

ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО МОРСКОГО И РЕЧНОГО ТРАНСПОРТА  
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ  
ВЫСШЕГО ПРОФЕССИОНАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ  
«САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ВОДНЫХ  
КОММУНИКАЦИЙ»

---

А. Г. Щуров

ЭКОЛОГИЯ

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ

*Рекомендовано Редакционно-издательским советом  
Санкт-Петербургского государственного университета водных  
коммуникаций*

Санкт-Петербург  
2010

УДК 504.75

ББК 28.081

Рецензенты:

доктор педагогических наук, профессор *O. A. Чурганов*;  
кандидат технических наук, доцент *O. И. Потапов*

**Щуров А. Г.**

**Экология. Экологические системы:** учебное пособие. — СПб.:  
СПГУВК, 2010. — 81 с.

ISBN 978-5-88789-294-8

С современных позиций раскрыты основные вопросы, отражающие структуру, состав и свойства экологических систем. Термин «экосистема» в экологии считается одним из основных, так что изложение сущности этой категории в доступной форме приобретает особую значимость.

Учебное пособие предназначено для студентов всех специальностей университета, изучающих дисциплину «Экология», а также может быть использовано слушателями курсов повышения квалификации в области обеспечения экологической безопасности общехозяйственных систем управления.

**УДК 504.75**

**ББК 28.081**

ISBN 978-5-88789-294-8

© Щуров А. Г., 2010

© Санкт-Петербургский государственный  
университет водных коммуникаций, 2010

## 1. Понятие о системе.

### Биологические и экологические системы

**Система** (от греч. *systema* — целое, составленное из частей; соединение) — совокупность элементов и частей, закономерно связанных друг с другом и образующих определенную целостность, единство, с новыми свойствами, отсутствующими у элементов и частей, <sup>его</sup> образующих. Признаками системы являются:

- множество составляющих ее элементов;
- единство главной цели для всех элементов;
- наличие связей между элементами;
- целостность и единство элементов;
- наличие структуры и иерархичности;
- относительная самостоятельность и наличие управления этими элементами.

Выделяют *материальные* и *абстрактные* системы (рис. 1).



Рис. 1. Материальные и абстрактные системы

**Материальные системы** разделяются на *системы неорганической природы* (физической, геологической, химической и др.) и *живые (биологические) системы* (простейшие биологические системы, организмы, популяции, виды, экосистемы); особый класс живых систем — социальные системы.

**Абстрактные системы** — понятия, гипотезы, теории, научные знания о системах, лингвистические (языковые), формализованные, логические системы и др.

**Биологическая система** представляет собой упорядоченную совокупность взаимодействующих и взаимозависимых элементов (биотических компонентов, представленных живым веществом), образующих единое целое, выполняющее определенную функцию и взаимодействующее со средой и другими системами.

Роль среды, т. е. физических и химических факторов, в эволюции и существовании организмов не вызывает сомнений. Эта среда была названа *абиотической*, а составляющие ее отдельные части (воздух, вода и др.) и факторы (температура и др.) называют *абиотическими (неживыми) компонентами*, в отличие от *биотических (живых) компонентов*, представленных живым веществом.

Основные биотические компоненты — это *гены, клетки, органы, организмы, популяции, сообщества (биоценозы)*. Взаимодействуя с абиотической (неживой) средой, т. е. с абиотическими компонентами, они образуют определенные функциональные системы, где живые компоненты и среда составляют единый цельный организм — биологические системы (рис. 2).

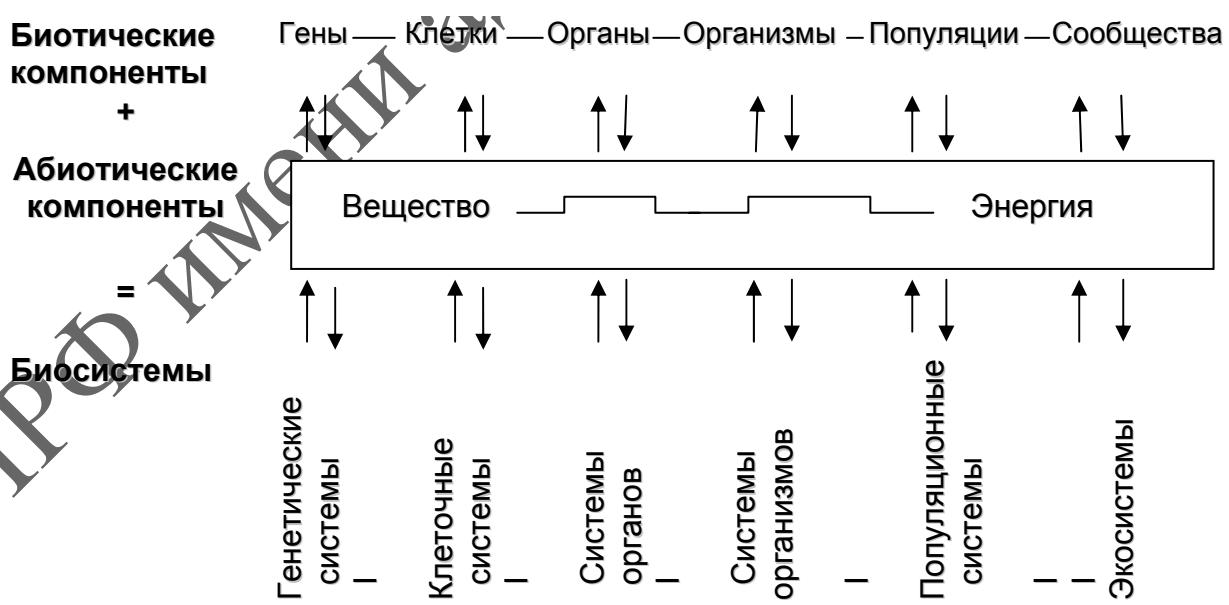


Рис. 2. Спектр уровней организации биологических систем, живой материи (по Ю. Одому, 1975)

Таким образом, основные биологические системы — это генетические, клеточные системы, системы органов, организмов, популяционные и экологические системы.

Биологические системы характеризуются следующими особенностями:

- выполняют определенную функцию (биохимическую, физиологическую);
- обладают свойствами целостности;
- обладают *емерджентностью*, то есть несводимостью свойств системы к сумме свойств ее элементов;
- состоят из подсистем;
- подчиняются принципу иерархичности (соподчинения): за каждым структурным уровнем системы следует очередной уровень, но более высокого ранга;
- непрерывно изменяются по сигналам обратной связи (способны к адаптации);
- обладают относительной устойчивостью, способны к развитию и самовоспроизведению.

*Уровень организации живой материи* — функциональное место биологической системы в общей системе живой материи. Он включает относительно гомогенные биологические системы, для которых характерны определенный тип взаимодействия элементов, пространственный и временной масштабы процессов. Концепция об уровнях организации живой материи — это концепция о дифференциации живого вещества планеты на дискретные, соподчиненные структурные множества, которая сложилась в середине XX века.

Из многочисленных уровней организации биологических систем (живой материи) **экология** изучает **уровни биологической эволюции**.

Хотя единой и общепризнанной теории биологической эволюции до сих пор не создано, сам факт эволюции сомнению ученых не подвергается, так как имеет огромное число научных подтверждений.

**Биологическая эволюция** — это необратимое и в известной мере направленное историческое развитие живой природы во времени, сопровождающееся изменением генетического состава популяций, возрастанием разнообразия организмов, формированием адаптации, образованием и вымиранием видов, преобразованием экосистем и биосферы в целом.

С учетом представленного определения биологической эволюции в настоящее время в теории биологической эволюции выделяют следующие **уровни биологической эволюции** (уровни организации живой материи):

- организменный;
- популяционно-видовой;
- биоценотический (экосистемный);
- биосферный.

Уровни биологической эволюции могут занимать только такие структуры, которые могут существовать независимо. Ни ген, ни органоид не существуют вне клетки. Только организм может осуществлять процесс жизнедеятельности, обеспечивать существование тканей, органов и более мелких структур.

**Организменный уровень организации** — это уровень одноклеточных, колониальных и многоклеточных организмов (единичная биосистема — особь). Специфика организменного уровня в том, что на этом уровне происходит процесс воплощения наследственной информации в целостный организм в процессе индивидуального развития при взаимодействии со средой.

**Организм** (от позднелат. *organismus* — «устраиваю, сообщаю стройный вид») — живое тело, обладающее совокупностью свойств, отличающих его от неживой материи.

Самое главное различие живых организмов от элементов неживой природы — постоянный обмен веществами и энергией между организмом

и окружающей средой. Организм также обладает следующими основными свойствами живого: питание, дыхание, выделение, рост, движение, раздражимость, размножение, развитие, изменчивость, наследственность, гомеостаз, самозащита.

**Популяционно-видовой уровень организации** — это уровень совокупностей особей — популяций и видов (единичная биосистема — популяция, вид). На этом уровне изучаются экологические особенности популяций и видов, влияние экологических факторов на их генофонд, проблема сохранения видов.

**Вид** (лат. *species*) — это группа особей с общими морфофизиологическими, биохимическими и поведенческими признаками, способная к взаимному скрещиванию, дающему в ряду поколений плодовитое потомство, закономерно распространенная в пределах определенного ареала (территории распространения) и сходно изменяющаяся под влиянием факторов внешней среды. Вид — реально существующая генетически неделимая единица живого мира, основная структурная единица в системе организмов, качественный этап эволюции жизни.

Один вид можно отделить от другого по **пяти основным критериям**:

- *Морфологический* позволяет различать разные виды по внешним и внутренним признакам.
- *Физико-биохимический* фиксирует неодинаковость химических свойств разных видов.
- *Географический* свидетельствует, что каждый вид обладает своим ареалом.
- *Экологический* позволяет различать виды по комплексу абиотических и биологических условий, в которых они сформировались, приспособились к жизни.

- *Репродуктивный* критерий обуславливает репродуктивную изоляцию вида от других, даже близкородственных.

Каждый вид представляет собой генетически замкнутую систему, репродуктивно изолированную от других видов.

В связи с неодинаковыми условиями среды особи одного вида в пределах ареала распадаются на более мелкие единицы — популяции.

**Популяция** (от фр. *population* — «население») в экологии — это совокупность особей одного вида, занимающих определенный ареал, свободно скрещивающихся друг с другом, имеющих общее происхождение, генетическую основу и в той или иной степени изолированных от других популяций данного вида. Реально вид существует именно как популяция.

**Биоценотический (экосистемный) уровень организации** — это уровень микроэкосистем, мезоэкосистем, макроэкосистем (единичная биосистема — биоценоз). На этом уровне изучаются типы питания, типы взаимоотношений организмов и популяций в экосистеме, численность популяций, динамика численности популяций, плотность популяций, продуктивность экосистем, сукцессии.

**Биоценоз** — это совокупность совместно обитающих популяций разных видов растений, животных и микроорганизмов в определенном пространстве.

**Экосистемой** (от греч. *óikos* — «жилище», «местопребывание») называют совокупность живых организмов (биоценоз), взаимодействующих друг с другом и с окружающей их средой (биотоп) посредством обмена веществами, энергией и информацией таким образом, что эта единая система сохраняет устойчивость в течение продолжительного времени. Таким образом, для *естественной* экосистемы характерны *три признака*:

- 1) экосистема обязательно представляет собой **совокупность** живых и неживых компонентов;
- 2) в рамках экосистемы осуществляется **полный цикл обмена веществ** (круговорот), начиная с создания органического вещества (биопродукция) и заканчивая его разложением на неорганические составляющие;
- 3) экосистема **сохраняет устойчивость** в течение некоторого времени (способность противостоять внешним воздействиям), что обеспечивается определенной структурой биотических и абиотических компонентов.

Природные экосистемы — это небольшой пруд, озеро, участок березовой рощи, лес, тайга, пустыня, тундра, суша, океан, биосфера. Как видно из примеров, более простые экосистемы входят в более сложно организованные, реализуя таким образом иерархию организации экологических систем.

Термин «экосистема» ввел английский эколог А. Тенсли (A. Tansley) в 1935 г. В нашей стране академиком В. Н. Сукачевым (1944) для обозначения подобных сообществ предложен (и общепринят) термин **«биогеоценоз»** (от греч. *биос* — «жизнь», *гео* — «Земля», *ценоз* — «сообщество»), под которым понимают сообщество растений, животных, микроорганизмов (биоценоз) на определенном участке земной поверхности с его микроклиматом, геологическим строением, ландшафтом, почвой, водным режимом.

По отношению к природным комплексам термины «экосистема» и «биогеоценоз» употребляют как синонимы. Однако экологические системы предполагают любую совокупность организмов и окружающей их среды. Так, в качестве экосистемы можно рассматривать, например, горшок с цветком, терраrium, pilotируемый космический корабль (искусственные экосистемы). У всех названных совокупностей организмов

и среды отсутствует ряд признаков, приведенных в определении В. Н. Сукачева, прежде всего элемент «гео», а комплект живых компонентов (растений, животных и микроорганизмов) является неполным. Такие экосистемы, очевидно, нельзя считать биогеоценозами, так как биогеоценозы — всегда естественные, природные образования, а перечисленные экосистемы не являются природными. В то же время следует подчеркнуть, что биогеоценоз может рассматриваться и как экологическая система.

*Биогеоценоз — это совокупность на известном протяжении земной поверхности однородных природных явлений (атмосферы, горной породы, растительности, животного мира и мира микроорганизмов, почвы и гидрологических условий), имеющая особую специфику взаимодействия этих компонентов и определенный тип обмена веществом и энергией их между собой и другими явлениями природы, представляющая собой внутренне противоречивое диалектическое единство, находящееся в постоянном движении и развитии.*

Биогеоценоз — это экосистема в границах фотосинтеза, т. е. эти категории совпадают лишь на уровне растительного сообщества и принципиально расходятся как выше, так и ниже этого уровня. В. И. Вернадский для этих категорий использовал понятие «биокосное тело».

Таким образом, понятие «экосистема» шире, чем «биогеоценоз», так как биогеоценоз — это только наземное образование с определенными границами. Любой биогеоценоз является экологической системой, но не всякая экологическая система есть биогеоценоз. Кроме того, совокупность организмов в таких экосистемах не является популяцией. Отсюда более точное определение (Г. В. Стадницкий, 2004): *это совокупность живых организмов и окружающей их среды.*

Например, экологическими системами являются сооружения биологической очистки сточных вод: аэротенки, биологические фильтры. Они представляют собой сообщества живых организмов, преимущественно бактерий и простейших, образующих так называемый активный ил. Каждый вид этих микроорганизмов занимает свою экологическую нишу и может существовать в определенных условиях. Вполне понятно, что эти экосистемы создаются и управляются человеком, но он использует здесь в своих интересах биологические процессы. Комплексы организмов (биоценозы) образуются и на водозаборных и водосбросных сооружениях, и в ряде случаев, например при массовом развитии слизеобразующих бактерий и низших грибов, наблюдаются нарушения работы оборудования. Микрофлора биоценозов аэротенков изменяется в результате поступления различных веществ и абсорбции их активным илом. Для обеспечения хорошей работы очистных сооружений человек должен управлять составом активного ила.

Иногда экосистемы классифицируют на макроэкосистемы (например, ствол упавшего дерева или поляна в лесу), мезоэкосистемы (лесной массив или степной колок) и макроэкосистемы (тайга, море). Экосистемой высшего (глобального) уровня является биосфера Земли.

Выделяют также **биосферный уровень организации** живой материи (высший структурный уровень). Биосфера — это гигантская экосистема, занимающая часть географической оболочки Земли, мегаэкосистема. В биосфере происходит круговорот веществ и химических элементов, а также превращение солнечной энергии.

## **2. Структура и состав экосистем**

Любую экосистему (биогеоценоз) прежде всего можно разделить на две компоненты: **биотическую** — биоценоз — совокупность

представителей растительного (фитоценоз), животного (зооценоз) мира и мира микроорганизмов (микробиоценоз) и *абиотическую* — биотоп (экотоп) — совокупность неживых (абиотических) факторов окружающей природной среды.

Структура биогеоценоза приведена на рис. 3.

