

Министерство образования и науки Российской Федерации
Федеральное агентство по образованию

Государственное образовательное учреждение высшего
профессионального образования

РОССИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ГИДРОМЕТЕОРОЛОГИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ

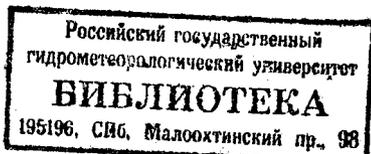
МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ
по дисциплине
«ОБЩАЯ ЭКОЛОГИЯ»

Направление: 510900 – Гидрометеорология
Специальность: 073300 – Океанология

*Подлежит возврату
на факультет заочного обучения*



Санкт-Петербург
2009



*Одобрено методической комиссией факультета
Экологии и Физики природной среды РГГМУ*

УДК

Методические указания по дисциплине "Экология". – СПб.: Изд. РГГМУ, 2009. – 70 с.

Методические указания составлены в соответствии с программой дисциплины "Экология".

Представлена краткая характеристика всех разделов дисциплины, даются рекомендации и пояснения к их изучению. Приводятся вопросы для самопроверки, варианты контрольной работы и рекомендуемая литература.

Составитель: В.В. Дроздов канд. геогр. наук, доц. кафедры экологии РГГМУ

Ответственный редактор Н.П. Смирнов, д-р. геогр. наук, проф. кафедры экологии РГГМУ

© Дроздов В.В., 2009

© Российский государственный гидрометеорологический университет (РГГМУ), 2009



ПРЕДИСЛОВИЕ

Основной целью изучения дисциплины "Экология" является формирование у студента системы знаний об общих закономерностях взаимодействия между живой и неживой природой. Курс включает последовательное рассмотрение характерных особенностей различных уровней организации жизни, изучаемых экологией: от организмов к популяциям, сообществам, экосистемам и, наконец, к биосфере в целом, как к наиболее сложному глобальному уровню организации живого вещества. Рассматривается специфика воздействия различных факторов среды на конкретные уровни организации жизни, а также ответные реакции живых систем по отношению к факторам и условиям среды обитания. Задачи курса состоит в формировании у студента экологического мышления, основанного на анализе различных причинно-следственных связей между природными процессами и выработке навыков получения объективных выводов о состоянии живых систем в зависимости от степени и характера естественных или антропогенных воздействий.

Изучив дисциплину, студенты должны знать положение и роль экологии в системе биологических наук, историю развития экологии как науки, задачи и методы современной экологии, классификации экологических факторов, экологические особенности водной, наземно-воздушной и почвенной сред обитания. Применительно к популяционному уровню организации жизни студенты должны иметь представление о типах пространственной, возрастной и поведенческой структуры популяции, о факторах влияющих на динамику численности популяций различных организмов, а также о механизмах обеспечивающих устойчивость динамических характеристик популяции. На уровне биотического сообщества, у студентов должны появиться знания о видовой и пространственной структуре биоценоза, о типах межвидовых взаимоотношений, о типах пищевых цепей в наземных и водных местообитаниях. Кроме того, студенты должны иметь представления об особенностях основных крупных зональных биоценозах океана и суши – биомах. На уровне экосистемы, студенты должны иметь четкое понимание о первичной и вторичной биологической продукции, о факторах влияющих на продуктивность водных и наземных экосистем, о циклических и

сукцессионных изменениях в экосистемах, об особенностях агро-экосистем. Биосферный уровень предполагает понимание специфики современного подхода к изучению глобального организованности живого вещества, студенты должны знать структуру биосферы, ясно понимать основные функции и роль живого вещества в биосфере.

Основные разделы курса студенты изучают самостоятельно по рекомендуемым учебным пособиям, руководствуясь программой дисциплины и настоящими методическими указаниями. Наиболее важные и сложные разделы дисциплины, а также недостаточно освещённые в литературе вопросы будут изложены преподавателем на лекциях и практических занятиях в период экзаменационно-лабораторной сессии.

К зачёту студенты допускаются только при наличии положительной рецензии на выполненную контрольную работу. К выполнению контрольной работы студент должен приступить только после проработки большей части материала всего курса.

В контрольной работе необходимо стараться формулировать собственные мысли и выводы, недопустимо весь материал выписывать из текста учебных пособий. Для оформления контрольной работы нужно использовать отдельную тетрадь, допускается рукописное изложение материала. Объём контрольной работы не должен превышать 50 страниц. Работа должна быть разборчиво подписана, датирована, иметь нумерацию страниц, введение, несколько глав, заключение с основными выводами и список использованной литературы. Контрольная работа представляется студентом в деканат факультета Заочного обучения РГГМУ не позже, чем за 50 дней до начала сессии. Если контрольная работа не зачтена, её необходимо выполнить повторно в соответствии с замечаниями рецензента.

