или разные онтогенетические (возрастные) закономерности популяции. Оно обеспечивает наибольшую устойчивость популяции.

**ПРИМЕРЫ.** Каким бы однородным не казалось строение леса, в нем не бывает такой равномерности распределения растительного покрова, как в поле или на газоне. Чем сильнее выражен микрорельеф, определяющий микроклимат в лесном сообществе, чем сильнее выражена разновозрастность древостоя, тем более четко выражена парцеллярная структура насаждения. Растительноядные животные объединяются в стада, чтобы успешнее противостоять врагам-хищникам. Групповой характер свойствен для малоподвижных и мелких животных.

Равномерное размещение в природе встречается редко. Им характеризуются вторичные одновозрастные древостои после смыкания крон и интенсивного самоизреживания, редкостойные древостои, произрастающие в однородной среде, неприхотливые растения нижних ярусов. Большинство животных-хищников, ведущих активный образ жизни, тоже характеризуются равномерным размещением после того, как расселятся и займут всю пригодную для жизни территорию.

Как определить характер размещения растений?

Это можно сделать с помощью простейшей математической обработки данных учета. Участок или пробную площадь разбивают на учетные площадки одинакового размера – не менее 25, или же проводят учеты растений на расположенных примерно на одном и том же расстоянии учетных площадках одинакового размера. Совокупность площадок представляет собой выборку. Обозначив среднее число особей вида на площадках в выборке буквой m, количество площадок (учетов) в выборке – n, фактическое число особей вида на каждой площадке – x, можно определить дисперсию, или меру рассеяния s2 (отклонение значения x от m):

s2 = S(m-x)2 /(n-1 )

При случайном распределении s2=m (при условии достаточного размера выборки). При равномерном распределении s2=0, а число особей на каждой площадке должно быть равным среднему. При групповом распределении всегда s2>m, и чем больше разница между отклонением и средним числом, тем сильнее выражено групповое размещение особей.

**4. Двойственный характер популяционных систем**

**а) эволюционная и функциональная сущность популяции**

|  |  |
| --- | --- |
| http://www.botsad.ru/images3/image18.gif | Следует обратить внимание на двойственное положение популяции в рядах биологических систем, принад-лежащих разным уровням организации живой материи (рис. 4). С одной стороны популяция является одним из звеньев генетико-эволюционного ряда, отражающего филогенетические связи таксонов разного уровня, как результат эволюции форм жизни: организм - популяция -вид - род - … - царствоВ этом ряду популяция выступает, как форма существования вида, основная функция которого заключается в выживании и воспроизведении. Играя важную роль в микроэволюционном процессе, популяция является элементарной генетической единицей вида. Особи в популяции обладают характерными особенностями строения, физиологии и поведения, т.е. гетерогенностью. Эти особенности вырабатываются под влиянием условий обитания и являются результатом микроэволюции, протекающей в конкретной популяции. Изменение популяций в процессе адаптации к изменяющимся факторам среды и закрепление этих изменений в генофонде обусловливает в итоге эволюцию вида.  |

С другой стороны, в тех же конкретных условиях среды популяция вступает в трофические и иные связи с популяциями других видов, образуя с ними простые и сложные биогеоценозы. В этом случае она является функциональной субсистемой биогеоценоза и представляет одно из звеньев функционально-энергетического ряда:

организм - популяция - биогеоценоз - биосфера

**б) биологическая противоречивость функций популяции**

"Двойственность" популяций проявляется и в биологической противоречивости их функций. Они сложены особями одного вида, а, следовательно, одинаковы по экологическим требованиям к условиям среды, и обладают одинаковыми механизмами адаптации. Но в себе самих популяции содержат:

1) высокую вероятность острой внутривидовой конкуренции

2) возможность отсутствия устойчивых контактов и взаимосвязей между особями.

Острая конкуренция имеет место при перенаселении, ведущем к истощению жизнеобеспечивающих ресурсов: у животных пищи, у растений влаги, плодородия и (или) света. При слишком малой численности особей популяция утрачивает свойства системы, устойчивость ее снижается. Разрешение данного противоречия является главным условием сохранения целостности системы. Оно заключается в необходимости поддержания оптимальной численности и оптимального соотношения между внутрипопуляционными процессами дифференциации и интеграции.