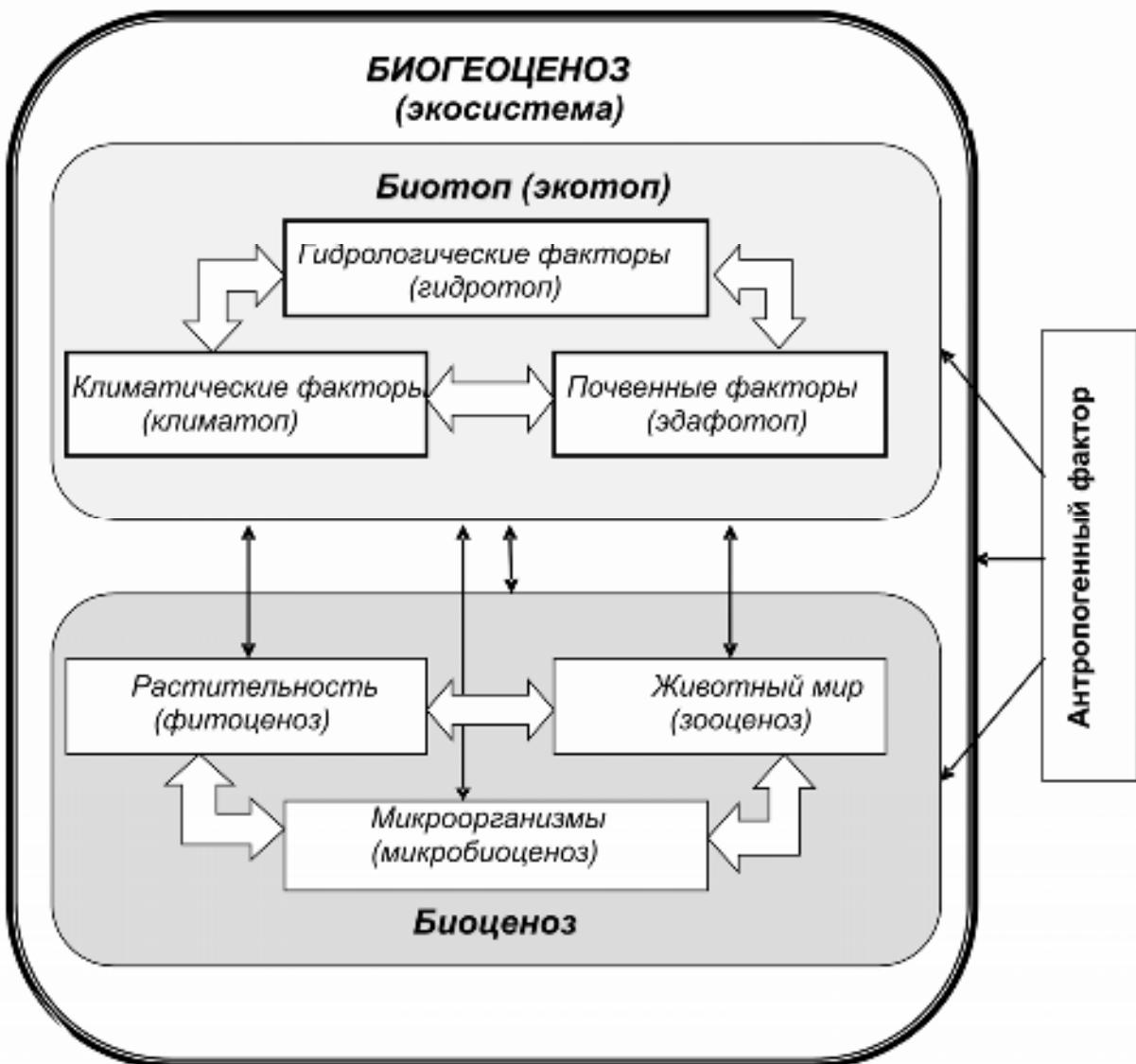


Рис. 3. Структурная схема биогеоценоза (по В. Н. Сукачеву, 1972)

**Биоценоз** (греч. *bios* — «жизнь», *koinos* — «общий»), или биотическое сообщество, — взаимосвязанная совокупность растений, животных и микроорганизмов, населяющих более или менее однородный участок суши или водоема (*биотоп*) и характеризующихся определенными отношениями между собой и приспособленностью к условиям окружающей среды.

Биоценоз — сообщество совместно живущих организмов, включающее:

- фитоценоз — сообщество растений;
- зооценоз — сообщество животных;
- микробиоценоз — сообщество микроорганизмов.

Функционально биоценоз с точки зрения пищевых взаимосвязей делится на три группы организмов: продуцентов, консументов и редуцентов (см. ниже).

Структурно биоценозы делятся на горизонты, слои, ярусы, пологи, метотопы.

Биоценоз характеризуется биологической продуктивностью и биомассой.

**Биотоп** (греч. *bios* — «жизнь», *topos* — «место») — относительно однородное по абиотическим факторам среды пространство в пределах водной, наземной и подземной частей биосферы, занятое одним биоценозом.

Биотоп (экотоп) включает климат во всех многообразных его проявлениях (климатоп), геологическую среду (почвы и грунты) — эдафотоп (от греч. «эдафос» — почва), или педотоп, и водную среду (гидротоп).

Биотоп характеризуется местоположением в геопространстве и определенным сочетанием абиотических факторов среды.

Экотоп (греч. *topos* — «место») — местообитание организмов одного или нескольких биоценозов, характеризующееся определенным сочетанием экологических факторов: почв, грунтов, микроклимата и др.

### **БИОТОП + БИОЦЕНОЗ = БИОГЕОЦЕНОЗ**

Все компоненты биотопа (экотопа) и биоценоза тесно связаны между собой, проявляют сложное и многостороннее взаимовлияние.

В целом *в составе экосистемы* выделяют три неживых и три живых компонента.

#### ***Неживые компоненты:***

- неорганические вещества ( $N_2$ ,  $O_2$ ,  $H_2O$  и т. д.), включающиеся в природные круговороты (растения — первичные потребители — вторичные потребители — микроорганизмы — растения);
- органические вещества (белки, жиры, углеводы и т. д.);
- климатические факторы (температура, влажность, содержание кислорода, уровень солнечной радиации, сила ветра, давление, освещенность и т. д.).

#### ***Живые компоненты:***

- продуценты;
- консументы;
- редуценты.

На уровне биогеоценоза происходят все процессы трансформации энергии и вещества в биосфере. Не случайно академик С. С. Шварц назвал биогеоценоз «машиной по трансформации вещества и энергии». Преобразующая деятельность людей направлена прежде всего именно на биогеоценозы (экосистемы).

### **3. Трофические цепи, уровни и ярусы экосистем**

Особое значение для характеристики экосистем имеют *трофические*, т. е. пищевые, взаимоотношения организмов, регулирующие всю энергетику биотических сообществ и всей экосистемы в целом.

Прежде всего, все организмы делятся по способности производить органические вещества из простых минеральных (неорганических) соединений на две большие группы — автотрофов и гетеротрофов.

*Автотрофные* (от греч. *autos* — «сам», *trophe* — «питание»), или *самопитающиеся*, организмы используют неорганические источники для своего существования, создавая органическую материю из неорганической. К таким организмам относятся фотосинтезирующие зеленые растения суши и водной среды, сине-зеленые водоросли, некоторые фото- и хемосинтезирующие бактерии.

*Гетеротрофные* (от греч. *heteros* — «другой») организмы не могут строить собственное вещество из минеральных компонентов, они потребляют только готовые органические вещества. К ним относятся все животные и человек, грибы и др. Гетеротрофы, потребляющие мертвую разлагающуюся органику, называются *сапрофагами* (от греч. *сапрοс* — «гнилой», *фагос* — «пожиратель») (например, грибы), а способные жить и развиваться в живых организмах за счет живых тканей — *паразитами* (например, клещи).

Поскольку организмы достаточно разнообразны по видам и формам питания, то они вступают между собой в сложные трофические взаимодействия, тем самым выполняя важнейшие экологические функции в биотических сообществах. В этой связи в биоценозе любой естественной экосистемы *по функциональному признаку* выделяют следующие группы организмов.

Одни из них, будучи автотрофами, создают первичное органическое вещество, продуцируя его из неорганического. Их называют *продуцентами*. Другие потребляют готовую органическую продукцию — это гетеротрофы-*консументы*, третьи — преобразуют ее в неорганическую форму — это гетеротрофы-*редуценты*.

**Продуценты** (лат. *producens, producentis* — «производящий, создающий») — автотрофные организмы, производители органической продукции из неорганических соединений, которой потом питаются все остальные организмы. Это наземные зеленые растения, микроскопические морские и пресноводные водоросли, фото- и хемосинтезирующие бактерии. Продуценты служат первым звеном пищевой цепи и экологической пирамиды.

**Консументы** (лат. *consume* — «употреблять») — гетеротрофные организмы, *потребители* органических веществ (животные, паразитические растения и многие микроорганизмы). Среди них есть животные, потребляющие только растительную пищу, — это *растительноядные* (например, корова), или консументы первого порядка. Другие консументы, питающиеся только мясом других животных, — это *плотоядные* (хищники), или консументы второго порядка. На этом трофической цепь может не закончиться, и вторичный консумент может служить источником пищи для консумента третьего порядка и т. д. Существуют также потребляющие и ту и другую пищу — *вседядные* (человек, медведь).

**Редуценты** (лат. *reducens, reducentis* — «возвращающий, восстанавливающий») — *восстановители*. Они, разлагая органику отмерших организмов и «отходов питания» до простых неорганических соединений и элементов (например, на  $\text{CO}_2$ ,  $\text{NO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$ ), возвращают их (вещества) снова в неживую природу — в почву или в водную среду, тем самым завершая биохимический круговорот. Это делают в основном бактерии, большинство других микроорганизмов и грибы. Функционально редуценты — это те же самые консументы, поэтому их часто называют *микроконсументами*.

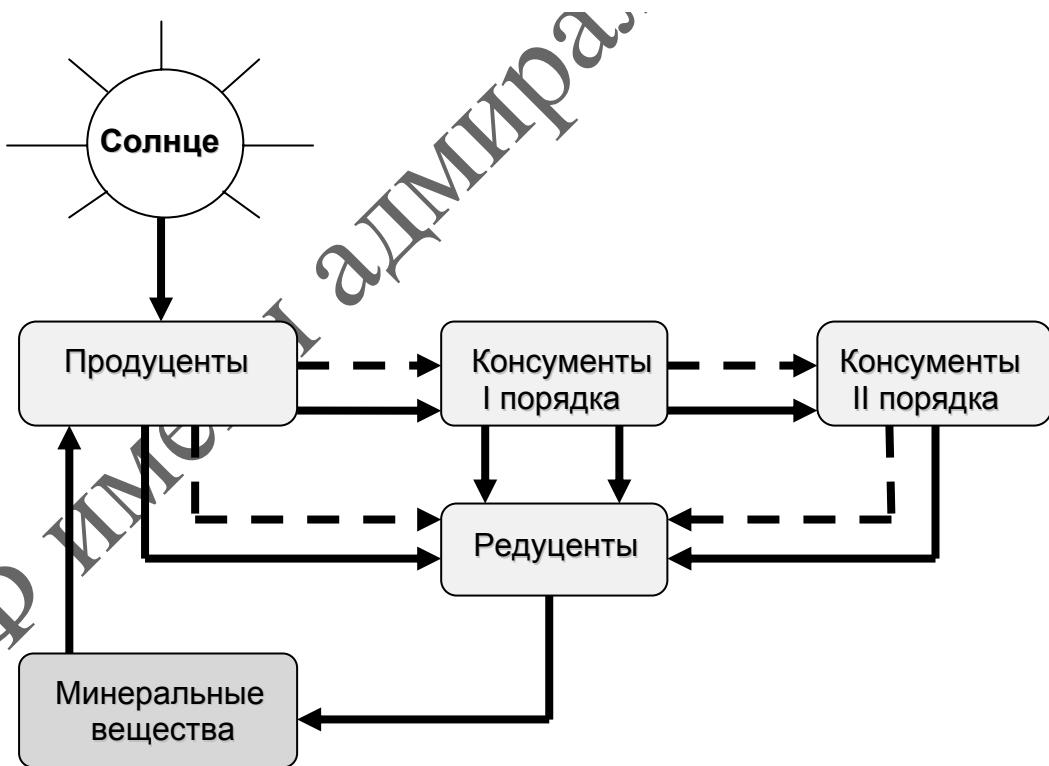
Редуценты иногда называют **деструкторами** (лат. *destruction* — «нарушение, разрушение») — микроорганизмы (бактерии и грибы),

разрушающие остатки мертвых растений и животных и превращающие их в неорганические соединения.

Редуценты отличаются от детритофагов (животных и протистов) прежде всего тем, что не оставляют твердых непереваренных остатков (экскрементов). Животных-детритофагов в экологии традиционно относят к консументам.

В то же время все организмы выделяют углекислый газ и воду, а часто и другие неорганические (аммиак) или простые органические (мочевина) молекулы и, следовательно, принимают участие в разрушении (деструкции) органического вещества.

Таким образом, в биогеоценозе образуется цепь последовательной передачи вещества и эквивалентной ему энергии от одних организмов к другим — так называемая **трофическая, или пищевая, цепь** (рис. 4).



*Rис. 4. Схема переноса вещества (сплошная линия) и энергии (пунктирная линия) в пищевой цепи экосистемы*

Разные трофические цепи связаны между собой общими звеньями в очень сложную систему, которая носит название *трофической сети*. Цепи могут быть относительно простыми, короткими, например «осина — заяц — лиса», и более сложными, например «трава — насекомые — лягушки — змеи — хищные птицы» или «дуб — непарный шелкопряд — паразит — вторичный паразит».

Очевидно, что звенья (и входящие в них организмы), образующие пищевую, или трофическую, цепь, неравнозначны, прежде всего с точки зрения занимаемого места. Поэтому в экологии принято говорить не просто о звеньях цепи, а об определенных **трофических уровнях**. На *первом уровне*, очевидно, находятся зеленые растения — продуценты; следующий трофический уровень (*второй*) составляют растительноядные организмы (консументы первого порядка); за ними следуют представители более высокого уровня (*третий уровень*) — плотоядные организмы (консументы второго порядка), которые, в свою очередь, служат источником питания для следующего (*четвертого*) уровня плотоядных (консументы третьего порядка). Обычно трофическая цепь включает от 4 до 6 уровней переноса вещества и энергии.

С точки зрения пищевых взаимодействий организмов в *трофической структуре* экосистемы выделяют два яруса:

- 1) верхний — *автотрофный ярус*, или «зеленый пояс», включающий фотосинтезирующие организмы, создающие сложные органические молекулы из неорганических простых соединений;
- 2) нижний — *гетеротрофный ярус*, или «коричневый пояс» почв и осадков, в котором преобладает разложение отмерших органических веществ до простых минеральных образований.

#### 4. Типы трофических (пищевых) цепей

Как было сказано выше, пища и энергия передаются от организма к организму в трофической цепи строго в определенной последовательности: от автотрофов, продуцентов (создателей) к гетеротрофам, консументам (пожирателям). Вместе с тем различают два вида трофических цепей:

- 1) *цепи выедания, или пастбищные цепи*, которые начинаются с поедания фотосинтезирующих организмов;
- 2) *цепи разложения, или детритные цепи*, которые начинаются с остатков отмерших растений, трупов и экскрементов животных.

Все рассмотренные выше процессы связаны с синтезом и трансформацией органического вещества в трофических осях и характеризуют собой так называемые *цепи выедания, или пастбищные цепи* (рис. 5).

Процессы поэтапной деструкции и минерализации органических веществ обычно выводятся в отдельный блок трофической структуры — так называемые *цепи разложения* (или детритные цепи).

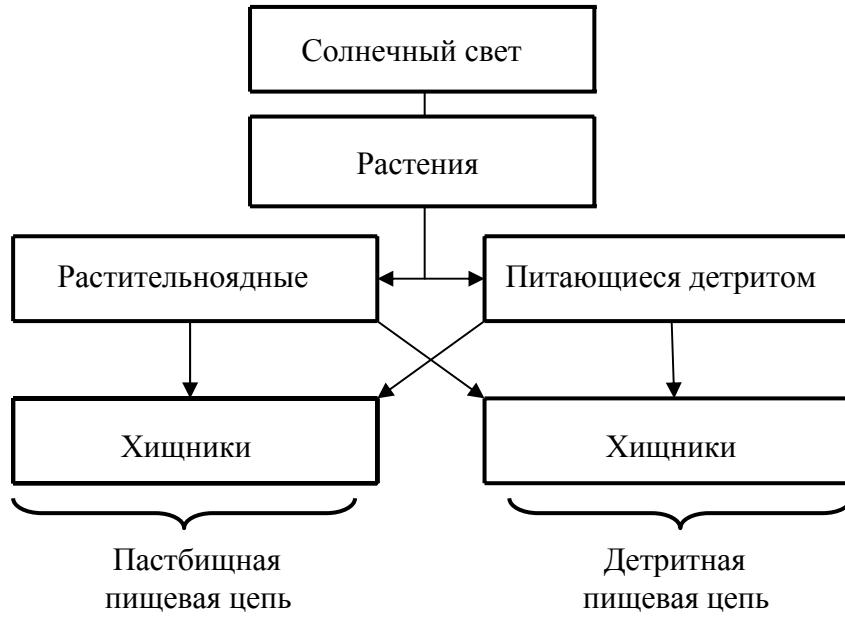


Рис. 5. Схема пастбищной и детритной пищевых цепей (по Ю. Одуму)

Вычленение детритных цепей связано прежде всего с тем, что минерализация органики практически идет на всех трофических уровнях: и растения, и животные в процессе метаболизма редуцируют органическое вещество до диоксида углерода и воды; эти продукты «вводятся» в окружающую среду так же, как и минеральные соли (последнее особенно свойственно животным). Детритные цепи начинаются с разложения мертвотой органики особыми группами консументов — сапрофагами (детритофагами).

*Детритофаги* (от лат. *detritus* — «распад, продукт распада» и греч. *fagos* — «пожиратель») — детритоядные животные, организмы, питающиеся детритом. К детритофагам относятся многие многощетинковые черви, двустворчатые моллюски, планктонные ракообразные, коловратки, дождевые черви и личинки насекомых. Животные-сапрофаги (детритофаги) механически, а отчасти и химически разрушают мертвое органическое вещество, подготавливая его к воздействию редуцентов. В наземных экосистемах этот процесс сосредоточен преимущественно в подстилке и в почве.

Наиболее активное участие в разложении мертвого органического вещества принимают почвенные беспозвоночные животные (членистоногие, черви) и микроорганизмы. Процесс деструкции идет последовательно, «волны» сапрофагов сменяют друг друга в соответствии с видоспецифичным типом. Крупные сапрофаги (например, насекомые) лишь механически разрушают мертвые ткани; они не являются собственно редуцентами, но готовят субстрат для организмов (прежде всего бактерий и грибов), осуществляющих процессы минерализации. Кроме того, бактерии-симбионты способствуют превращению сложных органических веществ в более простые, «встраиваясь» в уровень консументов.