УКАЗАНИЯ ПО РАЗДЕЛАМ

Введение

Предметом науки экологии является взаимодействие живых систем (организмов, популяций, биоценозов различного масштаба) с неживой средой обитания и между собой. Основным объектом

экологии является экосистема, представляющая собой совокупность биоценоза, в которой входят растения, животные, микроорганизмы и экотопа, который включает все элементы неживой природы, такие как погодно-климатические условия (температура воды и воздуха, солнечный свет, влажность, направление и скорость ветра и др.), природные воды (морские или воды суши), а также верхнюю часть литосферы (преимущественно осадочный слой и почвенный покров). Живые (биотические) и неживые (абиотические) элементы экосистемы находятся в тесной связи и способны оказывать друг на друга значительное влияние.

Экология принадлежит к фундаментальным разделам биологии, наравне с физиологией, анатомией, морфологией, генетикой, теорией эволюции и др. Фундаментальные разделы изучают основные общие свойства жизни свойственные всем группам организмов. Существуют также биологические науки, изучающие отдельные крупные группы организмов. Среди таких наук – ботаника, зоология и микробиология. В свою очередь, каждая из них включает частные науки, каждая из которых изучает сравнительно узкую таксономическую группу организмов. Например, в состав зоологии входят такие частные науки как ихтиология, орнитология, энтомологию и протозоология, которые изучают соответственно рыб, птиц, насекомых и простейших. Экология как фундаментальный раздел биологии, имеет отношение к каждому таксономическому уровню. На уровне царств живой природы можно говорить об экологии животных, растений или микроорганизмов. На уровне типов можно говорить об экологии моллюсков, членистоногих, хордовых и т. д. На уровне классов можно заниматься изучением экологии рыб, птиц, млекопитающих, и т.д. Также можно говорить об экологии отдельных отрядов (китообразные, ластоногие, копытные и др.), семейств (медвежьи, собачьи, кошачьи и т.д.) и видов.

Кроме таксономического подразделения экологии, существует также ещё принцип определения структуры экологии исходя из изучаемого уровня организации жизни. Взаимосвязи организмов или групп особей конкретного вида с окружающей живой и неживой природой изучает раздел общей экологии под названием аутоэкология. С аутоэкологией тесно связана биологическая наука о поведении животных – этология. Изучением популяций занимаемся демоэкология. В данном случае, экологические исследования обыч-

но направлены на установление причин динамики численности популяций, в том числе промысловых животных, а также природных механизмов обеспечивающих регуляцию количественных показателей популяции. Однако основная задача экологии состоит в изучении живой природы на уровне биоценозов и экосистем. В связи с этим, ведущим разделом экологии следует считать биоценологию, т.е. учение о сообществах животных, растений, микроорганизмов в их постоянном взаимодействии друг с другом и с неживой природой.

Литература:

Основная [4] – Т.1 – Глава 1; Дополнительная [2] с. 3 – 15.

Вопросы для самопроверки

1. Что является основным объектом изучения экологии ?
2. Каково положение экологии с системе биологических наук ?
3. Структура экологии исходя из изучаемого уровня организации жизни.

История развития экологии

Первичные экологические по своей сути знания начали накапливаться у людей ещё до момента становления древнейших цивилизаций, в процессе познания свойств окружающего мира и борьбы за своё существование. В дальнейшем, развитие экологических взглядов шло совместно с развитием естествознания. Сам же термин "экология" был выдвинут только во второй половине XIX века.

В трудах античных греческих философов встречаются первые обобщения знаний об образе жизни животных и растений, о характере их распределения и местах скопления, о зависимости роста организмов от внешних условий. Аристотель (384 – 322 г. до н.э.), как основатель естествознания, эмпирического метода и логики, описал более 500 видов животных с рассмотрением характера их миграций, зимнего покоя, способах охоты и самозащиты. Ученик Аристотеля Теофраст Эрезийский (371 – 280 г. до н.э.) может считаться основателем экологии растений, так как впервые привёл подробные сведения о зависимости роста растений и их формы от различных условий и факторов среды, почвы и климата.

В средние века (примерно с V по XV н.э.) интерес к изучению природы значительно ослабевает, так в это время в Европе считалось, что все особенности и тайны природы уже представлены нам в Божественном писании, в том виде как это захотел открыть для нас Бог. Именно в Библии есть ответы на все вопросы. Стремление отдельных личностей осуществлять самостоятельные исследования и формулировать выводы отличные от религиозных представлений о Мире, в основном жестоко подавлялось.