Модель Лотки–Вольтерры. В качестве примера естественного регулирования процесса внутривидовой конкуренции можно привести правило Лотки–Вольтерры, которое отражает взаимоотношения в пищевой цепи консументов и продуцентов, или хищника и жертвы. Оно представлено двумя уравнениями. Первое выражает успешность встреч жертвы с хищником:

|  |  |
| --- | --- |
| dN  | = r×N – a'× C × N, |
| dt  |  |

C – численность популяции хищника (=консумента), N – численность или биомасса популяции жертвы (=растений), r – частота встреч хищника с жертвой, a' – эффективность поиска или частота нападений. Таким образом, a'× C × N – частота успешных встреч или скорость поедания жертвы.

Второе уравнение отражает изменение численности популяции хищника с учетом его смертности (q) и рождаемости (f×a×C'×N):

|  |  |
| --- | --- |
| dС | = f× a × C'× N – q × C.  |
| dt |  |

Рождаемость, естественно зависит от эффективности (f), с которой пища переходит в потомство, и от скорости потребления пищи (a × C'× N).

Рост численности и плотности популяций не бесконечен. Рано или поздно возникает угроза недостатка ресурсов среды (корм, убежища, места для размножения, истощение почвы, чрезмерное затенение). У каждой популяции свои пределы ресурсов, называемые емкостью среды. По мере ее снижения усиливается внутривидовая конкуренция. Включаются разные механизмы регуляции численности. У растений начинается самоизреживание и дифференциация растений по размерам и физиологическому состоянию, у животных падает рождаемость, усиливается агрессия, они начинают расселяться на свободные территории, внутри популяций начинаются эпидемии. Реакция у каждого вида на собственное перенаселение разная, но результат для всех один – торможение развития и размножения.

|  |  |
| --- | --- |
| http://www.botsad.ru/images3/image19.gif | На рис. 5 изображена графическая модель Лотки–Вольтерры. Она позволяет показать основную тенденцию в отношениях "хищник-жертва", которая заключается в том, что колебания численности популяций хищника согласуются с колебаниями численности популяции жертвы. При этом циклы нарастания и спада численности хищников и жертвы по отношению друг к другу смещены. Когда велика численность жертв (пищевой ресурс), увеличивается численность хищников, но не беспредельно, а до тех пор, пока не возникнет напряжение с пищей. Снижение запасов пищи приводит к усилению внутривидовой конкуренции и снижению численности хищника, а это, в свою очередь, вновь приводит к увеличению численности жертвы.     |

Закон эмерджентности. Как целостная система популяция может быть устойчивой только при тесных контактах и взаимодействии особей друг с другом. Только стадом могут противостоять парнокопытные хищникам. Только в стае волки успешно охотятся. В лесных сообществах, как правило, подрост деревьев лучше растет в биогруппах (эффект группы), восстановление леса на нарушенных площадях лучше идет при обильном обсеменении и дружном появлении всходов деревьев. Животные держатся стадами, птицы и рыбы – стаями.

|  |  |
| --- | --- |
| http://www.botsad.ru/images3/image20.gif | При этом популяция, как система, приобретает новые свойства, которые не равнозначны простой сумме аналогичных свойств особей популяции. Например, когда дафнии – пища окуня, сбиваются в группу, у группы образуется защитное биополе (рис. 5), благодаря которому рыбы не "замечают" корм. У одной дафнии такого биополя нет, и она быстро становится добычей рыбы. Та же закономерность проявляется и при объединении популяций в систему биоценоза – биоценоз получает при этом такие свойства, которыми не обладает ни один из его блоков в отдельности. Этот закон - закон эмерджентности, был сформулирован Н.Ф. Реймерсом.    |

**5. Колебания численности**

|  |  |
| --- | --- |
| http://www.botsad.ru/images3/image21.gif | При благоприятных условиях в популяциях наблюдается рост численности и может быть столь стремительным, что приводит к популяционному взрыву. Совокупность всех факторов способствующих росту численности называется биотическим потенциалом. Он достаточно высок для разных видов, но вероятность достижения популяцией предела численности в естественных условиях низка, т.к. этому противостоят лимитирующие (ограничивающие) факторы. Совокупность факторов, лимитирующих рост численности популяции, называют сопротивлением среды. Состояние равновесия между биотическим потенциалом вида и сопротивлением среды (рис. 6), поддерживающее постоянство численности популяции получило название гомеостаза или динамического равновесия. При нарушении его происходят колебания численности популяции, т.е изменения ее.     |

Различают **периодические и непериодические колебания численности популяций.** Первые совершаются в течение сезона или нескольких лет (4 года – периодический цикл плодоношения кедра, подъема численности лемминга, песца, полярной совы; через год плодоносят яблони на садовых участках), вторые – это вспышки массового размножения некоторых вредителей полезных растений, при нарушениях условий среды обитания (засухи, необычно холодные или теплые зимы, слишком дождливые сезоны вегетации), непредвиденные миграции в новые местообитания. Периодические и непериодические колебания численности популяций под влиянием биотических и абиотических факторов среды, свойственные всем популяциям, именуются популяционными волнами.