Таким образом, на уровне консументов происходит разделение потока органического вещества по разным группам потребителей: живое

органическое вещество следует по цепям выедания, а мертвое (например, опад листьев в лесу) — по цепям разложения.

В наземных биоценозах цепи разложения имеют очень большое значение в процессе биологического круговорота; в них перерабатывается до 90 % прироста биомассы растений, попадающей в эти цепи в виде опада.

В водных экосистемах большая часть вещества и энергии включается в пастбищные цепи. В них большая часть энергии, фиксированной одноклеточными водорослями, поступает к питающимся фитопланктоном животным (растительноядные животные, консументы 1-го порядка, зоопланктон), далее к хищникам (консументы 2-го порядка, например рыбы, потребляющие зоопланктон), затем к другим хищникам (консументы 3-го порядка, например щука, питающаяся другими рыбами) и значительно меньшая часть энергии включается в цепи разложения.

## 5. Видовая структура биоценозов

Рассмотрение видового состава биогеоценозов позволило выявить среди населяющих их живых организмов следующие:

- *эдификаторы* — виды, которые играют роль основоположников сообщества, то есть живые организмы, определяющие особенности биоты данного биогеоценоза в его конкретных абиотических условиях; виды, начавшие освоение данной территории и создавшие условия для формирования трофической сети;
- *доминанты* — виды, которые преобладают в данном биогеоценозе, имеют наибольшую численность и плотность популяции;

- *предоминанты* — виды, которые живут за счет доминантов, ключая внутривидовые и межвидовые отношения (паразитизм, симбиоз, мутуализм) и отношения по трофическим цепям.

Весьма важным фактором, определяющим особенности функционирования различных сообществ, является их водообмен с окружающей средой.

По отношению к водному режиму выделяют следующие экологические группы растений и животных: влаголюбивые, предлагающие умеренную влажность, и сухолюбивые.

*Среди растений* выделяют группы, которые перечислены на рис. 6 и ниже:

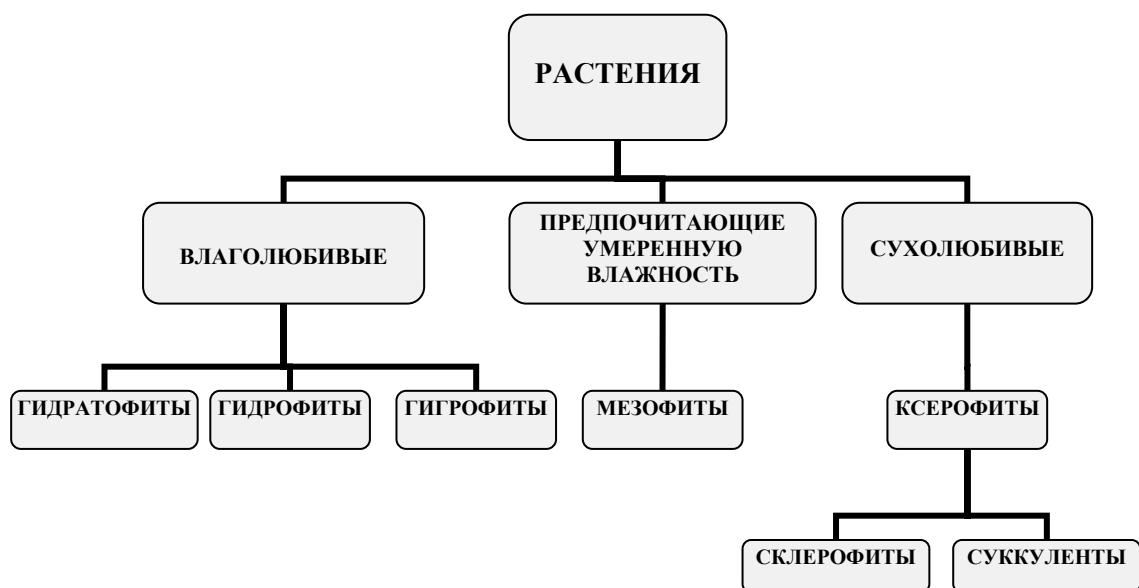


Рис. 6. Экологические группы растений по отношению к водному режиму

- *гидратофиты* — водные растения, целиком или большей своей частью погруженные в воды (кувшинки, водяные лотики, рдест, уруть и др.);
- *гидрофиты* — наземно-водные растения, погруженные в воду только своей нижней частью и, как правило, растущие по берегам водоемов, на болотах или на мелководьях (тростник обыкновенный, частуха, калужница болотная и др.);

• *гигрофиты* — наземные растения, распространенные в зонах повышенной влажности и, как обязательные условия, на влажных почвах. Среди них различают *теневые гигрофиты* — это растения нижних ярусов сырых лесов в разных климатических зонах (недотрога, бодяк огородный, подавляющее большинство тропических трав и др.) и *световые гигрофиты* — встречающиеся, как правило, на открытых местообитаниях (рис, папирус, росянка, подмаренник болотный и др.);

• *мезофиты* — растения, которые могут переносить не очень сильную и непродолжительную засуху, но произрастание их обычно приурочено к среднему увлажнению и умеренно теплому климату; они занимают промежуточное положение между гигрофитами и ксерофитами. В эту группу входят травянистые растения умеренной зоны (пырей ползучий, клевер луговой, люцерна синяя), большинство культурных растений (кукуруза, пшеница, горох, конопля, соя и т. п.), почти все плодовые (за исключением винограда, миндаля и фисташки), а также листвопадные деревья саванн, кустарники подлеска и др.;

• *ксерофиты* — это растения, приспособленные к жизни в условиях с недостаточным увлажнением; растения, в лучшей степени, чем другие, способные регулировать водообмен, имеют приспособления, уменьшающие транспирацию (узкие листья, толстая кутикула, опушение, редукция листьев и др.); к ним относят растения степей, полупустынь, пустынь, песчаных дюн и т. п. (представители семейств маревых, сложноцветных, крестоцветных, бобовых, гвоздичных, лилейных, парнолистников и др.). Они, в свою очередь, подразделяются на два основных типа:

а) *суккуленты* — сочные растения, обитающие в засушливых районах и переносящие неблагоприятный для жизнедеятельности период за счет накапливаемых запасов влаги в своих тканях: стеблях (кактусы, кактусовые молочай), листьях (агавы, алоэ);

б) *склерофиты* — растения, в отличие от суккулентов, имеют «сухой» внешний вид с жесткими, кожистыми листьями и стеблями, которые эффективно задерживают испарение воды (полынь, саксаул, олеандр, некоторые злаки, оливковое дерево, синеголовник полевой и др.), распространены преимущественно в засушливых районах.

Среди **наземных животных** различают (рис. 7):

- гидрофилы — влаголюбивые животные (мокрицы, ногохвостки, комары, наземные планарии, наземные моллюски и амфибии);
- мезофилы — обитают в районах с умеренной влажностью (озимая совка, многие насекомые, птицы, млекопитающие);
- ксерофилы — сухолюбивые животные, не переносящие высокой влажности (верблюды, пустынные грызуны и пресмыкающиеся). Например, слоновая черепаха запасает воду в мочевом пузыре, некоторые млекопитающие избегают дефицита влаги путем отложения жиров, при окислении которых образуется метаболическая вода. За счет метаболической воды живут многие насекомые, верблюды, курдючные овцы, жирнохвостые тушканчики и др.

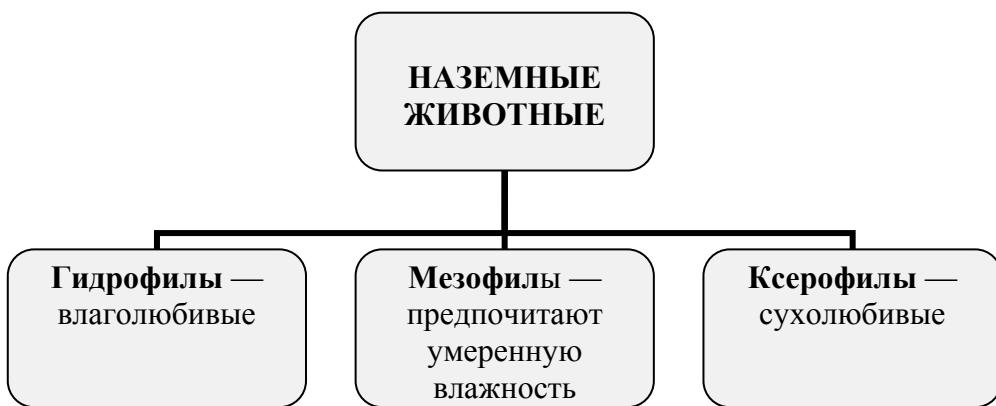
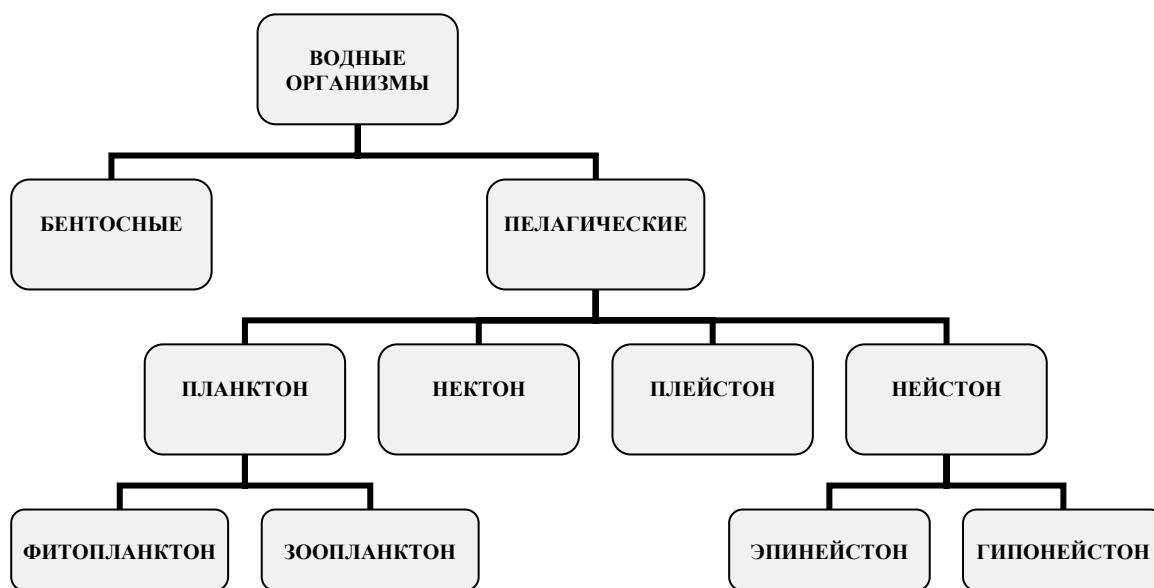


Рис. 7. Экологические группы наземных животных по отношению к водному режиму

**Водные экосистемы** имеют свои особенности и также стратифицированы: например, разные животные, растения и даже микроорганизмы обитают на различной глубине. Строение водных

экосистем определяется характером водной среды: *непроточная (лентическая); проточная (лотическая)*.

В целом же водные организмы в этих экосистемах в зависимости от мест обитания подразделяют на **бентосные и пелагические** (рис. 8).



*Рис. 8. Водные организмы*

**Бентосные организмы** — совокупность организмов, обитающих на грунте и в грунте дна водоемов (бентос).

*Бентос* (от греч. *bentos* — «глубина») — донные организмы, обитающие на дне водоема; вне зависимости от его глубины могут быть *прикрепленными*, *сидячими* (кораллы, водоросли, губки, мшанки), *роющими* (кольчатые черви, моллюски), *ползающими* (ракообразные, иглокожие) или *функционально связанными* с условиями жизни у дна водоема (брюхоногие моллюски, скаты и др.).

Выделяется также *эпифибентос* — организмы, которые обитают на поверхностном слое донных осадков, и *эндофауна (инфауна)* — организмы, которые обитают непосредственно внутри донного осадка.

Эпифитос бывает неподвижным (sessильным) либодвигающимся (вагильным).

Бентос служит пищей многим рыбам и другим водным животным, а также используется человеком (например, водоросли, устрицы, крабы, некоторые рыбы). Наиболее богаты бентосом прибрежные районы океанов и морей, особенно северо-западная часть Атлантического и Тихого океанов.

**Пелагические организмы** — растения или животные, обитающие в толще или на поверхности воды. Среди них выделяют следующие разновидности:

- пассивно плавающие в толще воды (планктон);
- активно плавающие (нектон);
- пассивно плавающие или полупогруженные (плейстон);
- прикрепляющиеся к поверхностной пленке воды,

передвигающиеся по ней (нейстон).

**Планктон** (от греч. *planctos* — «парящий») — совокупность пассивно плавающих и переносимых морскими течениями в толще воды бактерий (бактериопланктон), животных (зоопланктон), растений (фитопланктон), которые почти или полностью не способны, в отличие от нектона, сопротивляться течению воды, то есть к самостоятельному передвижению на сколько-нибудь значимые расстояния. Такими организмами могут быть бактерии, диатомовые и некоторые другие водоросли (фитопланктон), простейшие, некоторые кишечнополостные, моллюски, ракообразные, яйца и личинки рыб, личинки различных беспозвоночных животных (зоопланктон). Планктон непосредственно или через промежуточные звенья пищевой цепи является пищей для большинства остальных водных животных.

**Фитопланктон** — основной первичный продукт органического синтеза в морских водоемах, за счет которого существуют гетеротрофные

водные организмы. С фитопланктоном связаны такие явления в океане, как «цветение вод» и «красные приливы».

По современным данным, наибольшую продукцию в океанических водах обеспечивает пикопланктон. Недавно открытые в его составе эукариотические водоросли (например, празинофитовые рода *Osteosarcus*) — мельчайшие из эукариот.

**Зоопланктон** является наиболее многочисленной группой гидробионтов, имеющих огромное экологическое и хозяйственное значение. Он потребляет формирующееся в водоемах и приносящееся извне органическое вещество, ответственен за самоочищение водоемов и водотоков, составляет основу питания большинства видов рыб, наконец, планктон служит прекрасным индикатором для оценки качества воды.

Термин «планктон» впервые предложил немецкий океанолог Виктор Хензен в конце 1880-х.

**Нектон** (от греч. *nekton* — «плывущий») — это группа активно плавающих организмов, которые могут преодолевать силу течения воды, перемещаться на значительные расстояния и преодолевать силу гравитации, поднимаясь или опускаясь в толще воды от дна до поверхности.

К числу этих организмов относят различных рыб, китообразных, тюленей, морских змей, черепах, кальмаров, осьминогов и др.

Нектону противопоставляют планктон. Промежуточное положение между ними занимает микронектон, представленный животными, которые способны к ограниченным активным перемещениям. Нектон отличается от планктона тем, что его представители совершают значительные передвижения, а не просто парят в воде.

Нектонные организмы, в противоположность планктонным, приобрели ряд приспособлений, позволяющих им двигаться, плыть, скользить по воде, а иногда даже летать по воздуху на десятки метров

(летучие рыбы, кальмары). Чаще всего движение в воде осуществляется за счет изгибаия тела. Три группы животных изгибают свое тело в вертикальной плоскости — китообразные, пиявки и немертины. Остальные изгибают свое тело в горизонтальной плоскости (личинки насекомых, змеи и рыбы). Представители нектона взяли на вооружение силу реактивной струи. Личинки насекомых, таких как стрекоза, втягивают и выбрасывают воду из задней кишки, а у головоногих моллюсков для этой цели есть специальное приспособление, застегивающееся на хрящевые кнопки.

В Мировом океане насчитывается около 16 000 видов рыб; численность антарктических китов (финвал, синий кит, горбач, кашалот и т. п.) составляет немногим более 750 тыс. особей, а дельфинов — примерно 425 млн особей и т. д.

**Плейстон** (от греч. *pleiston* — «плавание») — совокупность гидробионтов, пассивно держащихся на поверхности воды или полупогруженных, то есть обитающих одновременно в водной и воздушной среде (физалия, или португальский кораблик, сифонофоры, некоторые моллюски и др.).

**Нейстон** (от греч. *neustós* — «плавающий») — совокупность организмов, прикрепляющихся к поверхностной пленке воды, передвигающихся по ней сверху (*эпнейстон*) или снизу (*гипонейстон*). Нейстон составляют: простейшие, одноклеточные водоросли, клопы-водомерки, жуки-вертячки, личинки комаров, некоторые ветвистоусые раки, легочные моллюски и другие мелкие, большей частью пресноводные, организмы. К морскому гипонейстону относят также обитателей самого верхнего слоя воды (0–5 см), которые живут там круглосуточно или только ночью (мелкие раки, мальки рыб и др.).

## 6. Пространственная структура биоценозов

Популяции различных видов биоценоза, подчиняясь соответствующим природным закономерностям, располагаются в пределах пространственных границ биотопа как по площади, так и по высоте.

Пространственная структура наземного биоценоза определяется закономерностью распределения надземных и подземных органов растительности по ярусам (расчленением растительных сообществ по высоте). *Ярусное строение растительности* (фитоценоз) позволяет максимально использовать лучистую энергию Солнца и зависит от теневыносливости растений.