Только начало эпохи Великих географических открытий, колонизация европейцами новых территорий сначала в Африке, затем в Америке и в Азии послужило новым стимулом для накопления разносторонних знаний о природе. Первые систематики биологических видов – А. Цезальпин (1519 – 1603), Д. Рей (1623 – 1705), Ж. Турнефор (1656 – 1708) и др. сообщали в своих обобщениях о степени и характере зависимости растений от условий произрастания. Продолжилось накопление сведений о поведении и образе жизни многих видов животных. Описания особенностей жизни животных и растений получили название "естественной истории". В XVIII в. французский естествоиспытатель Ж. Бюффон (1707 – 1788) опубликовал 44 тома своей "Естественной истории", где впервые на высоком уровне обосновал утверждения о том, что влияние различных условий среды, таких как климат, состав и количество пищи, а также межвидовая борьба могут стать причиной значительной изменчивости биологических характеристик видов, и даже привести к полному исчезновению некоторых из них.

По мере накопления знаний о жизни организмов в различных регионах Мира, начали формироваться представления о глобальных зависимостях в распределении животных и растений в зависимости от условий и факторов среды. Значительный вклад в это дело внесли российские великие академические экспедиции XVIII века, проведённые под руководством таких выдающихся исследователей как С.П. Крашенинников (1711 – 1755) (Дальний восток и Камчатка), И.И. Лепёхин (1740 – 1802) (Центральная Россия, Западная Сибирь), П.С. Паллас (1741 – 1811) (Восточная Сибирь, бассейн Енисея). Каждая из экспедиций имела широкий круг задач по сбору географических, ботанических, зоологических и этнографических данных. В результате, трудами географов и натуралистов удалось установить связи между неоднородностями климатических условий

на обширных пространствах нашей страны и структурой растительных сообществ, а также составом фауны. Первый шаг к установлению общих закономерностей влияния климата на состав растительных сообществ всего земного шара был сделан немецким естествоиспытателем А. Гумбольдтом, после организации им и непосредственного участия в продолжительных экспедициях в Южной Америке и в других регионах. Его многотомный труд "Космос" (начало XIX века) заложил основу нового направления – биогеографии, как науке о распределении и распространении организмов в зависимости от преимущественно крупномасштабных климатических и геологических процессов. Вскоре появились специальные работы, посвящённые влиянию климата на распространение и биологию животных. Немецкий зоолог К. Глогер выявил связь между изменениями в окраске птиц климатическими условиями (1883). К. Бергман установил географические закономерности в изменении размеров теплокровных животных (1848). А. Декандоль в труде "География растений" (1855) смог обобщить многие из накопленных ранее сведений о воздействии факторов и условий среды, таких как температура, влажность, интенсивность освещения, экспозиция склона, тип почвы на растения.

Идеи о тесной взаимосвязи организмов с окружающей их средой активно развивал и поддерживал профессор Московского университета К.Ф. Рулье (1814 – 1858). Он обосновал выделение особого направления в зоологии, целиком посвященного изучению многообразия отношений животных со средой обитания. При этом подчеркивалась роль этих отношений в судьбе видов. Его последователями были знаменитые натуралисты, такие как Н.А. Северцов, А.Н. Бекетов и др. В целом, К.Ф. Рулье можно считать одним из главных основоположников российской школы экологии животных.

Знаменитая книга Ч. Дарвина "Происхождение видов путём естественного отбора, или сохранение благоприятствуемых форм в борьбе за жизнь" вышедшая в свет в 1859 г. основывалась во многом на экологических принципах. Ч. Дарвин показал, что "борьба за существование" в природе, под которой подразумевалось воздействие факторов неживой природы, внутривидовая и межвидовая конкуренция, приводят к естественному отбору особей внутри популяции и видов внутри сообщества, что является основным движущим фактором эволюции.

Итак, ко второй половине XIX века накопились достаточные эмпирические и теоретические предпосылки для возникновения новой биологической науки о взаимоотношениях организмов с окружающей их живой и неживой природой. Впервые термин "экология" был выдвинут немецким зоологом-гидробиологом Эрнстом Геккелем (1834 – 1919), в трудах "Всеобщая морфология организмов" (1866) и "Естественная история миротворения" (1968). Слово "экология" происходит от греческих слов oikos, что означает "местообитание", "жилище" и logos – "мысль", "наука". Э. Геккель определял экологию как "общую науку об отношениях организмов к окружающей среде, куда относятся в широком смысле все условия существования. Они частично органической, частично неорганической природы, но как те, так и другие имеют весьма большое значение для форм организмов, так как принуждают приспособляться к себе".