Любая популяция обладает строго определенной структурой: генетической, половозрастной, пространственной и др., но она не может состоять из меньшего числа особей, чем необходимо для стабильного развития и устойчивости популяции к факторам внешней среды. В этом заключается принцип минимального размера популяций. Нежелательны любые отклонения параметров популяций от оптимальных, но если чрезмерно высокие значения их не представляют прямой опасности для существования вида, то снижение до минимального уровня, особенно численности популяции, представляют угрозу для вида.

**ПРИМЕРЫ.** Минимальными размерами популяций характеризуются очень многие виды на Дальнем Востое: тигр амурский, леопард дальневосточный, белый медведь, утка-мандаринка, многие бабочки: хвостоносец Мака и хвостоносец Ксута, адмирал, зефиры, красавица Артемида, Аполлон, реликтовый усач, жук-олень; из растений: все аралиевые, орхидные, пихта цельнолистная, сосна густоцветковая, абрикос маньчжурский, можжевельник твердый, тис остроконечный, лилии двурядная, мозолистая, даурская и др., рябчик уссурийский, триллиум камчатский и многие другие виды.

Однако наряду с принципом минимального размера популяций есть и принцип, или правило, популяционного максимума. Оно заключается в том, что популяция не может увеличиваться бесконечно. Лишь теоретически она способна к неограниченному росту численности.

Согласно теории Х.Г. Андреварты – Л.К. Бирча (1954) – теория лимитов популяционной численности, численность естественных популяций ограничена истощением пищевых ресурсов и условий размножения, недоступностью этих ресурсов, слишком коротким периодом ускорения роста популяции. Теория "лимитов" дополняется теорией биоценотической регуляции численности популяции К. Фредерикса (1927): рост численности популяции ограничивается воздействием комплекса абиотических и биотических факторов среды.

Каковы же эти факторы или **причины колебания численности**?

- достаточные запасы пищи и ее недостаток;

- конкуренция нескольких популяций из-за одной экологической ниши;

- взаимоотношения между популяциями хищника и жертвы, хозяина и паразита;

- внешние (абиотические) условия среды: гидротермический режим, освещенность, кислотность, аэрация и др.

Кроме экологических факторов, включаются внутренние (генетические и физиологические) механизмы регулирования численности популяций: при сокращении жизненного пространства и запасов корма сокращается плодовитость особей (многие насекомые, мышевидные грызуны), повышение смертности на ранних стадиях жизни (паразиты, многие насекомые), задерживается наступление половой зрелости (полевые мыши) и стадии плодоношения (виды деревьев 2 и 3 ярусов в густом лесу), имеет место каннибализм (грызуны, насекомые, рыбы), и др.; снижается выход личинок из яиц (майский хрущак), уменьшаются размеры взрослых особей. При чрезмерном росте численности популяции у млекопитающих, общественных насекомых, птиц начинается эмиграция на новые места.

**6. Экологические стратегии популяций**

Каковы бы не были приспособления особей к совместному проживанию в популяции, каковы бы не были приспособления популяции к тем или иным факторам, все они в конечном итоге направлены на длительное выживание и продолжение себя в любых условиях существования. Среди всех приспособлений и особенностей можно выделить комплекс основных признаков, которые называются экологической стратегией. Это общая характеристика роста и размножения данного вида, включающая темп роста особей, период достижения ими половой зрелости, периодичность размножения, предельный возраст и пр.

Экологические стратегии очень разнообразны и хотя между ними существует множество переходов, из них можно выделить два крайних типа: r-стратегию и K-стратегию.

**r-стратегия** – ею обладают быстро размножающиеся виды (r-виды); для нее характерен отбор на повышение скорости роста популяции в периоды низкой плотности. Она характерна для популяций в среде с резкими и непредсказуемыми изменениями условий или в эфемерных, т.е. существующих короткое время (пересыхающие лужи, заливные луга, временные водотоки)

Основные признаки r-видов: высокая плодовитость, короткое время регенерации, высокая численность, обычно малые размеры особей (у растений мелкие семена), малая продолжительность жизни, большие траты энергии на размножение, кратковременность местообитаний, низкая конкурентоспособность. R-виды быстро и в больших количествах заселяют не занятые территории, но, как правило, скоро – в течение жизни одного-двух поколений сменяются К-видами.