Ярусность хорошо выражена в лесах умеренного пояса. Так, например, в широколиственном лесу выделяются 5–6 ярусов: деревья первой, второй величины, подлесок, кустарник, высокие травы, низкие (приземные) травы. Существуют межъярусные растения — лишайники на стволах и ветках, лианы и др. Ярусность существует и в травянистых сообществах лугов, степей, саванн.

Ярусное строение подземных органов определяется разной глубиной проникновения корневых систем. В каждом ярусе растительности преимущественно обитают свои животные из состава биоценоза. Также существует разделение птиц на экологические группы по месту их питания (воздух, листва, ствол, земля). Дальнейшее разделение этих групп в зависимости от основного типа пищи может включать, например, следующие подгруппы: для питающихся в воздухе — парящие, подстерегающие, питающиеся нектаром; для добывающих пищу в листве — насекомоядные, питающиеся семенами, ищащие; для добывающих пищу в стволе — долбящие кору, хищники; для получающих пищу из почвы — насекомоядные, питающиеся семенами.

Несмотря на то что каждый вид стремится обзавестись собственной нишей, некоторая межвидовая конкуренция за доступные ресурсы неизбежна.

Ярусное строение наземных биоценозов тесно связано с их **функциональной активностью**. Так, пастбищные пищевые цепи преобладают в надземной части биоценозов, а детритные — в подземной.

В водных экосистемах крупномасштабная вертикальная структура задается прежде всего абиотическими условиями. Определяющими факторами являются градиенты освещенности, температуры, концентрации биогенов и т. п. На значительных глубинах усиливается влияние гидростатического давления. В донных биоценозах важны состав грунтов, гидродинамика придонных течений.

Особенности вертикальной структуры выражаются в видовом составе, смене доминирующих видов, показателях биомассы и продуктивности. Фотосинтезирующие водоросли преобладают в верхних, хорошо освещенных горизонтах, что формирует вертикальные потоки вещества и энергии в направлении глубоководных биоценозов, жизнь которых основывается на привнесенной органике.

**Пространственная структура биоценозов по горизонтали** проявляется в их мозаичности и реализуется в виде неравномерного распределения популяций по площади из-за неоднородности почвенно-грунтовых условий, микроклимата, рельефа и т. п. Основой горизонтальной структуры могут служить особи одного вида, обладающего средообразующими свойствами, например сосна со всеми связанными с ней микроорганизмами, грибами, лишайниками, насекомыми, птицами и т. д.

## 7. Экологические ниши

**Экологическая ниша** представляет собой место вида в экосистеме, определяемое его биотическим потенциалом и совокупностью факторов внешней среды, к которым он приспособлен (В. А. Вернадский).

Один же из самых крупных экологов современности Ю. Одум (1975) определяет ее следующим образом:

**Экологическая ниша** — это не только физическое пространство, занимаемое организмом, но и функциональная роль организма в сообществе (его трофическое положение) и его место относительно градиентов внешних факторов — температуры, влажности, рН почвы и др.

Экологическая ниша как пространственное формирование характеризуется прежде всего шириной ниши и перекрыванием ниши с соседними.

Представление об экологической нише было впервые высказано зоологом Дж. Гринеллом (1914), который рассматривал ее в большей степени как пространственное образование сродни ареалу, хотя придавал значение и биологическим потребностям видов в этом пространстве.

У. Элтон (1927) под экологической нишей подразумевал в гораздо большей степени тип питания, т. е. место в трофических цепях. Практически отвечающими данному выше определению экологической нише были разработки Дж. Хатчинсона (1957), который впервые рассмотрел ее как сумму всех связей организмов данного вида с абиотическими условиями среды и с другими видами организмов. В этом случае обойтись лишь шириной ниши и ее перекрытием можно только для самых приближенных оценок, в целом же необходимо рассматривать экологическую нишу как многомерное пространство, по каждой из ординат которой располагаются пределы требований вида и отдельные

экологические факторы. Объем экологической ниши определяется как требованиями вида к среде, так и степенью реакции среды на эти требования.

Надо отметить, что, согласно Ю. Одуму (1975), *экологическая ниша некоторого организма зависит не только от того, где он живет, но и от того, что он делает* (как он преобразует энергию, каково его поведение, как он реагирует на физическую и биологическую среду и как он ограничен другими видами). Этот исследователь определил экологическую нишу как «профессию» вида в обществе, а местообитание — как «адрес».

Специализация вида по питанию, использованию пространства, времени активности и другим условиям влияет на динамику и размеры экологических ниш. Даже близкородственные виды, живущие совместно, специализируются по питанию весьма тонко; например, копытные в саваннах Африки просто разделяют между собой растение, намеченное в пищу: зебры срывают верхушки трав, антилопы гну питаются оставшимися листьями после зебр, газели выщипывают низкую траву, а антилопы топи доедают сухие стебли.

Таким образом, экологическая ниша — это положение вида, которое он занимает в общей системе биоценоза и комплекс его биоценотических связей и требований к абиотическим факторам среды. Это совокупность всех факторов среды (абиотических и биотических), в пределах которых возможны существование вида и его преобразующая деятельность.

## 8. Биоразнообразие

Многообразие биологических видов соответствует разнообразию условий обитания на Земле. Одна из главных особенностей живого состоит

в заселении не только зон наиболее благоприятного климата, но и всех уголков планеты: высокогорных, глубоководных, подземных ареалов.

Многочисленность и разнообразие обитателей планеты соответствует разнообразию экологических ниш в биогеоценозах. Миллионы биологических видов — основной ресурс и базис устойчивости (гомеостаза) биосфера. Техногенные воздействия на природные экосистемы приводят к вымиранию многих видов, этот процесс катастрофически ускорился в последнее столетие, он ведет к потере устойчивости отдельных экосистем и биосферы в целом.

Исследуя закономерности, определяющие разнообразие видов в живой природе и устойчивость биоценозов, Н. Ф. Реймерс предложил очень наглядную аналоговую модель, имеющую форму волчка (рис. 9).

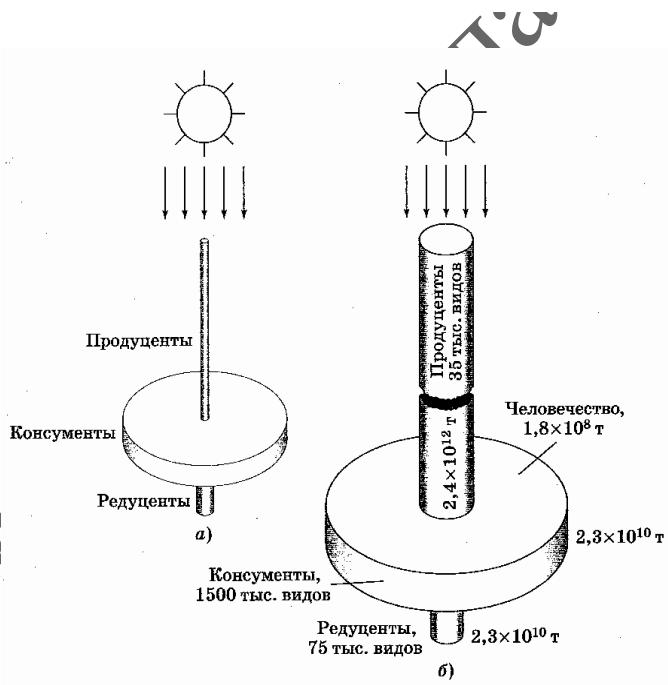


Рис. 9. «Волчок жизни» (по Н. Реймерсу): а — для упрощенной модельной экосистемы Ю. Одума: люцерна — телятина — мальчик (с включением других консументов и редуцентов); б — для биоценоза Земли в целом

Диаметр колес (цилиндров) волчка пропорционален числу видов, а толщина (высота цилиндров) — биомассе соответствующего трофического уровня. При этом автором взято минимальное называемое число видов

консументов, хотя в литературе оно приводится многократно большим (не менее 5 млн видов), что делает модель только нагляднее. Волчок вращает энергию Солнца, что на указанном рисунке показано стрелками сверху. Модель справедлива для любого конкретного биоценоза. Диаметры колес волчка (цилиндров) — число видов; толщина колес (высота цилиндров) — биомасса.

Из анализа модели следует, что система становится устойчивее с наращиванием подводимой к ней мощности (количества энергии в единицу времени) и с увеличением диаметра среднего колеса волчка, т. е. количества консументов. Таким образом, консументы служат управляющим (балансирующим) звеном в системе биоценоза. Именно они порождают спектр разнообразия в биоценозе (сообществе) и препятствуют монополии доминантов. Массовое размножение «вредителей» на полях монокультуры и в моновидных омоложенных лесных насаждениях иллюстрирует сделанный вывод.

Поскольку эволюционные переходы в природе занимают сравнительно небольшое время, считается, что предельная совокупность видов могла быть образована в эволюции жизни всего за 70 млн лет. Дальнейшее нарастание количества видов практически исключено из-за ограниченности числа экологических ниш и принципа конкурентного исключения. Так как за последние 500 млн лет число видов оставалось практически одинаковым, Н. Ф. Реймерс сформулировал *правило константности видов в ходе стационарной эволюции биосферы*: число нарождающихся видов в среднем равно числу вымерших, и общее видовое разнообразие в биосфере есть константа.

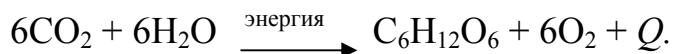
## **9. Образование первичного органического вещества**

Первичная продукция на Земле создается в клетках зеленых растений под воздействием солнечной энергии (*фотосинтез*), а также

некоторыми другими организмами (бактериями вследствие химических процессов — *хемосинтез*).

**Процесс фотосинтеза** состоит в том, что в результате сложных химических реакций такие вещества, как вода и диоксид углерода, соединяются в молекулы сахаров (в частности, глюкозы) с выделением свободного кислорода.

Согласно второму началу термодинамики, любые виды энергии в конечном счете переходят в тепловую форму и рассеиваются. Многие химические реакции связаны с выделением свободной энергии, т. е. с рассеиванием ее по градиенту. Для того чтобы могли совершаться жизненные процессы (работа), энергия солнечного излучения должна накапливаться в экосистеме против термодинамического градиента. Суть фотосинтеза состоит в том, что происходит увеличение свободной энергии в органическом веществе за счет преобразования энергии солнечного света в энергию химических связей органического вещества ( $Q$ ):



Замечательной особенностью специфических органических соединений клетки (пигментов) является то, что усваиваемая ими энергия фотонов не деградирует в тепловую, не рассеивается в пространстве, а, наоборот, в последовательной цепи химических реакций преобразуется в энергию связей химических веществ, синтезируемых при этих процессах. К. А. Тимирязев писал, что все органические вещества, сколь бы разнообразны они ни были и где бы они ни находились (в растении, животном), прошли через зеленый лист.

Таким образом, растения непрерывно усваивают из атмосферного воздуха огромное количество диоксида углерода. Годовая величина продуктивности экосистем земного шара в целом составляет примерно  $2 \cdot 10^{11}$  т, или  $0,04 \text{ г}/\text{см}^2$ . При этом уровне продуктивности на создание органического вещества ежегодно используется растениями около

$3 \cdot 10^{11}$  т углекислого газа, то есть примерно 10 % общего его количества, содержащегося в атмосфере.

**Хемосинтез**, правильнее — хемолитоавтотрофия, — это тип питания, свойственный некоторым бактериям, способным усваивать CO<sub>2</sub> как единственный источник углерода за счет энергии окисления неорганических соединений. «Хемо-» указывает на отношение к химии или химическим процессам.

В отличие от фотосинтеза, при хемосинтезе используется не энергия света, а энергия, получаемая при окислительно-восстановительных реакциях, которая должна быть достаточна для синтеза аденоциантифосфорной кислоты (АТФ) и превышать 10 ккал/моль.

## 10. Биологическая продуктивность экосистемы

**Биологическая продуктивность** экосистемы — общебиологическое понятие, обозначающее воспроизведение биомассы растений, животных и микроорганизмов, входящих в состав экосистемы, в более узком смысле — воспроизведение диких животных и растений, используемых человеком.

Имеет место и такое определение, под которым понимается, что биологическая продуктивность экосистемы — это *скорость, с которой производители усваивают лучистую энергию в процессе фотосинтеза и хемосинтеза, образуя органическое вещество, которое затем может быть использовано в качестве пищи консументами и редуцентами*.

Биологическая продуктивность реализуется в каждом отдельном случае через воспроизведение видовых популяций растений и животных, идущее с некоторой скоростью, что может быть выражено определенной величиной — **продукцией** за год (или в иную единицу времени), на

единицу площади (для наземных и донных водных организмов) или на единицу объема (для организмов, обитающих в толще воды и в почве). Продукция определенной видовой популяции может быть отнесена также к ее численности, или ***биомассе***.

Биологическая продуктивность различных наземных и водных экосистем проявляется во многих формах. Соответственно, многообразны и используемые человеком **продукты**, воспроизводимые в природных сообществах (например, древесина, рыба, меха и мн. др.).

Человек обычно заинтересован в повышении биологической продуктивности экосистем, так как это увеличивает возможности использования биологических ресурсов природы. Однако в ряде случаев высокая биологическая продуктивность может приводить к вредным последствиям. В качестве примера может служить чрезмерное развитие в высокопродуктивных водах фитопланктона определенного видового состава — сине-зеленых водорослей в пресных водах, токсических видов *перидиней* в морях.

Общей и адекватной мерой биологической продуктивности служит **продукция**, но не *биомасса* сообщества или его компонентов. Биомасса отдельных видов или всего населения в целом может служить для оценки продукции и продуктивности только при сравнении экосистем одинаковой или сходной структуры и видового состава, но совершенно непригодна в качестве общей меры биологической продуктивности. Например, в результате высокой интенсивности фотосинтеза одноклеточных водорослей планктона в наиболее продуктивных участках океана за год синтезируется на единицу площади примерно столько же органических веществ, сколько и в высокопродуктивных лесах, хотя их биомасса в сотни тысяч раз больше биомассы фитопланктона.

Продукция каждой популяции за определенное время представляет собой сумму приростов всех особей, включающую прирост отделившихся

от организмов образований и прирост особей, устранных (элиминированных) по тем или иным причинам из состава популяции за рассматриваемое время. В предельном случае, если нет элиминации и все особи доживают до конца изучаемого периода, продукция равна приросту биомассы.

Если же начальная ( $B_1$ ) и конечная ( $B_2$ ) биомассы равны, то это означает, что прирост компенсирован элиминацией, т. е. при этом условии продукция ( $P$ ) равна элиминации ( $E$ ). В общем случае  $P = |B_2 - B_1| + E$ .

Различают два вида продукции: 1) первичную и 2) вторичную. Органическая масса, создаваемая продуцентами в единицу времени, называется *первичной продукцией*, а прирост за единицу времени массы консументов — *вторичной продукцией*.

Первичная продукция включает валовую (первичную) продукцию и затраты на дыхание. *Валовая (первичная) продукция* — это общая масса валового органического вещества, создаваемая растением в единицу времени при данной скорости фотосинтеза, включая и затраты на дыхание.

Растения тратят на дыхание от 40 до 70 % валовой продукции. Меньше всего ее тратят планктонные водоросли — около 40 % от всей использованной энергии.

Та часть валовой продукции, которая не израсходована «на дыхание», называется *чистой первичной продукцией*: она представляет собой величину *прироста*, растений и именно эта продукция потребляется консументами и редуцентами.

**ГУМК** Термины «чистая» и «валовая продукция» укрепились по отношению к растениям. В приложении к животным «валовая продукция» представляет собой усвоенную пищу, или «ассимиляцию», а термин «вторичная продукция» употребляется в смысле чистой продукции, поэтому в данном случае термин «чистая продукция» не применяется.

Другими словами, вторичная продукция не делится уже на валовую и чистую, так как консументы и редуценты, т. е. все гетеротрофы, увеличивают свою массу за счет первичной продукции, т. е. используют ранее созданную продукцию.

Рассчитывают вторичную продукцию отдельно для каждого трофического уровня, так как она формируется за счет энергии, поступающей с предшествующего уровня.

**Биомасса** — совокупная масса растительных и животных организмов, присутствующих в экосистеме в момент наблюдения.

Биомассу обычно выражают через сырой и сухой вес, но можно выражать и в энергетических единицах — в калориях, джоулях и т. п., что, как было сказано, позволяет выявить связь между величиной поступающей энергии и, например, средней биомассой.

На образование биомассы расходуется не вся энергия, но та энергия, которая используется, создает первичную продукцию и может расходоваться в разных экосистемах по-разному. Если скорость ее изъятия консументами отстает от скорости прироста растений, то это ведет к постепенному приросту биомассы продуцентов и возникает избыток мертвого органического вещества. Последнее приводит к заторфовыванию болот, зарастанию мелких водоемов, созданию большого запаса подстилки в таежных лесах и т. п.

*В стабильных сообществах практически вся продукция тратится в трофических сетях и биомасса остается постоянной.*

Возрастающие потребности и растущая техническая мощь человечества быстро увеличивают возможности его влияния на живую природу. Возникает необходимость управления экосистемами. Все средства влияния на биологическую продуктивность экосистем и управления ею направлены либо на повышение полезной первичной продукции (разные формы удобрения, мелиорации, регулирования

численности и состава потребителей первичной продукции и пр.), либо на повышение эффективности утилизации первичной продукции на последующих трофических уровнях в нужном для человека направлении. Это требует хорошего знания видового состава и структуры экосистем и экологии отдельных видов. Наибольшие перспективы имеют такие формы хозяйственной эксплуатации живой природы и управления ею, которые основаны на знании особенностей местных экосистем и характерных для них форм биологической продуктивности.