Первоначальным направлением молодой науки экологии являлось изучение адаптаций видов к условиям существования, при этом любой организм рассматривался как типичный представитель своего вида. В дальнейшем, накопление данных и их обобщение привело к осознанию наличия более сложной организации жизни. Немецкий гидробиолог К. Мёбиус (1825 – 1908), на основе глубокого изучения устричных колоний в Северном море, выдвинул в 1877 г. концепцию биоценоза, как закономерном сочетании организмов различных видов обитающих в сходных условиях среды. Формирование биоценозов, или биотических сообществ, согласно Мёбиусу, обусловлено длительным процессом приспособления различных видов друг к другу и к окружающей неживой природе. Впервые возникло понимание того, что живая природа, кроме видов состоящих из совокупности особей, включает в свой состав также надорганизменные сложные системы состоящие из множества видов – биоценозы, вне пределов которых организмы существовать не могут, так как нуждаются в постоянных связях (хищник – жертва, паразит – хозяин, различные взаимовыгодные контакты между видами). Для изучения структуры сообществ требовалось разработка методов количественного учёта особей различных видов, оценки соотношения видов в биоценозах. Эти методы изначально были разработаны гидробиологами для планктона (Гензен, 1887), а затем и для донной фауны. К началу XX века количественные методы

изучения биоценозов были разработаны для наземной фауны.

В России, развитие идей и методов биоценологии в первой половине XX века связано с именами виднейших геоботаников, таких как Г.Ф. Морозов, который является основателем "учения о лесе", В. Н. Сукачёв, Б.А. Келлер, Л.Г. Раменский и др. Из зарубежных учёных, наибольший вклад внесли датский ботаник К. Раункиер, Г. Дю Рие (Швеция), И. Браун-Бланке (Швейцария). Были созданы различные системы классификации растительных сообществ на основе эколого-морфологических и динамических особенностей, разработаны представления о видах – экологических индикаторах, которые в дальнейшем нашли своё практическое применение в биоиндикационных методах контроля экологической обстановки территорий.

В 1920-ые гг. возник новый раздел экологии – популяционная экология. Основы этого направления первоначально сформировались в рамках демографии, а затем стали более широко использоваться в биологических науках. Важный вклад в развитие популяционной экологии внесли работы английского учёного Ч. Элтона (1900 – 1991). В книге "Экология животных", которая была опубликована в 1927 г., он рассматривает популяцию как определённую единицу организации жизни, которая требует самостоятельного изучения, так как в популяции проявляются свои уникальные особенности адаптаций к условиям обитания и регуляции, отличные от тех, которые характерны для отдельных особей, слагающих эту популяцию. В дальнейшем, основными задачами популяционной экологии стали оценка внутривидовой структуры популяции и причин динамики её численности. В нашей стране значительный вклад в это направление экологии внесли такие учёные как С.А. Северцов, Н. П. Наумов, С.С. Шварц и др.

В первой четверти XX века возникли и получили развитие также и другие направления экологии, связывающие эту молодую науку с традиционными областями биологии. Среди них – морфологическая экология, которая изучает особенности строения тканей и органов различных организмов в зависимости от условий их обитания, эволюционная экология, изучающая факторы эволюции организмов, а также палеоэкология, основной задачей которой является восстановление условий среды предшествующих эпох и образа жизни вымерших форм животных и растений. Многие важные про-

блемы эволюционной экологии позвоночных животных получили отражение в трудах С.С. Шварца.

Период со второй половины 1930-х по начало 1940-х гг. ознаменовался началом формирования в экологии нового подхода к исследованию и пониманию природы. Его основы были заложены ещё в конце XIX века в трудах выдающегося отечественного почвоведом В.В. Докучаева, которому впервые удалось обосновать представление о почве как о сложной многокомпонентной природной системе, формирующейся и развивающейся под влиянием различных живых организмов и комплекса метеорологических, гидрологических и литологических факторов. Природа начинает рассматриваться как единство живой и неживой компонент, которые находятся между собой в тесном и неразрывном взаимодействии, оказывая при этом значительное влияние друг на друга. В 1935 г. Английский ботаник А. Тенсли выдвинул термин "экосистема", а в 1942 г. В.Н. Сукачёв, основываясь на сходных предпосылках, обосновал представление о "биогеоценозе" как о совокупности организмов с их абиотическим окружением. По своей структуре экосистема и биогеоценоз аналогичны друг другу, однако в настоящее время термин экосистема применяют в основном для обозначения крупномасштабных природных систем регионального уровня, в то время как термин "биогеоценоз" используют преимущественно для обозначения природных систем меньшего масштаба. Основоположниками изучения продуктивности экосистем в середине 1930-х гг. стали гидробиологи, изучающие озёра. Среди них – виднейшие отечественные гидробиологи, такие как С.В. Ивлев, С.А. Зернов, Г.Г. Винберг.

Начиная с 1950-х гг. весомый вклад в разработку теоретических основ биологической продуктивности внесли иностранные специалисты, такие как Г. Одум и Ю.Одум (США), Р. Уиттекер, Р. Маргалев и др.