К r-видам относятся бактерии, все однолетние растения (сорняки) и насекомые-вредители (тли, листоеды, стволовые вредители, стадная фаза саранчи). Из многолетников – пионерные виды: Иван-чай, многие злаки, полыни, эфемерные растения, из древесных видов – ивы, березы белая и каменная, осина, чозения, из хвойных – лиственница; они появляются первыми на нарушенных землях: гарях, горных полигонах, строительных карьерах, по обочинам дорог.

**K-стратегия –** этой стратегией обладают виды с низкой скоростью размножения и высокой выживаемостью (К-виды); она определяет отбор на повышение выживаемости при высокой плотности популяции, приближающейся к предельной.

Основные признаки К-видов: низкая плодовитость, значительная продолжительность жизни, крупные размеры особей и семян, мощные корневые системы, высокая конкурентоспособность, устойчивость на занимаемой территории, высокая специализация образа жизни. Скорость размножения К-видов с приближением к предельной плотности популяции падает и быстро увеличивается при низкой плотности; родители заботятся о потомках. К-виды часто становятся доминантами биогеоценозов.

К К-видам относятся все хищники, человек, реликтовые насекомые (крупные тропические бабочки, в т.ч. дальневосточные, реликтовый усач, жук-олень, жужелицы и др.), одиночная фаза саранчи, почти все деревья и кустарники. Наиболее яркие представители растений – все хвойные, дуб монгольский, орех маньчжурский, лещины, клены, разнотравье, осоки.

Разные популяции по-разному используют одну и ту же среду обитания, поэтому в ней одновременно могут существовать виды обоих типов стратегией.

**ПРИМЕРЫ.** В лесах на экологическом профиле "Горнотаежный" весной до распускания листьев на деревьях, спешат зацвести, отплодоносить и закончить вегетацию эфемероиды: хохлатки, адонис амурский, ветреницы, фиалка восточная (желтая). Под пологом леса начинается цветение пионов, лилий, воронца остроконечного. На открытых участках в сухих дубняках южного склона разрастаются овсяница овечья и марьянник розовый. Дуб, овсяница и другие виды – K-стратеги, марьянник – r-стратег. 40 лет назад после пожара в пихтово-широколиственном типе леса образовались парцеллы из осины (r-вид). В настоящее время осина уходит из состава древостоя, сменяясь К-видами: липой, дубом, грабом, орехом и др.

Любая популяция растений, животных и микроорганизмов – это совершенная живая система, способная к саморегуляции, восстановлению своего динамического равновесия. Но она существует не изолированно, а совместно с популяциями других видов, образуя биоценозы. Поэтому в природе широко распространены и межпопуляционные механизмы, регулирующие взаимоотношения между популяциями разных видов. В качестве регулятора данных взаимоотношений выступает биогеоценоз, состоящий из множества популяций разных видов. В каждой из этих популяций происходят взаимодействия между особями, и каждая популяция оказывает воздействие на другие популяции и на биогеоценоз в целом, как и биогеоценоз с входящими в него популяциями оказывает непосредственное влияние на каждую конкретную популяцию.

Как пишет И.И. Шмальгаузен: "…Во всех биологических системах имеется всегда взаимодействие разных циклов регуляции, ведущее к саморазвитию системы соответственно данным условиям существования…"

При достижении оптимальных соотношений наступает более или менее длительное стационарное состояние (динамическое равновесие) данной системы в данных условиях существования. "…Для популяции это означает установление определенной генетической структуры, в том числе, разных форм сбалансированного полиморфизма. Для вида это означает установление и поддержание его более или менее сложного строения. … Для биогеоценоза это означает установление и поддержание его гетерогенного состава и сложившихся соотношений между компонентами. При изменении условий существования стационарное состояние, конечно, нарушается. Происходит переоценка нормы и вариантов, а, следовательно, и новое преобразование, т.е. дальнейшее саморазвитие данных систем…". При этом в биогеоценозе изменяются соотношения между звеньями, а в популяциях идет перестройка генетической структуры.