Сельскохозяйственные животные всегда, даже при содержании на пастбище на подножном корму, отличаются более высокой продуктивностью, то есть способностью более эффективно использовать потребленный корм для создания продукции. Главная причина состоит в том, что эти животные освобождены от значительной части энергетических расходов, связанных с поиском корма, с защитой от врагов, непогоды и т. д.

## **11. Распределение поступающей с пищей энергии**

### **в живых организмах**

Живые организмы для своего существования должны постоянно пополнять и расходовать энергию. В пищевой (трофической) цепи каждый последующий уровень, условно говоря, поедает предыдущее звено, используя его для построения своего тела.

Главный источник энергии для всего живого на Земле — солнце. Из всего спектра солнечного излучения, достигающего земной поверхности, только около 40 % составляет фотосинтетически активная радиация (ФАР), имеющая длину волны 380–710 нм. Растения в процессе фотосинтеза усваивают лишь небольшую часть ФАР. Ниже приведены доли усваиваемой ФАР (в %) для различных экосистем:

Океан.....	до 1,2
Тропические леса .....	до 3,4
Плантации сахарного тростника и кукурузы (в оптимальных условиях).....	3–5
Опытные системы с кондиционированными условиями среды по всем показателям (за короткие периоды времени).....	8–10
В среднем растительность всей планеты .....	0,8–1,0

Первичными поставщиками энергии для всех других организмов в цепях питания являются растения. При дальнейших переходах энергии и вещества с одного трофического уровня на другой существуют определенные закономерности.

Пища, поглощаемая консументами, усваивается не полностью: у некоторых растительноядных — от 12 до 20 %, у плотоядных — до 75 % и более. Непереваренная часть пищи выбрасывается. Животные, обладающие пищеварительным каналом, выделяют *фекалии* (эксременты), а через выделительные системы — конечные органические отходы метаболизма (*экскременты*, например мочевину). И в том и в другом случае в продуктах выделения содержится некоторое количество энергии — *неусвоенная энергия (Н)*.

Как растения, так и животные теряют часть энергии в процессе *жизнедеятельности* (мышечная работа, поддержание температуры теплокровных животных и пр.). В этом случае выделение энергии в целом осуществляется в процессе окислительных реакций при дыхании. В экологии эта часть затрат энергии называется *тратами на дыхание (Д)* и оценивается общим количеством  $\text{CO}_2$ , выделенным организмом.

При этом значительная часть энергии рассеивается в виде тепла при химических реакциях в организме и особенно при мышечной работе. Затраты энергии на терморегуляцию зависят от климатических условий и

времени года. Заметно велики различия между гомойотермными (теплокровными) и пойкилотермными (холоднокровными) животными.

Энергию, оставшуюся после потерь в результате пищеварения, экскреции, дыхания, организмы используют для откладывания в качестве запасов питательных веществ, роста и размножения — *резервы (Р)*.

Расход потребленной животными энергии определяется уравнением:

$$\text{ПОТРЕБЛЕННАЯ ПИЩА} = H + D + P.$$

Таким образом, на каждом трофическом уровне теряется большая часть энергии. Считается, что потери составляют приблизительно около 90 %, то есть на каждый следующий уровень передается не более 10 % энергии от предыдущего уровня. Эту закономерность, которую называют **правилом десяти процентов**, сформулировал Р. Линдеман (1942).

Следует отметить, что травоядные усваивают пищу почти в два раза менее эффективно, чем хищники. Это объясняется тем, что растения содержат большое количество целлюлозы, а порой и древесины (включающей целлюлозу и лигнин), которые плохо перевариваются и не могут служить источником энергии для большинства травоядных.

Необходимо также иметь в виду, что энергия, заключенная в экскрементах и экскретах, передается детритофагам и редуцентам, поэтому для экосистемы в целом она не теряется.

## 12. Правило накопления токсических веществ

Вместе с полезными веществами с одного трофического уровня на другой поступают и «вредные». Однако если полезное вещество при его излишке легко выводится из организма, то вредное не только плохо выводится, но и накапливается в пищевой цепи. Впервые эта особенность была обнаружена в 1950-х годах на одном из заводов комиссией по атомной энергии в штате Вашингтон.

Таков закон природы, который назвали **правилом накопления токсических веществ (биоаккумуляции)** в пищевой цепи. Он справедлив для всех биоценозов и в общем виде формулируется следующим образом:

*Если энергия при переходе на более высокий уровень экологической пирамиды десятикратно теряется, то накопление вредных веществ, в том числе токсичных и радиоактивных, примерно в такой же пропорции (на порядок) увеличивается.*

В водных биоценозах накопление многих токсичных веществ, в том числе хлорорганических пестицидов, коррелируется с массой жиров (липидов), то есть явно имеет связь с энергетическими процессами.

В середине 1960-х годов появилось, казалось бы, неожиданное сообщение о том, что пестицид дихлордифенилтрихлорэтан (ДДТ) обнаружен в печени пингвинов в Антарктиде — месте, чрезвычайно удаленном от районов его возможного применения. От отравления ДДТ сильно страдают конечные хищники, особенно птицы. Так, на востоке США полностью исчез сапсан. Птицы оказались наиболее уязвимы в связи с вызываемыми ДДТ гормональными изменениями, влияющими на обмен кальция. Это приводит к утончению скорлупы яиц, и они чаще разбиваются.

Биотическое накопление происходит очень стремительно (например, в случае с пестицидом ДДТ, попавшим в воду болот при многолетнем их опылении с целью сокращения численности нежелательных человеку насекомых на Лонг-Айленде). Для данного случая величина концентрации (содержания) ДДТ для последовательных объектов приведена (по Ю. Одуму) в табл. 1.

Специалисты по борьбе с насекомыми «благоразумно» не применяли такие концентрации, которые могли быть непосредственно летальными для рыб и других животных. Тем не менее со временем было установлено,

что в тканях рыбоядных животных концентрация ДДТ почти в 500 тыс. раз выше, чем в воде. В среднем, как и в приведенном примере, концентрация вредного вещества в каждом последующем звене экологической пирамиды примерно в 10 раз выше, чем в предыдущем.

Таблица 1

**Накопление ДДТ в тканях рыб и рыбоядных животных  
(по Ю. Одуму) в соответствии с правилом биоаккумуляции**

Наименование объекта	Величина концентрации, ppm
Вода	0,00005
Планктон	0,04
Планктоядные организмы	0,23
Щука (хищная рыба)	1,33
Рыба-игла (хищная рыба)	2,07
Цапля (питается мелкими животными)	3,57
Крачка (питается мелкими животными)	3,91
Серебристая чайка (падальщик)	6,00
Крохаль (птица, питается мелкой рыбой)	22,8
Баклан (питается крупной рыбой)	26,4

*Примечание:* ppm (*parts per million*) — частиц на миллион, или  $\text{млн}^{-1}$ , — единица измерения концентрации. Для газов 1 % (об.) =  $10^4 \text{ млн}^{-1} = 10^4 \text{ ppm}$ .

Принцип биотического усиления (накопления) должен быть принят во внимание при любых решениях, связанных с поступлением соответствующих загрязнений в природную среду. Следует учитывать, что скорость изменения концентрации может увеличиваться или уменьшаться под действием некоторых факторов. Так, человек получит меньше ДДТ, чем птица, питающаяся рыбой. Это частично объясняется удалением пестицидов при обработке и варке рыбы. Кроме того, рыба находится в более опасном положении, ибо получает ДДТ не только через пищу, но и непосредственно из воды.

### 13. Экологические пирамиды

Изложенные выше сложные трофические связи, обусловленные распределением поступающей с пищей энергии в живых организмах, можно представить схематически в виде так называемых **экологических пирамид энергии (или продукции)**, отражающих поток энергии (и вещества) через экосистемы, то есть ступенчатого процесса утилизации энергии солнечной радиации и вещества первичной продукции. При этом понятно, что каждый последующий трофический уровень потребляет продукцию предыдущего, причем часть энергии потребленной и ассимилированной (усвоенной) пищи идет на нужды энергетического обмена (метаболизма) и рассеивается. Поэтому продукция каждого последующего трофического уровня меньше продукции предыдущего (например, продукция на основе одной и той же первичной продукции растительноядных животных всегда больше, чем живущих за их счет хищников). В данном случае основанием пирамиды служит уровень продуцентов, а последующие уровни питания образуют соответствующие ступени и вершину пирамиды. В такой пирамиде размер (ширина) прямоугольников пропорционален энергетическому эквиваленту в единицу времени, то есть количеству энергии на единицу площади и объема, прошедшей через определенный трофический уровень за принятый период (единицу времени) (рис. 10).



*Рис. 10. Пирамида энергии: цифры — количество энергии, кДж × м<sup>-2</sup> × г<sup>-1</sup>(без соблюдения масштаба)*

Пирамида энергий также отражает динамику прохождения массы пищи через пищевую (трофическую) цепь.

На форму этой пирамиды не влияют изменения размеров и интенсивности метаболизма особей. Если учтены все источники энергии, то пирамида всегда будет иметь типичный вид (вершиной вверх), согласно второму закону термодинамики.

Пирамиды энергий позволяют не только сравнивать различные биоценозы, но и выявлять относительную значимость популяций в пределах одного сообщества, однако получить данные для их построения труднее всего.

Помимо экологических пирамид энергии (или продукции) известны еще два основных типа экологических пирамид: 1) *пирамида биомассы*, характеризующая массу живого вещества — общий сухой вес, калорийность и т. д.; 2) *пирамида чисел*, отражающая численность организмов на каждом уровне (пирамида Элтона).

Следует подчеркнуть, что из всех трех типов пирамид *пирамида продукции* (или энергии) имеет универсальный характер, отражающий изменение первичной продукции (или энергии) на последовательных трофических уровнях.

**Экологическую пирамиду биомасс** строят аналогично пирамиде численности. Ее основное значение состоит в том, чтобы показывать количество живого вещества (биомассу — суммарную массу организмов) на каждом трофическом уровне. В этом случае размер прямоугольников пропорционален массе живого вещества соответствующего уровня, отнесенной к единице площади или объема (рис. 11, а, б).

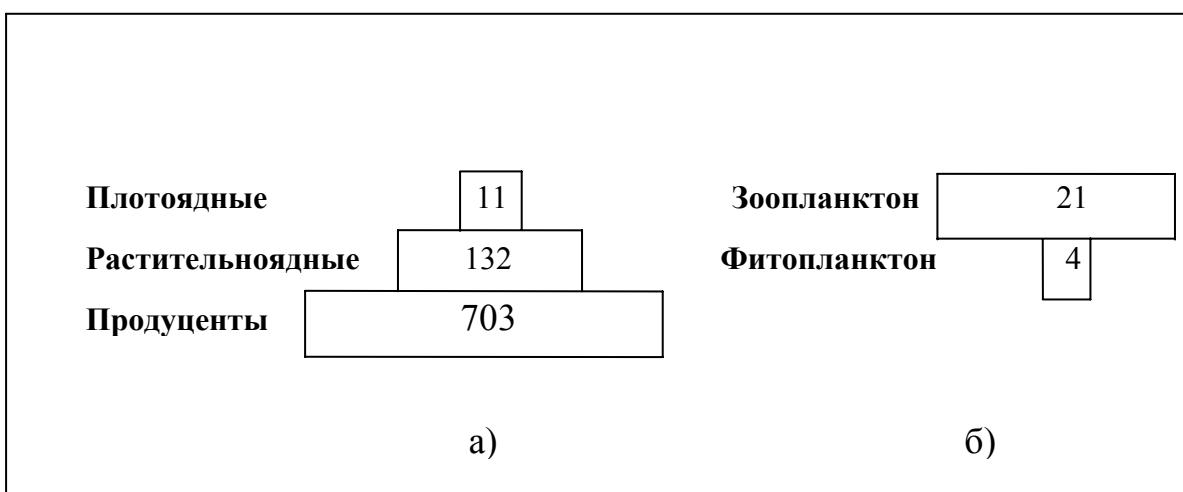


Рис. 11. Пирамиды биомасс биоценозов кораллового рифа (а) и пролива Ла-Манш (б): цифры — биомасса в граммах сухого вещества, приходящегося на 1 м<sup>2</sup> (без соблюдения масштаба)

Термин «пирамида биомасс» возник в связи с тем, что в абсолютном большинстве случаев масса первичных консументов, живущих за счет продуцентов, значительно меньше массы этих продуцентов, а масса вторичных консументов значительно меньше массы первичных консументов. Биомассу деструкторов принято показывать отдельно.

При отборе образцов определяют биомассу или урожай на корню (т. е. в данный момент времени), которая не содержит никакой информации о скорости образования или потребления биомассы.

Следует иметь в виду, что скорость создания органического вещества не определяет его суммарные запасы, то есть общую биомассу всех организмов каждого трофического уровня. Величина этих характеристик зависит от многих факторов, имеющих неодинаковую направленность.

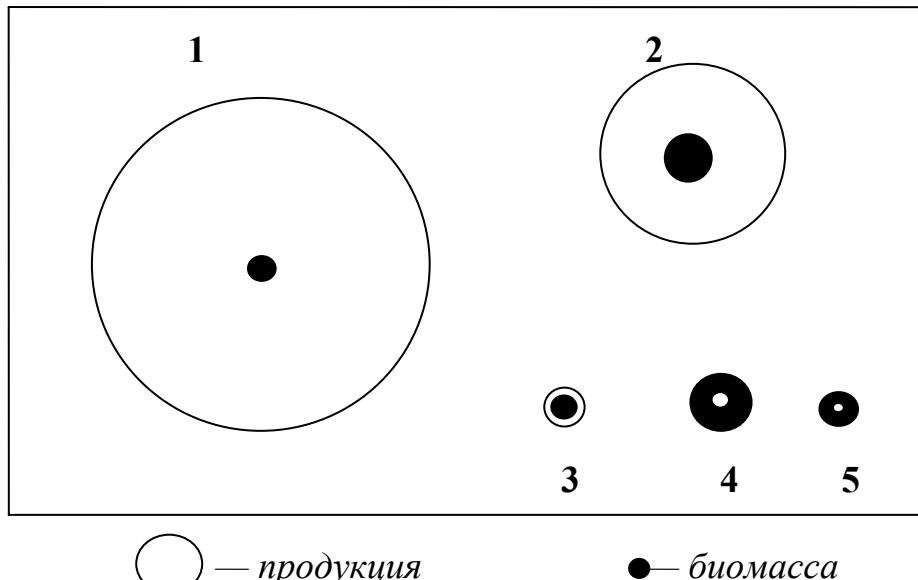
Так, при равенстве скорости потребления биомассы (потеря из-за поедания) и скорости ее образования урожай на корню не свидетельствует о продуктивности, то есть о количестве энергии и вещества, переходящих с одного трофического уровня на другой, более высокий, за некоторый период времени (например, за год). Так, на плодородном, интенсивно

используемом пастбище урожай трав на корню может быть ниже, а продуктивность выше, чем на менее плодородном, но мало используемом для выпаса.

Одним из следствий описанного случая являются «перевернутые пирамиды» (рис. 11, б). Зоопланктон биоценозов озер и морей чаще всего обладает большей биомассой, чем его пища — фитопланктон, однако скорость размножения зеленых водорослей настолько велика, что в течение суток они восстанавливают всю съеденную зоопланктоном биомассу. Тем не менее в определенные периоды года (во время весеннего цветения) наблюдают обычное соотношение их биомасс.

Приведем пример, показывающий отсутствие корреляции между продуктивностью и биомассой. Продуцентам небольших размеров, например водорослям, свойственна высокая скорость роста и размножения, уравновешиваемая интенсивным потреблением их в пищу другими организмами и естественной гибелью. Поэтому продуктивность их может быть не меньше, чем у крупных продуцентов (например, деревьев), хотя на корню биомасса может быть мала. Иными словами, фитопланктон с такой же продуктивностью, как у дерева, будет иметь намного меньшую биомассу, хотя мог бы поддерживать жизнь животных такой же массы. Примерная схема соотношения продуктивности (продукции) и биомассы у различных представителей биоты представлена на рис. 12.

Общая годовая продукция сухого органического вещества на Земле составляет 150–200 млрд т. Около 1/3 его образуется в океанах, около 2/3 — на суше. Почти вся чистая первичная продукция Земли служит для поддержания жизни всех гетеротрофных организмов. Энергия, недоиспользованная консументами, запасается в их телах, органических осадках водоемов и гумусе почв. Общая годовая продукция растений — 170 млрд т, а животных — 3934 млрд т (Н. Ф. Реймерс, 1990).



*Рис. 12. Схема соотношения продуктивности (продукции) и биомассы у различных представителей биоты: 1 — бактерии; 2 — фитопланктон; 3 — зоопланктон; 4 — бентос; 5 — рыбы в Баренцевом море*

Для построения **пирамиды численности** подсчитывают число организмов на некоторой территории, группируя их по трофическим уровням:

- деструкторы, продуценты — зеленые растения;
- первичные консументы — травоядные животные;
- вторичные консументы — плотоядные животные;
- третичные консументы — плотоядные животные;
- $n$ -е консументы («конечные хищники») — плотоядные животные;
- редуценты.

Консументы второго, третьего и более высоких порядков могут быть хищниками (охотиться, схватывая и убивая жертву), могут питаться падалью или быть паразитами. В последнем случае они по величине меньше своих хозяев, в результате чего пищевые цепи паразитов необычны по ряду параметров. В типичных пищевых цепях хищников плотоядные животные становятся крупнее на каждом трофическом уровне. Каждый уровень изображается условно в виде прямоугольника, длина или площадь которого соответствуют численному значению количества

особей. Расположив эти прямоугольники в соподчиненной последовательности, получают экологическую пирамиду численности (рис. 13), основной принцип построения которой впервые сформулировал американский эколог Ч. Элтон.