Развитие представлений об экосистеме привело к возрождению "учения о биосфере Земли" разработанного выдающимся отечественным учёным В.И. Вернадским ещё в 1920-х гг. Биосфера представлялась в виде глобальной экосистемы, функционирование и устойчивость которой основываются на экологических законах обеспечения баланса веществ и энергии. Постепенно становилось всё более очевидным, что человечество также является одним из элементов биосферы Земли, и поэтому всегда будет находиться в

достаточно тесной зависимости от действия экологических законов и факторов. Прежние представления о возможности человеческой цивилизации возвысится над Природой, переустроить её под свои нужды произвольным образом и выйти из под контроля естественных факторов среды, начали ставиться под сомнение.

В 1960-ые гг. переосмысление места и роли человека в природной среде на основе научных теорий происходило параллельно с проявлением негативных последствий промышленной деятельности, связанных с загрязнением среды и деградацией целых ландшафтов, что подтверждало на практике необходимость отказа от стремления к полному господству над Природой и бесконтрольному потреблению её минеральных и биологических ресурсов. Стремительный рост численности населения привёл к необходимости оценки потенциала доступных пищевых ресурсов. Развитие экологических подходов к оценке продуктивности экосистем и запросы практики привели к созданию Международной биологической программы (МБП) в рамках которой биологи и экологи многих стран объединили свои усилия для оценки продукционной мощности всей биосферы. Только благодаря международной кооперации удалось установить основные закономерности количественного распределения и воспроизводства органического вещества на суше и в океане, а также рассчитать максимальную биологическую продуктивность всей планеты. В результате выполнения МБП были определены допустимые нормы изъятия пищевых ресурсов в интересах наиболее рационального их использования человечеством.

Для оценки степени и характера влияния человеческой деятельности на биосферу в 1970-х гг. была создана новая международная программа "Человек и биосфера". Её основными результатами явились постановка и характеристика глобальных экологических проблем, представляющих угрозу не только благополучию, но и выживанию человечества на Земле. Среди них – проблема пищевых ресурсов и чистой питьевой воды, деградация почв и снижение их плодородия, загрязнение атмосферы и др.

В настоящее время международное сотрудничество в области глобальных экологических исследований активно развивается. Постоянно действуют несколько всемирных научных программ, в том числе "Изменения климата", "Биоразнообразие", "Биосферно-геосферная программа" и др. Экология становится теоретической

базой для рационального использования и охраны различных природных ресурсов.

Таким образом, экология, зародившись во второй половине XIX века из наук биологического профиля, пройдя через несколько этапов своего развития, к началу XXI представляет собой комплексную науку, включающую в себя не только биологические методы изучения природы, но также многие подходы из области географических и социальных наук. Тем не менее, основная задача экологии осталась прежней – это изучение сложной системы взаимосвязей между живыми системами высоких уровней организации и процессами и факторами неживой природы.

Литература:

Основная [5] – Глава 1; Дополнительная [3] – с. 4 – 11.

Вопросы для самопроверки

1. Развитие естествознания в период Великих географических открытий XV – XVII вв.

2. Роль и значение российских экспедиций С. П. Крашенинникова, И.И.Лепёхина,

П.С. Палласа в накоплении экологических данных.

3. В чём состоит значение трудов А. Гумбольдта, К. Бергмана, А. Декандоля, К.Ф. Рулье в становлении первичных теоретических основ экологии ?

4. Каковы были предпосылки для выделения экологии в самостоятельную науку во второй половине XIX века ?

5. Значение трудов К. Мёбиуса, Г.Ф. Морозова, К. Раункиера для развития представлений о биоценозе.

6. В чём состоял вклад научных работ В.В. Докучаева, А. Тенсли, В.Н. Сукачёва в формирование концепции экосистемы ?

7. Какова роль и значение экологии в решении глобальных проблем современности ?

Задачи и методы современной экологии

В настоящее время перед экологией стоит целый комплекс общих теоретических и прикладных задач, которые обусловлены как традиционным биологическим подходом этой науки, так и совре-

менными проблемами, связанными с негативным антропогенным воздействием на природную среду.

На стыке экологии и физиологии решаются такие актуальные задачи как установление механизмов адаптации животных и растений к различным условиям и факторам среды, в том числе к экстремальным – к холоду, к высоким температурам, к сухости, снижению или повышению давления и т.д. Эти исследования проводятся как на уровне отдельных особей, так и на уровнях популяций и биоценоза. Эколог изучает географическую и сезонную изменчивость структуры популяции, адаптационные биологические ритмы в популяции или в биоценозе в целом.