# Лекция 8. Сукцессии растительности

## Москалюк Т.А.

**Сукцессия растительности** – это последовательный ряд смены серийных (временно существующих) растительных сообществ на конкретном местообитании после выведения конкретной экосистемы из состояния динамического равновесия. В результате сукцессии на конкретном местообитании восстанавливается исходное растительное сообщество, называемое геоботаниками климаксовым, или коренным. Коренное сообщество растений устойчиво и в данных климатических условиях не изменяется. При этом конкретная экосистема возвращается в свое исходное состояние и пребывает в нем до тех пор, пока не изменятся климат, рельеф, гидрологический режим, пока вновь не пройдет пожар, или не случится какая-то другая катастрофа. И вновь начнется новая сукцессия, которая либо приведет к восстановлению исходного сообщества, либо нет.

Если прошел пожар, лес вырубили, луг или степь распахали и потом забросили, то, скорее всего, сукцессия завершится восстановлением коренного сообщества, которое так же, как и исходное, будет находиться в состоянии относительного равновесия с внешней средой. Однако, если изменился климат, понизился или повысился уровень грунтовых вод, сообщество растений, выведенное из состояния равновесия, в процессе сукцессии не восстановится прежним. Оно будет коренным, согласуясь с новыми условиями среды, но иным, чем исходное коренное сообщество.

Существует гипотеза, предположение, что в современных условиях в районах с неустойчивым муссонным климатом коренные сообщества вообще не успевают сформироваться. Существенные для растительности подвижки климата происходят быстрее, чем длится сукцессионный ряд. В современную климатическую эпоху коренная растительность сформироваться не успевает, и в растительном покрове преобладают серийные сообщества.

**Что содержит принцип Ле-Шателье?**

Как всякие материальные системы, экологические системы, согласно принципу Ле-Шателье, способны поддерживать свое состояние при резких неблагоприятных для них воздействиях внешних факторов или возмущениях. При всяком возмущении экосистема изменяется таким образом, что снижает эффект этого возмущения и, таким образом, сохраняет свой status quo. Поскольку компоненты экосистемы находятся друг с другом в постоянном взаимодействии - связаны друг с другом потоками вещества и энергии, то, говоря о равновесии экосистемы, следует иметь в виду не статическое, а динамическое равновесие - равновесие в первую очередь, потоков вещества и энергии. Если экосистему вывести из состояния динамического равновесия, то она стремится вернуться к нему, используя при этом часть своей внутренней энергии и упорядоченности (структурной негэнтропии). Если резерва внутренней энергии и негэнтропии хватает, то система возвращается в состояние близкое к исходному, если нет, то она либо разрушается, либо переходит в новое состояние динамического равновесия, но на значительно более низком энергетическом уровне. При этом говорят, что экосистема деградировала. Примером такой деградации является, например, распашка и уничтожение естественной растительности на значительных пространствах в зоне сухой степи. Это воздействие резко снижает запасы влаги в почве, способствует ветровой эрозии плодородного слоя и экосистема переходит в новое состояние с очень низкой биологической продуктивностью. Степные экосистемы сменяются при этом экосистемами пустынь. Некоторые ученые экологи считают, что именно так на месте саванны в Северной Африке примерно 10 тыс. лет назад образовалась пустыня Сахара. Другой пример – по лесной зоне Дальнего Востока – уничтожение пожарами лесов, смена их вначале менее продуктивными лесами, затем луговыми или кустарниковыми сообществами, а затем разного рода пустырями и каменистыми россыпями.

Для всякой экосистемы существуют пределы толерантности (устойчивости). Одни экосистемы более толерантны, или устойчивы, к воздействию внешних возмущающих факторов, другие менее. Но пока мы ничего не можем сказать о пределах толерантности естественных экосистем, и среди ученых имеются разногласия. Например, одни ученые говорят, что экосистемы тундры очень неустойчивы и легко уязвимы. Другие, напротив, считают, что самыми неустойчивыми являются экосистемы влажных тропических лесов, а экосистемы тундры не менее устойчивы, чем экосистемы тайги и степи. Ясно одно. Проблема толерантности экологических систем должна быть решена в ближайшее время, иначе под мощным антропогенным воздействием окажутся как раз наиболее уязвимые экосистемы. Проблема эта очень сложна тем, что разные экосистемы оказываются в разной степени устойчивыми по отношению к разрушающим факторам. Например, колея от трактора на склоне в зоне тайги через 50 лет зарастет и исчезнет, а вот такая же колея в зоне тундры через 50 лет превратится в овраг глубиной до 20-30 м и шириной до 10-20 м.