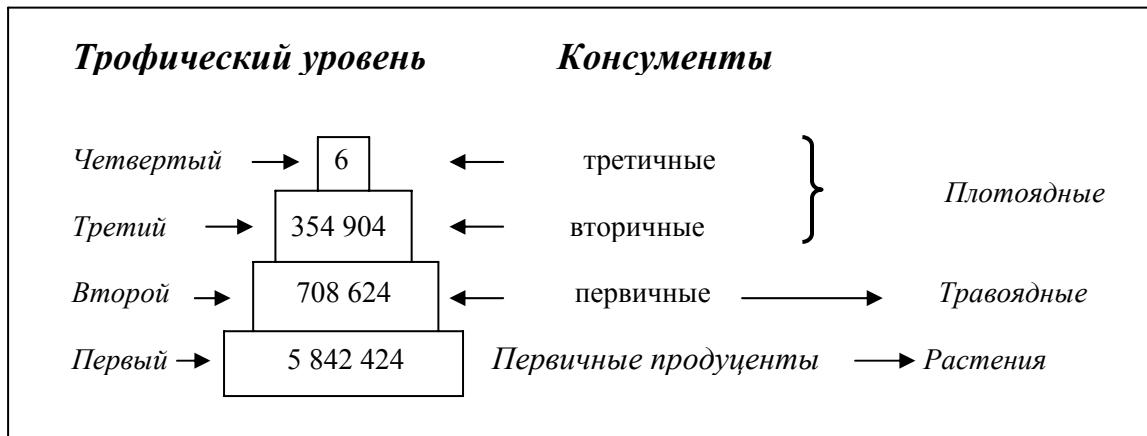


Рис. 13. Экологическая пирамида численности для луга, поросшего злаками: цифры — число особей (без соблюдения масштаба)

В основе этой закономерности лежит, во-первых, тот факт, что для уравновешивания массы большого тела необходимо много маленьких тел; во-вторых, от низших трофических уровней к высшим теряется количество энергии (от каждого уровня до предыдущего доходит лишь 10 % энергии) и, в-третьих, имеет место обратная зависимость метаболизма от размера особей (чем мельче организм, тем интенсивнее обмен веществ, тем выше скорость роста их численности и биомассы).

Следует иметь в виду, что пирамиды численности могут сильно различаться по форме в разных экосистемах.

Данные для пирамид численности получают достаточно легко путем прямого сбора образцов, однако существуют и некоторые трудности:

- продуценты сильно отличаются по размерам, хотя один экземпляр злака или водоросли имеет одинаковый статус с одним деревом. Это порой нарушает правильную пирамидальную форму, иногда давая даже перевернутые пирамиды;

- диапазон численности различных видов настолько широк, что при графическом изображении затрудняет соблюдение масштаба, однако в таких случаях можно использовать логарифмическую шкалу.

Таким образом, *пирамида продукции* (или *энергии*) имеет универсальный характер, показывает изменение первичной продукции (или энергии) на последовательных трофических уровнях, что принципиально отличает ее от пирамид биомассы и численности, отражающих статику системы (количество организмов в данный момент). Так, *пирамида биомассы*, характеризует массу живого вещества, общий сухой вес, калорийность и т. д., а *пирамида чисел* отражает численность организмов на каждом уровне (пирамида Элтона). Вместе с тем в конечном итоге все три пирамиды отражают энергетические отношения в экосистеме.

Одним из наиболее удачных и наглядных примеров классических экологических пирамид служат пирамиды, изображенные на рис. 14. Они иллюстрируют условный биоценоз, предложенный американским экологом Ю. Одумом. «Биоценоз» состоит из мальчика, питающегося только телятиной, и телят, которые едят исключительно люцерну.

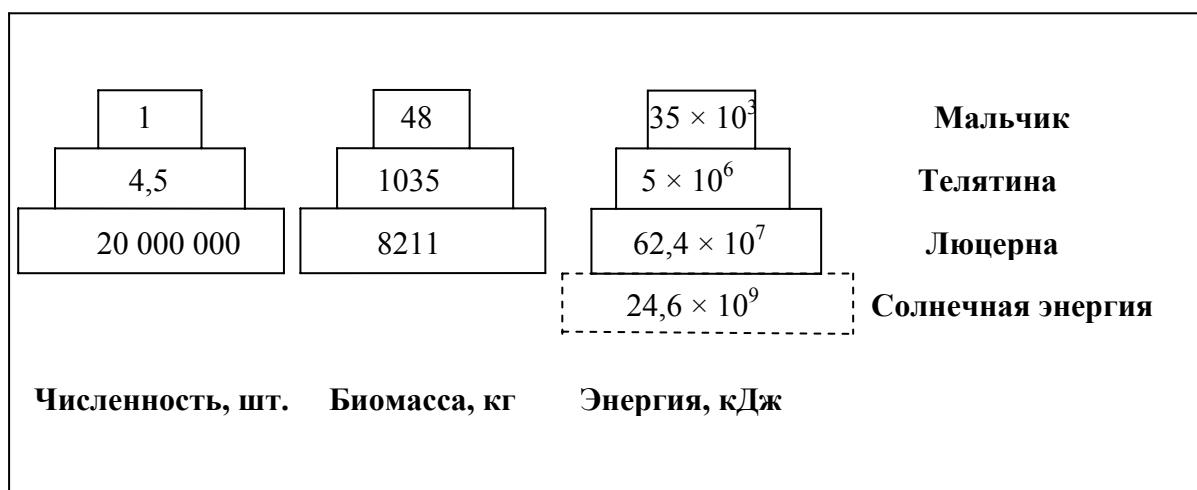


Рис. 14. Экологические пирамиды (по Ю. Одуму). Без соблюдения масштаба

В природе, в стабильных системах биомасса изменяется незначительно, т. е. природа стремится использовать полностью валовую продукцию. Знание энергетики экосистемы и количественные ее показатели позволяют точно учесть возможность изъятия из природной экосистемы того или иного количества растительной и животной биомассы без подрыва ее продуктивности.

Человек получает достаточно много продукции от природных систем, тем не менее основным источником пищи для него является сельское хозяйство. Создав агроэкосистемы, человек стремится получить как можно больше чистой продукции растительности, но ему необходимо тратить половину растительной массы на выкармливание травоядных животных, птиц и т. д., значительная часть продукции идет в промышленность и теряется в отбросах, т. е. и здесь теряется около 90 % чистой продукции и только около 10 % непосредственно используется на потребление человеком.

В природных экосистемах энергетические потоки также изменяются по своей интенсивности и характеру, но этот процесс регулируется действием экологических факторов, что проявляется в динамике экосистемы в целом.

## 14. Гомеостаз экосистемы

Известно, что при любом развитии эволюция создает возможность формирования новых структур, для которого необходимо выполнение следующих условий:

- открытость системы;
- нахождение системы на «удалении» от равновесия;
- наличие флюктуации (случайного отклонения).

Чем сложнее система, тем более многочисленны флуктуации и их типы. Однако в сложных системах существуют связи между различными ее частями. Именно взаимосвязи и обеспечивают равновесие и устойчивость экосистем.

Состояние естественного равновесия означает, что экосистема является стабильной и ее отдельные параметры остаются неизменными, несмотря на воздействия, которые система испытывает. Очень важным свойством системы является ее проницаемость — в нее постоянно что-то поступает и постоянно что-то из нее исходит. Иными словами, это такое устойчивое состояние экосистемы, при котором поступление вещества, энергии и информации равно их выходу.

Между видами существует определенное равновесие, и смещение его в какую-либо сторону вызывает значительные изменения в экосистемах. Увеличение количества хищников, например, может привести к исчезновению жертв, а уничтожение хищников увеличивает число жертв, но в данном случае жертвам может не хватить пищи. Естественное равновесие существует и между живыми организмами и окружающей его неживой средой. Великое множество «малых» равновесий поддерживает общее равновесие в природе.

Равновесие в живой природе в отличие от неживой является динамичным, а не статичным, т. е. представляет собой движение вокруг некой точки устойчивости. Если сама точка не изменяется, то такое состояние носит название *гомеостаза*.

*Гомеостаз* (от греч. *homoios* — подобный, одинаковый и греч. *stasis* — неподвижность, состояние) — способность биологических систем (организма, популяции и экосистем) противостоять изменениям и сохранять равновесие.

*Гомеостаз* обеспечивается сложными механизмами, посредством которых живой организм, противодействуя внешним воздействиям,

поддерживает параметры своей внутренней среды на таком постоянном уровне, который обеспечивает его нормальную жизнедеятельность. В качестве примера можно привести всем нам известное: величину кровяного давления, частоту пульса, температуру тела, т. е. то, что определяет нормальное состояние здоровья. Это состояние регулируется гомеостатическими механизмами, которые функционируют настолько «отлаженно», что мы их практически не замечаем. Если же функционирование механизма нарушено, то возникает не только дискомфорт в организме, но и опасность его гибели.

Природная экосистема (биогеоценоз) устойчиво функционирует при постоянном взаимодействии ее элементов, круговороте веществ, передаче химической, энергетической, генетической и другой энергии и информации по цепям-каналам. Согласно принципу равновесия, любая естественная система с проходящим через нее потоком энергии и информации имеет тенденцию к развитию устойчивого состояния. При этом устойчивость экосистем обеспечивается автоматически.

Исходя из позиции кибернетической структуры экосистем, гомеостатический механизм — это *обратная связь*. Например, у гомойотермных (теплокровных) животных изменение температуры тела регулируется специальным центром в мозге, куда постоянно поступает сигнал обратной связи, содержащий данные об отклонении от нормы, а от центра поступает сигнал, возвращающий температуру к норме.

Для управления экосистемами не требуется регуляция извне — это *саморегулирующаяся система*. Саморегулирующий гомеостаз на экосистемном уровне обеспечен множеством управляемых механизмов. Один из них — субсистема «хищник – жертва». Так, в водной экосистеме хищные рыбы (щука в пруду) поедают другие виды рыб-жертв (карась); если численность карася будет увеличиваться — это пример *положительной обратной связи*; щука, питаясь карасем, снижает его

численность — это пример *отрицательной обратной связи*; при росте числа хищников снижается число жертв, и хищник, испытывая недостаток пищи, также снижает рост своей популяции; в конце концов в рассматриваемом пруду устанавливается динамическое равновесие в численности щуки, и карася.

Положительная обратная связь «усиливает отклонение»: например, увеличивает чрезмерно популяцию жертвы. Отрицательная обратная связь «уменьшает отклонение»: например, ограничивает рост популяции жертвы за счет увеличения численности популяции хищников. Таким образом, благодаря реализации этих механизмов постоянно поддерживается равновесие, которое исключало бы исчезновение любого звена трофической цепи.

Наиболее устойчивы крупные экосистемы, и самая стабильная из них — биосфера, а наиболее неустойчивы — молодые экосистемы. Это объясняется тем, что в больших экосистемах создается саморегулирующий гомеостаз за счет взаимодействия круговоротов веществ и потоков энергии (Ю. Одум, 1975).

Новые системы обычно подвержены резким колебаниям и менее способны противостоять внешним возмущениям по сравнению со «зрелыми», компоненты которых успели приспособиться друг к другу. Подлинно надежный гомеостатический контроль устанавливается только после периода эволюционного приспособления.

## **15. Суточные, сезонные и многолетние ритмы в экосистемах**

Как показали исследования, главенствующую роль в природе играют не порядок, стабильность и равновесие, а неустойчивость и неравномерность, то есть все системы флюктуируют, изменяются.

Известно, что нестабильность тех или иных факторов экосистемы существенным образом влияет, а зачастую и определяет колебательный характер состава и функциональных связей внутри сообществ организмов. Из этого следует, что биоценозы, являющиеся открытыми системами, непрерывно изменяются под действием внутренних и внешних факторов. Функционирование биоценозов носит вероятностный характер.

Таким образом, динамичность экосистем — одно из их фундаментальных свойств. Динамичность экосистемы отражает ее зависимость от комплекса факторов и представляет собой *адаптивную реакцию* всей системы на их воздействие.

Динамические характеристики экосистемы имеют различную периодичность и продолжительность: суточную, сезонную и многолетнюю, даже в пределах времени геологических эпох, выражая тем самым эволюционные процессы в биосфере как глобальной экосистемы.

**Суточные ритмы биоценозов.** В пределах суток не происходит принципиальных изменений видового состава и основных форм взаимоотношений в биоценозе, если эти изменения носят ритмичный закономерный характер. По И. А. Шилову (2000), в данном случае имеет смысл говорить не о суточной динамике, а о суточных аспектах биоценоза. В данном промежутке времени изменения определяются характером активности тех видов, которые отличаются отчетливой суточной ритмикой жизнедеятельности. К примеру, среди рыб имеются формы с дневной и ночной активностью; известны суточные вертикальные миграции планктона и вслед за ними планктоноядных животных; достаточно широко распространены птицы с дневной и ярко выраженной ночной активностью, которые следуют за насекомыми с аналогичной суточной ритмикой, и т. д.

Выявлены и некоторые экзогенные влияния на суточные ритмы, к примеру, днем в жарких пустынях снижается активность (или полностью

замирает) даже тех видов, которые принципиально относятся к дневным, а некоторые из них меняют свой вид активности на сумеречный или ночной.

Суточные аспекты биоценозов отражают особенности существования в экологических нишах, в целом проявляют структурированность биоценозов по «пищевому» признаку. В частности, разделение видов, присущих одному биоценозу, по «временной» активности значительно снижает уровень прямой конкуренции и позволяет сосуществовать видам со сходными биологическими «запросами». В целом расхождение в суточной активности приводит к усложнению биоценозов, повышению биологического разнообразия и более полному использованию ресурсов среды.

**Сезонные ритмы биоценозов.** Эти изменения затрагивают биоценозы гораздо глубже, чем суточные. В первую очередь это касается видового состава биоценозов. Известно, что при наступлении неблагоприятных сезонов года часть видов, для которых это имеет значение, мигрирует в районы, где условия более удовлетворяют их требованиям (перелетные птицы, некоторые копытные животные). Здесь весьма четко проявляются особенности видов, входящих в экосистему: оседлые виды (это, как правило, эдификаторы или доминанты) составляют основное ядро биоценоза, тогда как сезонные диктуют его облик. Следует сказать, что при миграционных процессах происходит изменение и характера биоценотических связей: в разные сезоны при наличии или отсутствии отдельных видов внутренние связи меняются. К числу сезонных аспектов относят и виды с пульсирующей активностью. На определенный период из биоценоза «выпадают» группы животных и даже целые популяции, впадающие в спячку, в период диапауз или оцепенений, при исчезновении однолетних трав, опаде листвы и т. п. Это в слабой форме выражено даже во влажных тропических лесах.

По И. А. Шилову (2000), уменьшение числа активных видов снижает интенсивность биогенного круговорота вещества и несколько замедляет энергетический обмен, т. е. число видов в биоценозе в определенной степени следит за регуляцией биосферных процессов. Биологически значимым для сезонных аспектов является влияние абиотических факторов, особенно ярко проявляющихся в ландшафтно-климатических зонах со сменой зимних и летних периодов, а в тропиках — засушливых и влажных — менее выражено.

Характерной чертой суточных и сезонных изменений является сохранение принципиальных свойств данной экосистемы, поддержание ее целостности и функциональной устойчивости. Даже сезонные изменения видового состава входят в общую характеристику каждой данной экосистемы, поскольку закономерно повторяются из года в год.

Указанные суточные и сезонные аспекты биоценозов затрагивают, как следует из вышеизложенного, число видов, т. е. количественные характеристики, но качественного изменения системы в данном случае не происходит.

**Многолетняя цикличность** проявляется благодаря флюктуациям климата. Многолетняя периодичность в изменении численности биоценоза, вызванная резко неравномерным выпадением осадков по годам, с периодическим повторением засух, хорошо иллюстрируется повторением массовых размножений животных, например саранчевых (налеты саранчи).

Многолетняя цикличность может быть связана с особенностями развития растений — эдификаторов (лат. *aedificator* — строитель), определяющих в растительном сообществе его особенности, создающих биосреду в экосистеме и играющих важнейшую роль в сложении ее структуры. Например, в буковых лесах сомкнутые кроны многолетних деревьев угнетают растительность нижних ярусов, но как только бук

упадет, начинают бурно расти молодые деревья и крона восстанавливается. Так происходит обновление букового леса, на которое в естественных условиях требуется цикл в 250 лет.

## 16. Экологические сукцессии и климаксные экосистемы

Ю. Одум (1986) под экологической сукцессией понимает вообще весь процесс развития экосистемы. Более конкретное определение дает этому явлению Н. Ф. Реймерс (1990):

*Сукцессия — последовательная смена биоценозов, преемственно возникающая на одной и той же территории (биотопе) под влиянием природных факторов (в том числе и внутренних противоречий самих биоценозов) или воздействия человека.*

Изменения в сообществе в результате сукцессии носят закономерный характер и обусловлены взаимодействием организмов между собой и с окружающей абиотической средой.

Иными словами, сукцессия — это закономерная, последовательная смена сообществ в экосистемах, обусловленная влиянием комплекса внутренних и внешних факторов.

Влияние комплекса факторов вызывает в экосистемах сукцессию как адаптивную реакцию.