Одной из важнейших задач популяционной экологии является установление причин динамики количественных показателей популяций. На результатах этих исследований во многом основывается планирование объёмов промысловой эксплуатации различных животных, в частности промысловых рыб, прогнозирование степени возможного изъятия части популяции без подрыва её репродуктивного потенциала. Крупными научными работами по данной тематике являются монографии М.Н. Андреева и С.А. Студенецкого "Оптимальное управление на промысле" (1975 г.) и А.И. Трещева "Интенсивность промысла" (1983 г.). Знание основных причин определяющих изменчивость величин рождаемости и смертности в популяции, позволяет разработать соответствующие методы для регуляции её численности, что находит своё практическое применение в биологической борьбе с вредителями сельскохозяйственных культур, а также в аквакультуре при выращивании промысловых беспозвоночных и рыб.

Важными фундаментальными задачами экологии являются установление величин первичной и вторичной продуктивности экосистем, оценка деятельности организмов по утилизации вещества и энергии на различных трофических уровнях, определение интенсивности обмена веществ и скорости роста животных и растений в зависимости от влияния различных факторов среды. Прикладными задачами в данном направлении, являются разработка рекомендаций по поддержанию плодородия почвы и предотвращению его снижения, установление целесообразности применения различных удобрений и допустимых норм их внесения в почву, рациональное размещение и уход за посевами, оценка экономической эффективности

ности выращивания различных культурных растений и животных.

Оценка степени устойчивости природных и природно-антропогенных хозяйственных систем невозможна без применения экологических принципов и законов. Под устойчивостью понимается способность системы восстановить свои параметры и характеристики после определённого внешнего воздействия на неё. Применительно к организменному уровню организации жизни, примером проявления свойств устойчивости является иммунитет, т.е. выработка определённых белков (антител) способных предотвратить развитие или ослабить тяжесть течения инфекционного заболевания. В результате организм справляется с болезнью и возвращается в прежнее здоровое состояние. На уровне популяции, механизмами поддержания устойчивости применительно к параметрам общей численности и плотности особей, являются внутривидовая конкуренция и межвидовые взаимоотношения (хищничество, паразитизм и др.) благодаря которым количество особей в популяции возвращается к оптимальному уровню, который соответствует пищевым ресурсам данного местообитания, тем самым предотвращается их полное исчерпание и деградация местной экосистемы. Борьба за существование с внешними абиотическими условиями и факторами среды, а также естественный отбор, основанный на внутривидовых конкурентных взаимоотношениях, приводят к преобладанию в популяции более полноценных генетически и физиологически особей, обладающих наибольшей выживаемостью, что также является одним из экологических механизмов поддержания устойчивости. На уровне биоценоза, устойчивость проявляется в процессе межвидовой конкуренции, в результате чего в составе сообщества остаются только те виды, которые способны наиболее адекватно и полно использовать имеющиеся ресурсы среды, не нарушая при этом баланс между продукцией биологического вещества и его утилизацией. Наконец, на уровне биосферы глобальная устойчивость проявляется в контроле живыми системами важнейших параметров окружающей среды, в том числе таких, как состав атмосферного воздуха, содержание в нём углекислого газа и кислорода, которое во многом зависит от фотосинтетической деятельности растений. В свою очередь, концентрация CO_2 , через парниковый эффект может влиять на температуру нижних слоёв атмосферы и климат. Установлено, что не нарушенные растительные сообщества в состоянии достаточно

быстро поглощать избыток углекислоты из атмосферы за счёт увеличения интенсивности фотосинтеза, предотвращая тем самым значительные глобальные изменения в газовом и термическом режиме атмосферы Земли.

Таким образом, оценка устойчивости живых систем различного уровня и окружающей среды в целом, представляет собой не только одну из главных теоретических задач экологии, но имеет также важнейшее практическое значение, связанное с установлением той меры возможной антропогенной нагрузки на данную популяцию или сообщество, которая не приведёт к их деградации и гибели.

Существует также ряд типично прикладных экологических задач, направленных на оценку степени и характера влияния антропогенной хозяйственной деятельности на биоценозы или их элементы, и разработку рекомендаций по предотвращению негативных изменений. Обычно оценка состояния природной среды проводится на основе экосистемного подхода, связанного со всесторонним изучением количественных и качественных показателей биоценоза и его абиотического окружения. При этом широко используются данные, полученные в рамках географических, физических и химических исследований среды, в чём проявляется тесная связь экологии с большинством естественных наук. После выделения районов с наиболее неблагоприятной экологической обстановкой следующей задачей является обоснование мер и конкретных способов по восстановлению почвенного покрова и растительных сообществ, очистки водоёмов и водотоков и т.д.

Для предотвращения негативного воздействия человека на природу с учётом экологических подходов осуществляется утилизация и рециркуляция отходов производства, а также разрабатывается система особо охраняемых природных территорий.

Методом научного познания является совокупность организованных действий, целью которых является достижение истины. Применяемые в экологии методы соответствуют особенностям решаемых прикладных или теоретических задач. В целом, экологические методы можно подразделить на полевые, дистанционные, экспериментальные, теоретического обобщения, моделирование. Полевые методы предполагают получение данных непосредственно в процессе нахождения исследователя в естественной природной среде в период проведения различных сухопутных и морских экспеди-

ций. Дистанционные методы основаны на получении данных с помощью различных автоматизированных систем наблюдения, в том числе с помощью самолётов и орбитальных спутников. Экспериментальные методы применяются тогда, когда достаточно сложно или невозможно в полевых условиях установить степень и характер воздействия определенных факторов среды на исследуемый биологический объект. Эксперимент проводится по строго определенной программе, включающей в себя наблюдения и точную регистрацию параметров жизнедеятельности особей (двигательной активности, дыхания, интенсивности питания, скорости роста, рождаемости и смертности и др.) в зависимости от количественных значений одного или нескольких факторов среды (температуры, солёности воды, pH, освещения и др.). Данные, полученные в результате одного эксперимента или их серии, позволяют в лабораторных условиях выявить и оценить различные причинно-следственные связи между абиотическими и биотическими характеристиками. Тем не менее, необходимо понимать, что результаты, полученные в лабораторных условиях, не всегда могут в полной мере отражать происходящее в естественной природной среде, так как в опыте чрезвычайно трудно учесть всё многообразие природных условий и факторов потенциально способных оказывать значительное воздействие на изучаемый объект.

Теоретическое обобщение полученных данных позволяет выявить пространственную или временную неоднородность в исследуемых природных явлениях, что в дальнейшем будет способствовать построению гипотез, т.е. обоснованных предположений объясняющих механизмы взаимосвязей между живыми и неживыми компонентами природы.

Модель представляет собой абстрактное упрощённое подобие реальности. Примером модели может служить географическая карта. Экологические модели строятся на основании теоретических обобщений совокупности сведений, полученных в результате полевых наблюдений и экспериментов. Моделирование динамики численности отдельной популяции или процессов происходящих в целой экосистеме почти всегда является чрезвычайно сложным делом, требующим весьма значительных затрат средств и времени. Построение модели включает несколько этапов. Первоначально производят тщательное всестороннее изучение реальных природных

явлений и взаимосвязей. Выдвигаются первичные предположения о характере происходящего. На втором этапе разрабатывается логическая модель, в которой исходя из имеющихся фактов и общих экологических принципов, формулируются главные закономерности свойственные для рассматриваемой экосистемы. На третьем этапе логическая модель уточняется и приобретает строгое математическое выражение в виде совокупности уравнений. Наконец, четвёртый этап – это расчёт на основе построенной модели интересующих биологических параметров и сравнение результатов моделирования и действительностью. При значительном (более 40 %) расхождении между реальными и полученными на основе разработанной модели значениями, модель отвергают или совершенствуют. Математическими моделями описываются и проверяются различные варианты динамики численности популяций растений и животных, процессы биологической продуктивности в наземных и морских экосистемах, ход восстановления нарушенных экосистем и т.д.

Создание объективной логической или математической модели представляет собой вершину, основной результат научного творчества, который позволяет в дальнейшем решать широкий круг актуальных прикладных и теоретических задач.

Литература:

Основная [4] – Т. 1 – с. 11 – 23; Дополнительная [2] – с. 11 – 20.

Вопросы для самопроверки

1. В чём состоит специфика экологического подхода к оценке состояния природной среды?
2. Каковы основные прикладные задачи экологии?
3. В чём состоит важность задач по оценке устойчивости природных и природно-антропогенных систем?
4. Как решение основных теоретических задач экологии может способствовать решению актуальных прикладных задач?
5. В чём состоят особенности полевых и дистанционных методов получения экологических данных и знаний?
6. Какие преимущества и недостатки свойственны экспериментальным методам изучения природы?
7. Значение методов теоретического обобщения и моделирования

ния в решении фундаментальных и прикладных задач экологии.

Экологические факторы и их классификации

Понятие экологического фактора является ключевым в экологии, в связи с чем, студенты должны изучить данный раздел с особым вниманием.

Среда обитания – это та часть природы, которая окружает живой организм и непосредственно с ним взаимодействует. Условия среды представляют собой совокупность её физических, химических и биологических характеристик. Любой организм в среде своего обитания, находится в определённой зависимости от разнообразных условий среды, для которых свойственна временная и пространственная изменчивость. Отдельные элементы среды, оказывающие непосредственное и очевидное воздействие на различные стороны жизнедеятельности организмов, называются экологическими факторами. Экологический фактор – это неделимый далее элемент среды, способный оказывать прямое или косвенное воздействие на живые организмы хотя бы на протяжении одной из стадий их жизненного цикла. Неделимость экологического фактора можно объяснить на следующем примере. В качестве экологического фактора нельзя рассматривать глубину водоёма или высоту над уровнем моря, так как на организмы непосредственное воздействие оказывают не эти морфометрические характеристики рельефа, придуманные человеком, а те конкретные элементы среды, изменчивость которых зависит от глубины или высоты. С возрастанием глубины водоёмов обычно уменьшается температура, содержание растворённого кислорода, освещённость, повышается минерализация и гидростатическое давление, а с увеличением высоты над уровнем моря уменьшается атмосферное давление и содержание кислорода в воздухе и т.д. Именно эти элементы среды (температура, кислород, минерализация воды, свет, давление и др.) влияющие на процессы роста, размножения и выживания растений и животных в данном местообитании следует называть экологическими факторами.