*По времени осуществления* сукцессии, как правило, делятся *годами и десятилетиями*, хотя во временных водоемах сукцессии осуществляются с удивительной скоростью. Установлены и *вековые изменения* экосистем, которые отражают эволюцию биосфера.

Впервые динамику экосистем описал Э. Варминг (1896), но наибольший вклад внес Ф. Клементс (1904).

Ф. Клементс считал, что *сукцессия завершается* формированием сообщества, наиболее адаптированного по отношению к комплексу

климатических условий, которое он назвал «**климакс-формация**», или просто «**климакс**»; в настоящее время эта формация считается времененным состоянием: в процессе вековых изменений условий (климата и других факторов среды) возникают полномасштабные изменения экосистем.

По современным представлениям смены сообществ могут происходить под влиянием климатических факторов, трансформации рельефа, обогащения или обеднения почв, изменения гидрологического режима и т. п.

Важнейшее же значение придается биоценотическим факторам: виды растений (а также животных), участвующие в сукцессионных сообществах, изменяют условия обитания для других видов, таким образом «подготавливая почву» для последующего этапа сукцессии. В целом выделяют сукцессии, связанные исключительно с внешними абиотическими факторами (*аллогенные*), и сукцессии, вызванные изменением структуры и системы связей в существующих сообществах (*автогенные*). Но эти два типа сукцессии способны переходить друг в друга в силу глубокой взаимозависимости (В. Н. Сукачев, 1942).

По Ф. Клементсу, в наиболее общем виде **сукцессии проходят через фазы:**

- ***обнажения*** (появление незаселенного пространства);
- ***миграции*** (заселение его первыми, пионерными формами жизни);
- ***эвразиса*** (колонизация и приспособление к конкретным условиям среды);
- ***соревнования*** (конкуренция с вытеснением ряда первичных поселенцев);
- ***реакции*** (обратное воздействие сообщества на биотоп и условия существования);
- ***стабилизации*** (формирование климаксного биоценоза).

В сукцессионных процессах, по мнению В. Н. Сукачева, важнейшую роль играют **конкурентные отношения** на внутривидовом и главным образом на межвидовом уровне, которые в конечном итоге и приводят к равновесному состоянию, характеризующему завершающее сообщество (климакс, или климаксный биоценоз).

**Сукцессия в энергетическом смысле** связана с фундаментальным сдвигом потока энергии в сторону увеличения количества энергии, направленной на поддержание системы. Стадии роста и стабилизации сукцессии можно различать на основе критерия продуктивности: на первой стадии продукция растет до максимума, на второй — остается постоянной и даже по мере деградации системы может уменьшиться до нуля.

Для возникновения сукцессии необходимо свободное пространство. В зависимости от первоначального состояния субстрата различают **первичную и вторичную сукцессии**.

**Первичные сукцессии** начинаются на субстрате, неизмененном (или почти неизмененном) деятельностью живых организмов. Главной функцией такого рода сукцессии является создание (или изменение) почвы первичными колонистами.

В качестве примера остановимся на формировании скальных биоценозов: процесс начинается с поселения на скалах накипных лишайников. На этой стадии постепенно формируется комплекс видов микроскопических водорослей, простейших, нематод, отдельных насекомых, который способствует формированию первичной почвы. Затем здесь поселяются другие формы лишайников, специализированных мхов; еще позднее на базе возникшей почвы вселяются сосудистые растения, и параллельно идет обогащение животного населения. Сходным образом описывается смена сообществ на ледниковых отложениях на очень бедных почвах, завершающее сообщество здесь создается примерно через 100 лет после начала сукцессии (И. А. Шилов, 2000).

Классическим примером природной сукцессии, имеющей черты первичной прогрессивной сукцессии, является «старение» озерных экосистем — *эвтрофикация*. Она выражается в зарастании озер растениями от берегов к центру. Здесь наблюдается ряд *стадий зарастания* — от *начальных* (дальние от берега) до *достигнутых* у берега. В итоге озеро превращается в торфяное болото, представляющее собой устойчивую экосистему климаксного типа. Но и она не вечна — на ее месте постепенно может возникнуть лесная экосистема уже благодаря наземной сукцессионной серии в соответствии с климатическими условиями местности.

Эвтрофикация водоема в значительной степени определяется привносимыми извне биогенными элементами. В природных условиях биогены сносятся с площади водосбора.

*Вторичные сукцессии* развиваются на субстрате, первоначально измененном деятельностью комплекса живых организмов. В настоящее время вторичная сукцессия является, как правило, следствием деятельности человека. Такие сукцессии чаще всего имеют восстановительный (демутационный) характер.

Примером вторичной демутационной сукцессии может служить восстановление климаксного лесного биоценоза после пожаров (а в наше время и вырубок). В таежной зоне Евразии при появлении открытого пространства на месте еловых лесов в результате пожара или сплошной вырубки коренным образом меняется режим освещения, температуры, влажности и др. Эти изменения неблагоприятны для таежных видов растений и животных, развитие которых угнетается.

Зато на освещенных, относительно сухих и хорошо прогреваемых местах формируется временное одноярусное сообщество из светолюбивых трав. Первыми на стадии открытой вырубки развиваются виды с легко распространяемыми семенами: вейник, иван-чай и др. Позднее начинается

лесовозобновление: прорастают светолюбивые лиственные породы (осины, березы, ивы и др.) и кустарники.

Одновременно формируется связанный с лугово-кустарниковой растительностью комплекс животного населения: многочисленные и разнообразные насекомые и другие беспозвоночные, грызуны, исходно связанные с лугами и лесными полянами; развитие ягодных кустарников привлекает большое число видов птиц, а наличие хорошо прогреваемых мест — рептилий и т. д. Формируется богатое и разнообразное сообщество застраивающей вырубки.

Эта стадия занимает в среднем 2–3 года, после чего начинается интенсивное развитие светолюбивых мелколиственных древесных пород (осины, березы). Постепенно подросшие деревья вытесняют кустарники и наиболее светолюбивые виды трав; кустарниково-луговое сообщество сменяется лиственным жердняком — молодым лесом с несомкнутыми кронами. Это влечет за собой и изменение животного населения: на стадии жердняков они обедняются за счет миграции видов, ранее связанных с кустарниками и богатым разнотравьем.

После первого смыкания крон и перехода сообщества от стадии жердняка в фазу лиственного леса (через 10–15 лет от начала сукцессии) биоценоз вновь несколько усложняется за счет появления более или менее полного комплекта растительности и животного населения, характеризующего спелые лиственные леса. Под древесным пологом в условиях затенения и повышенной влажности начинается интенсивное прорастание семян ели.

Постепенно хвойный молодняк окончательно заглушает луговую травянистую растительность; ее сменяют мхи и лесное разнотравье. Улучшение условий для роста ели ингибирует восстановление мелколиственных лесных пород. Старые лиственные деревья затеняются выходящими в первый ярус елями; смыкание еловых крон еще больше

угнетает березы и осины, которые выступают уже в качестве второстепенных членов древостоя. В конце концов лиственные деревья выпадают и восстанавливается исходный тип лесного сообщества с господством ели. Соответственно изменяется и фаунистический комплекс, прошедший в процессе сукцессии фазы сорно-луговой растительности, кустарников, лиственного жердняка и спелого леса. Весь процесс от вырубки (пожара) до формирования устойчивого таежного биоценоза занимает от 90 до 150 лет (Шилов, 2000).

Вторичная, антропогенная сукцессия проявляется также и в эвтрофикации. Например, бурное «цветение» водоемов, особенно искусственных водохранилищ, есть результат их обогащения биогенами вследствие человеческой деятельности. «Пусковым механизмом» процесса обычно является обильное поступление *фосфора*, реже — *азота*, иногда *углерода и кремния*. Ключевую роль обычно играет фосфор.

При поступлении биогенов резко возрастает продуктивность водоемов за счет роста численности и биомассы водорослей, прежде всего сине-зеленых — цианей из царства дробянок. Многие из них могут фиксировать молекулярный азот из атмосферы, тем самым снижая лимитирующее действие азота, а некоторые способны освобождать фосфор из продуктов метаболизма различных водорослей. Обладая этим и рядом других подобных качеств, они захватывают водоем и доминируют в биоценозе.

Биоценоз практически полностью перерождается. Наблюдаются массовые заморы рыб. «В особо тяжелых случаях вода приобретает цвет и консистенцию горохового супа, неприятный гнилостный запах: жизнь аэробных организмов исключена» (Соловьев, 1987).

Очевидно, что экологическая сукцессия происходит в определенный отрезок времени, в который изменяется видовая структура сообщества и абиотическая среда его существования вплоть до кульминации его

развития — возникновения стабилизированной системы. Такая стадия (фаза) стабилизации системы называется **климаксом**, а стабилизированная экосистема — **климаксной**. В этом состоянии система находится тогда, когда в ней на единицу энергии приходится максимальная биомасса и максимальное количество симбиотических связей между организмами (Ю. Одум, 1975).

## 17. Иерархический ряд экосистем

При разграничении экосистем в природе специалисты сталкиваются с некоторыми проблемами.

Прежде всего, не существует единой точки зрения по поводу **минимальной размерной единицы** экосистемы. Некоторые исследователи склонны рассматривать в качестве таковой сравнительно простые, небольшие по размеру сообщества: население разлагающегося ствола дерева, биоценоз верхней поверхности листа кувшинки и т. п. Другие предлагают рассматривать такие сообщества лишь как фрагменты экосистемы, существующие непродолжительное время, которые можно назвать *микроэкосистемами*. Автономность микроэкосистемы относительна и существенно зависит от остальных фрагментов экосистемы.

Исходя из этих рассуждений, минимальной размерной единицей экосистемы следует считать более крупные, чем микроэкосистемы, единства: луг, лес, поле, озеро и т. д.

Следующая проблема — **выбор одного из характерных признаков**, по которому можно было бы составить иерархический ряд экосистем. В настоящее время используется не один, а *группы признаков*, которые подразделяют на *физиономические, таксономические и экологические*.

На основе *физиономических признаков* можно выделить площади с растительностью, сходной по облику, если здесь представлены растения в основном идентичных морфологических типов и одинакового сезонного развития. Подобный подход удобен, когда имеется один или два доминирующих вида растений, например сосна в сосновке, ель в ельнике или луговое сообщество лисохвоста и герани.

*Таксономические критерии* базируются на численно преобладающих одиночных видах или на некоторой совокупности видов, которые называются характерными. Однако случаи, когда имеется небольшое число характерных видов, довольно редки, чаще приходится иметь дело с целой группой характерных видов. В природных условиях в любую экосистему входит известное число элементов, которые могут встречаться и в других экосистемах, но к совместному существованию они оказываются способными только в одной конкретной экосистеме. Эта группа видов, или характерный набор, служит лучшим отличительным признаком экосистемы.

Наконец, можно разграничить экосистемы по *экологическим признакам*, т. е. по параметрам абиотической среды. Но этот способ очень трудоемок, так как требует огромного количества измерений. При таком подходе исследователь определяет значения параметров среды, которые, по его мнению, важны для организмов. Затем он выстраивает имеющиеся у него данные о соответствующем виде вдоль градиента выбранного фактора.

Третий источник трудностей — **определение границ экосистем**. В некоторых случаях переход от одной экосистемы к другой бывает резким: таковы границы между лесом и посевами, между выжженными и неповрежденными участками леса.

В том случае, когда условия изменяются постепенно, относительные обилия доминирующих видов меняются так же, постепенно. В этих

случаях появляются серьезные трудности в определении границ экосистемы. Например, на пологом склоне градиент абиотических факторов определяет постепенное изменение сообществ, поэтому некоторые экологи видят в них не соседствующие экосистемы, а некую непрерывность, называемую *континуумом*.

Вероятно, должны существовать точки, в которых происходит коренное изменение относительной конкурентоспособности видов, в результате чего один доминант сменяется другим. В этом случае не исключено, что само взаимодействие видов приведет к образованию и закреплению границы между зонами их распределения. На крутом склоне, когда ключевой фактор среды меняется более резко по градиенту, наблюдается больший разрыв непрерывности, что облегчает определение границ экосистем.

В случае резких границ между двумя конкурирующими сообществами возникает зона напряжения, или *экотон*. Иными словами, экотон представляет собой зону перехода между различными сообществами, например между лесом и лугом или в море между участками с мягким и твердым грунтом. Эта пограничная зона может иметь значительную протяженность, но она всегда уже территории прилегающих к ней экосистем. Обычно в экотонное сообщество входит значительная доля видов из перекрывающихся сообществ, а иногда также виды, характерные только для экотона. Число видов и плотность популяций некоторых из них в экотоне часто выше, чем в лежащих по обе стороны от него экосистемах. Тенденция к увеличению разнообразия и плотности живых организмов на границах сообществ известна под названием *краевого эффекта*.

Один из обычных и наиболее важных для человека экотонов — опушка леса. Опушку можно определить как переходное сообщество между лесным и травянистым сообществами. Где бы ни жил человек, он

стремится сохранить поблизости от своего жилища сообщество опушек. Так, если человек селится в лесу, он вырубает его до отдельных небольших участков, перемежающихся с лугами. А поселившись на открытом месте, сажает деревья, также создавая мозаичную структуру ландшафта.

Установив в качестве **минимальной размерной единицы** экосистемы *биогеоценоз*, можно построить иерархический ряд экосистем (табл. 2).

Таблица 2.

#### **Масштаб фактора, определяющего существование экосистем различного уровня**

<b>Уровень экосистемы</b>	<b>Масштаб фактора</b>
Биосфера	Космический
Экосистемы суши и океана	Геологический
Биогеографическая область	Фактор эволюции
Биом	Фактор климатического климакса
Ландшафт	Фактор рельефа
Биогеоценоз	Фактор эдафического климакса (локальные условия)

Применяя термин «биогеоценоз» в этом смысле, мы сохраняем знак равенства между экосистемой и биогеоценозом лишь для самого низкого уровня в иерархии экосистем. Существование каждого из таких уровней определяется действием своего специфического фактора. Масштаб факторов возрастает по мере перехода от низших уровней к высшим.

Рассмотрим каждый из уровней иерархического ряда.

**Нижний уровень** определяются местными (*эдафическими*) воздействиями. Изменения на этом уровне происходят относительно быстро — в течение нескольких месяцев или лет. И хотя климаксные экосистемы могут существовать длительное время, в масштабе времени

более высоких уровняй они воспринимаются как местные и краткосрочные нарушения. Часть структуры сообщества обусловлена динамическими процессами гибели, замещения и т. п., которые могут остаться незамеченными при крупномасштабном рассмотрении.

Выделение в *ландшафте* различных экосистем (*с рельефным масштабом фактора разграничения*) производится достаточно произвольно, так как природные четкие границы между ними встречаются исключительно редко.

Процент площадей, способных поддерживать сообщества в состоянии климатического климакса, различен для разных областей. Но поскольку стратегия развития любой экосистемы состоит в достижении климатического климакса, главными наземными экосистемами можно считать *биомы*. Они легко выделяются, в частности, по *климатической климаксной растительности* (*масштаб фактора*). Их резкая смена соответствует зоне перехода гумидного климата (*с избыточным увлажнением*) в аридный (*с низкой влажностью*).

В зоне влажных тропиков, где круглый год тепло и много влаги, создаются благоприятные условия для развития самых богатых наземных сообществ — сообществ дождевого тропического леса. В случае ярко выраженной сезонности выпадения осадков развиваются сезонные *тропические леса*. *Биом лесов умеренной зоны* развивается в условиях умеренной влажности и температуры и тянется от сообществ смешанных хвойно-мелколиственных лесов до сообществ вечнозеленых широколиственных пород.

В более засушливой части тропической и умеренной зон располагаются травяные сообщества: *степи и саванны*. Здесь создаются условия для периодических пожаров, которые уничтожают надземную часть многолетних травянистых растений, оставляя в неприкосновенности их обширную корневую систему. Дальнейшее уменьшение нормы осадков

при высоких и умеренных среднегодовых температурах приводит к развитию пустынь. Чапарраль свойственен областям со средиземноморским климатом — мягким, с сырой зимой и засушливым летом. Сообщества чапаррала занимают обширные пространства в Средиземноморье и на западном побережье Северной Америки. При низких температурах развиваются тундровые сообщества. Влажная тундра переполнена водой, но поскольку на протяжении большей части года эта вода остается замерзшей, она недоступна растениям.

Ю. Одум (1986) кроме наземных природных экосистем (биомов) выделяет еще две группы: пресноводные и морские (рис. 15).

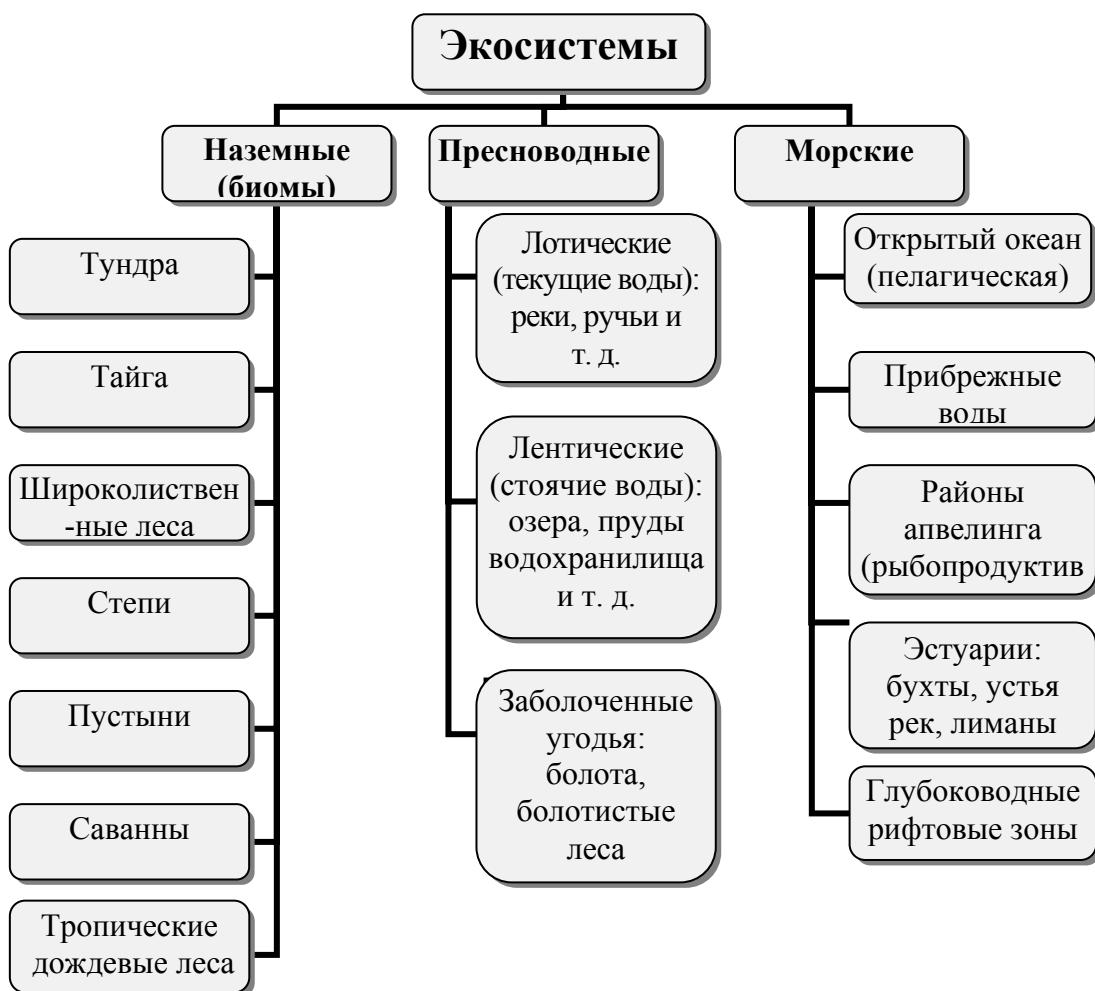


Рис. 15. Основные типы природных экосистем по Ю. Одуму (1986)

В основе подразделения лежат некоторые общие для них признаки: для наземных — тип растительности, для пресноводных — физические свойства воды и т. п.

В разных *биогеографических областях*, которые соответствуют *фактору эволюции*, сообщества сильно различаются по видовому составу. Это обусловлено тем, что каждый вид образуется в одном, определенном месте земного шара, а затем расселяется, останавливаясь перед естественными препятствиями, такими как морские проливы, горные цепи и т. п. Однако всюду, где независимо от географического положения физическая среда одинакова, развиваются сходные экосистемы.

Эквивалентные экологические ниши оказываются занятymi теми биологическими группами, которые имеются в фауне и флоре данной области. Так, степной биом развивается во всех областях со степным климатом, но виды злаков и травоядных животных могут быть различными. Организмы, занимающие одинаковые или сходные экологические ниши в разных географических областях, называются *экологическими эквивалентами*.

Кенгуру в Австралии — экологический эквивалент бизона и вилорогой антилопы в Северной Америке.

Огромные различия в физико-химических свойствах между *наземными и водными* средами (*геологический масштаб фактора*) создают в них совершенно разные условия жизни. Своебразие экосистем океана в отличие от экосистем суши определяется в первую очередь абиотическими факторами, а также рядом особенностей общего характера.

**Биосфера — следующий уровень экосистем.** Это сложная наружная оболочка Земли, населенная живыми организмами, составляющими в совокупности живое вещество планеты.

Живые организмы осуществляют важнейшую функцию биосферы, без которой не может существовать сама жизнь — *биогенный ток атомов*.

Живые организмы осуществляют этот ток атомов благодаря получению солнечной энергии. В этой связи биосфера — глобальная планетарная экосистема высшего уровня, или первого порядка, определяющим фактором которой является космический.

## **18. Круговорот веществ в природе**

Круговорот веществ в природе — основной способ существования и развития живых существ. Солнечная энергия обеспечивает на Земле два круговорота веществ: большой, или геологический (абиотический), и малый, или биологический (биотический).

В основе большого, или геологического круговорота веществ лежит процесс переноса минеральных соединений в масштабе планеты благодаря взаимодействию солнечной энергии с глубинной энергией Земли. Около 50 % падающей на Землю энергии расходуется на перемещение воздуха, выветривание пород, испарение воды и т. п. В свою очередь, движение воды и ветра приводит к осаждению и накоплению осадков.

Для существования экологических систем особо важен круговорот воды, на который все больше влияет деятельность человека (уничтожение лесов, строительство оросительных систем, увеличение пахотных земель и пр.).

Круговорот воды между сушей и океаном через атмосферу — это тоже большой круговорот. Влага, испарившаяся с поверхности Мирового океана (на что затрачивается почти половина поступающей к поверхности Земли солнечной энергии), переносится на сушу, где выпадает в виде осадков, которые вновь возвращаются в океан в виде поверхностного и подземного стока.

Круговорот воды происходит и по более простой схеме: испарение влаги с поверхности океана — конденсация водяного пара — выпадение осадков на эту же водную поверхность океана.

Подсчитано, что в круговороте воды на Земле ежегодно участвует более 500 тыс. км<sup>3</sup> воды.

Круговорот воды в целом играет основную роль в формировании природных условий на нашей планете. С учетом транспирации воды растениями и поглощения ее в биогеохимическом цикле, весь запас воды на Земле распадается и восстанавливается за 2 млн лет.

Малый круговорот веществ в биосфере (биогеохимический), в отличие от большого, совершается лишь в пределах биосферы. Сущность его в образовании живого вещества из неорганических соединений в процессе фотосинтеза и в превращении органического вещества при разложении.

На базе большого, геологического круговорота возник круговорот органических веществ — малый, в основе которого лежат процессы синтеза и превращение органических соединений при разложении вновь в неорганические соединения. Эти два процесса обеспечивают жизнь на Земле, то есть этот круговорот для жизни биосферы — главный, и он сам является порождением жизни. Изменяясь, рождаясь и умирая, живое вещество поддерживает жизнь на нашей планете, обеспечивая биогеохимический круговорот веществ.

Главным источником энергии круговорота является солнечная радиация, которая порождает фотосинтез. Эта энергия довольно неравномерно распределяется по поверхности земного шара. Например, на экваторе количество тепла, приходящееся на единицу площади, в три раза больше, чем на архипелаге Шпицберген ( $80^{\circ}$  с. ш.). Кроме того, она теряется путем отражения, поглощается почвой, расходуется на транспирацию воды и т. д.

Энергия биологического круговорота составляет всего 1–3 % уловленной Землей солнечной энергии, но именно она совершает громадную работу по созиданию живого вещества.

Замкнутые пути движения химических элементов называются биогеохимическими циклами. Из 100 химических элементов 30–40 являются биогенными, т. е. необходимыми организмам.

Для примера рассмотрим круговорот углерода. В атмосфере запасы углерода в виде СО невелики, в земной коре они присутствуют в виде ископаемого топлива. Когда около 2 млрд лет назад на Земле появилась жизнь, атмосфера в основном состояла из СО. Первые организмы были анаэробными, т. е. жили в отсутствие кислорода. Накопление кислорода обусловлено существованием зеленых растений. Сейчас его запасы на Земле оцениваются в 1,6–10 т. Этую массу зеленые растения могут создать за 10 тыс. лет. Поступивший в атмосферу по разным причинам углерод усваивается зелеными растениями, выделяющими в процессе своей жизнедеятельности кислород. А в результате потребления животными органических соединений происходит окисление органических веществ до углекислого газа, который поступает в атмосферу.

Иными словами, углерод — главный участник биотического круговорота. Человек активно вмешивается в этот круговорот, что может в ближайшие 100 лет привести к изменениям климата, подъему океана, уменьшению количества кислорода в составе атмосферы и пр.

В заключение следует сказать, что ни одна экосистема не существует изолированно, а только при условии единства и целостности биосфера.

## 19. Биосфера как глобальная экосистема

Впервые понятие «биосфера» как «область жизни» было введено в науку Ж. Б. Ламарком в начале XIX века, а в геологию Э. Зюссом в 1875 г. Он понимал под этим термином совокупность всех организмов. Это определение близко к современному понятию биоты.

Вернадский пошел значительно дальше. Его «биосфера не есть только так называемая область жизни». Это единство живого и косного

вещества планеты. Но не только. Это еще и связь с космосом, с космическими излучениями, принимаемыми нашей планетой, строящими ее биосферу.

Биосфера составляет верхнюю оболочку, или геосферу, одной из больших концентрических областей нашей планеты.

Если с понятием биосферы по Зюссу связывалось только наличие в трех сферах земной оболочки (твердой, жидкой, газообразной) живых организмов, то по В. И. Вернадскому им отводится роль главнейшей геохимической силы.

Биосфера охватывает нижнюю часть атмосферы, верхнюю часть литосферы и гидросферу.

Верхняя граница биосферы в атмосфере — 15–20 км. Она определяется озоновым слоем, задерживающим коротковолновое УФ-излучение, губительное для живых организмов.

Нижняя граница биосферы в литосфере — 3,5–7,5 км. Она определяется температурой перехода воды в пар и температурой денатурации белков, однако в основном распространение живых организмов ограничивается вглубь несколькими метрами.

Нижняя граница биосферы в гидросфере — 10–11 км. Гидросфера практически вся, в том числе и самая глубокая впадина (Марианская) Мирового океана (11 022 м), занята жизнью. К необиосфере следует относить также и донные отложения, где возможно существование живых организмов.

В. И. Вернадский не только конкретизировал и очертил границы жизни в биосфере, роль живых организмов в процессах планетарного масштаба. Он показал, что в природе нет более мощной геологической средообразующей силы, чем живые организмы и продукты их жизнедеятельности. Ту часть биосферы, где живые организмы встречаются в настоящее время, обычно называют современной биосферой, или

необиосферой, а древние биосфераы относят к палеобиосферам, или к белым биосферам.

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

Абиотическая часть представлена:

- почвой и подстилающими ее породами до глубины, где еще есть живые организмы, вступающие в обмен с веществом этих пород и физической средой порового пространства;
- атмосферным воздухом до высот, на которых возможны еще проявления жизни;
- водной средой — океаны, реки, озера и т. п.

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

В основе биогенной миграции атомов в биосфере лежат два биохимических принципа:

- стремиться к максимальному проявлению, к «всюдности» жизни;
- обеспечить выживание организмов, что увеличивает саму биогенную миграцию.

Эти закономерности проявляются прежде всего в стремлении живых организмов «захватить» все мало-мальски приспособленные к их жизни пространства, создавала экосистему или ее часть. Но любая экосистема имеет границы, имеет свои границы в планетарном масштабе и биосфера.

При общем рассмотрении биосферы как планетарной экосистемы особое значение приобретает представление о ее живом веществе как о некой общей живой массе планеты.

Живое вещество — вся совокупность тел живых организмов, населяющих Землю, физико-химически едина, вне зависимости от их систематической принадлежности. Масса живого вещества сравнительно мала и оценивается величиной  $2,4\text{--}3,6 \cdot 10^{12}$  т (в сухом весе) и составляет менее  $10^{-6}$  массы других оболочек Земли. Но это одна «из самых могущественных геохимических сил нашей планеты», поскольку живое вещество не просто населяет биосферу, а преобразует облик Земли. Живое вещество распределено в пределах биосферы очень неравномерно.

Под живым веществом В. И. Вернадский понимает все количество живых организмов планеты как единое целое, чей химический состав подтверждает единство природы: состоит из тех же элементов, что и неживая природа, только соотношение этих элементов различное и строение молекул иное.

Согласно В. И. Вернадскому, биосфера, помимо живого вещества, состоит из следующих типов веществ: биогенного, косного, биокосного.

Биогенное вещество создается и перерабатывается живым веществом. На протяжении органической эволюции живые организмы тысячекратно пропустили через свои органы, ткани, клетки, кровь всю атмосферу, весь объем мирового океана, огромную массу минеральных веществ. Эту геологическую роль живого вещества можно представить себе по месторождениям угля, нефти, карбонатных пород и т. д.

Косное вещество — вещество, в образовании которого жизнь не участвует; твердое, жидкое и газообразное.

Биокосное вещество создается одновременно живыми организмами и косными процессами, представляя динамически равновесные системы тех и других. Таковы почва, ил, кора выветривания и т. д. Организмы в них играют ведущую роль.

С современных позиций биосфера включает также вещества, находящиеся в радиоактивном распаде, рассеянные атомы, непрерывно

создающиеся из всякого рода земного вещества под влиянием космических излучений, и вещества космического происхождения.

Биосфере, как и составляющим ее другим экосистемам более низкого ранга, присуща система свойств, которые обеспечивают ее функционирование, саморегулирование, устойчивость и другие параметры. Рассмотрим основные из них.

1. Биосфера — централизованная система.

Центральным звеном ее выступают живые организмы (живое вещество).

2. Биосфера — открытая система. Ее существование немыслимо без поступления энергии извне.

Она испытывает воздействие космических сил, прежде всего солнечной активности.

3. Биосфера — саморегулирующаяся система, для которой, как отмечал Вернадский, характерна организованность. В настоящее время это свойство называется гомеостазом, под ним понимается способность возвращаться в исходное состояние, гасить возникающие возмущения включением ряда механизмов.

4. Биосфера — система, характеризующаяся большим разнообразием.

Разнообразие — важнейшее свойство всех экосистем. Биосфера как глобальная экосистема, характеризуется максимальным среди других систем разнообразием. Разнообразие рассматривается как основное условие устойчивости любой экосистемы и биосферы в целом. Это условие так универсально, что сформировалось в качестве закона.

5. Важнейшее свойство биосферы — наличие в ней механизмов, обеспечивающих круговорот вещества и связанную с ним неисчерпаемость отдельных химических элементов и их соединений.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Бродский А. К.* Общая экология: учебник для студ. высш. учеб. заведений. — М.: Издательский центр «Академия», 2006. — 256 с.
2. *Коробкин В. И.* Экология: учебник для вузов / В. И. Коробкин, Л. В. Передельский. — 14-е изд., дополн. и перераб. — Ростов н/Д: Феникс, 2008. — 602 с.
3. *Музалевский А. А.* Экология: учебн. пособие / под ред. д. ф.-мат. н., профессора Л. Н. Карлина. — СПб.: Изд-ва РГМУ, ВВМ, 2008. — 604 с.
4. *Николайкин Н. И.* Экология: учеб. для вузов / Н. И. Николайкин, Н. Е. Николайкина, О. П. Мелехова. — 6-е изд., испр. — М.: Дрофа, 2008. — 622 с.
5. *Одум Ю.* Экология. — Т. 1-2. — М.: Мир, 1986. — Т. 1 — 235 с., Т. 2 — 373 с.
6. *Потапов А. Д.* Экология: учебник. — 2-е изд., испр. и доп. — М.: Высшая школа, 2004. — 528 с.
7. *Реймерс Н. Ф.* Природопользование: словарь-справочник. — М.: Мысль, 1990. — 637 с.
8. *Стандицкий Г. В.* Экология: учебник для вузов. — 8-е изд. — СПб: Химиздат, 2004. — 288 с.
9. *Сукачев В. Н.* Основы типологии и биогеоценологии (Избранные труды), Т. 1. — Л.: Наука, 1972. — 332 с.
10. *Шилов И. А.* Экология: учеб. для биол. и мед. спец. вузов. — 5-е изд., стер. — М.: Высшая школа, 2006. — 512 с.

## СОДЕРЖАНИЕ

1. Понятие о системе. Биологические и экологические системы.....	3
2. Структура и состав экосистем .....	11
3. Трофические цепи, уровни и ярусы экосистем .....	14
4. Типы трофических (пищевых) цепей .....	19
5. Видовая структура биоценозов.....	21
6. Пространственная структура биоценозов.....	29
7. Экологические ниши.....	31
8. Биоразнообразие.....	32
9. Образование первичного органического вещества.....	34
10. Биологическая продуктивность экосистемы .....	36
11. Распределение поступающей с пищей энергии в живых организмах .....	40
12. Правило накопления токсических веществ .....	42
13. Экологические пирамиды.....	45
14. Гомеостаз экосистемы .....	52
15. Суточные, сезонные и многолетние ритмы в экосистемах.....	55
16. Экологические сукцессии и климаксные экосистемы.....	59
17. Иерархический ряд экосистем .....	65
18. Круговорот веществ в природе .....	72
19. Биосфера как глобальная экосистема.....	74
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	79

Учебное издание

Щуров Алексей Григорьевич

ЭКОЛОГИЯ  
ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ

Учебное пособие

Корректор Бармина Ю. В.

Подписано в печать 20.10.10

Формат 60×84 1/16

Тираж 200 экз.

Сдано в производство 20.10.10

Усл.-печ. л. 4,64.

Заказ № 145

Уч.-изд. л. 4.

Санкт-Петербургский государственный университет водных коммуникаций  
198035, Санкт-Петербург, ул. Двинская, 5/7

Отпечатано в типографии ФГОУ ВПО СПГУВК  
198035, Санкт-Петербург, Межевой канал, 2