Следует учитывать, что действие экологического фактора может быть не только прямым, но и косвенным, т.е. проявляться через цепочку причинно-следственных связей. Например, известно, что

для большинства мелководных районов внутренних морей Европы свойственна повышенная продуктивность рыб. Чем это можно объяснить? Основную роль здесь играют биогенные вещества, прежде всего соединения азота и фосфора, которые поступают в прибрежные экосистемы вместе с речным стоком. Обилие биогенных веществ на фоне высоких летних температур приводит к развитию мельчайших водорослей – фитопланктона, а вслед за ними возрастает продукция низших ракообразных – зоопланктона, которые служат незаменимой пищей для молоди всех видов рыб. Наличие хорошей кормовой базы приводит к лучшей выживаемости и более быстрому росту молодых рыб, что положительно сказывается на их численности и, в дальнейшем, на величинах уловов. Таким образом, азот и фосфор выступают здесь в роли экологических факторов способных оказывать совместное положительное воздействие на процессы биологической продуктивности. Как элементы среды они не делимы, их определяющая роль проявляется не прямо, а косвенно.

При определённых значениях экологического фактора создаются условия в наибольшей степени благоприятные для процессов жизнедеятельности организмов. Если все количественные значения данного фактора среды расположить вдоль горизонтальной оси от наименьших к наибольшим, а вдоль вертикальной оси откладывать степень благоприятности, то окажется, что для каждого вида существует определённый интервал значений фактора, при нахождении в котором у особей наблюдается наибольшая рождаемость, минимальная смертность потомства, наибольший темп роста, наименьшая подверженность различным заболеваниям и т.д. Этот интервал значений экологического фактора применительно к конкретному виду или к определённой стадии жизненного цикла особи, называется зоной оптимума. Чем больше происходит отклонение значений данного фактора от оптимальных, тем в большей степени происходит угнетение жизнедеятельности особей. Однако до некоторых предельных значений, особи продолжают нормально развиваться, но не так успешно как в зоне оптимума. Этот интервал, границы которого обычно расположены несколько правее и левее от зоны оптимума, составляет зону нормальной жизнедеятельности. Диапазон значений фактора, за пределами которого нормальная жизнедеятельность особей становится невозможной, носит название пределы

выносливости. Выделяют верхний и нижний пределы выносливости, расположенные соответственно в области минимальных и максимальных значений рассматриваемого фактора среды. Если особи данного вида попадают в зону, в которой значения экологических факторов выходят за верхний, или нижний пределы свойственной для них выносливости, то они либо погибают через непродолжительное время, либо теряют способность к эффективному размножению, что также через несколько поколений приводит к полному исчезновению вида из местного биоценоза.

Наличие в спектре значений экологических факторов зон оптимума, нормальной жизнедеятельности и зоны угнетения, было экспериментально установлено в начале XX века англичанином В. Шелфордом, который на этой основе сформулировал "закон толерантности", согласно которому ограничивающее влияние на жизнедеятельность организмов могут оказывать как минимальные, так и максимальные значения факторов среды. Несколько раньше немецкий агроном Ю. Либих сформулировал "закон минимума" согласно которому результат воздействия совокупности экологических факторов на урожайность сельскохозяйственных культур зависит, прежде всего не от тех элементов среды, которые присутствуют обычно в достаточном количестве (CO_2 , свет и др.), а от тех, для которых свойственны минимальные концентрации (бор, медь, железо, магний и др.). Например, дефицит бора резко снижает засухоустойчивость растений.

Следует знать, что в природе встречаются виды, для которых свойственна широкая или весьма узкая зона оптимума применительно к определённым факторам среды. Если вид способен благополучно существовать длительное время при различных количественных значениях фактора среды, т.е. имеет широкую зону оптимума, то применительно к температуре данный вид называют эвритермным, применительно к солёности – эвригалинным, к влажности – эвригигрическим и т.д. Если же данный вид может благополучно существовать только в узком диапазоне данного фактора среды, то он обозначается как стенотермный, стеногалинный, стеногигрический и т.д.

Наиболее традиционной классификацией экологических факторов является подразделение их на три группы: абиотические, биотические и антропогенные. К факторам первой группы относятся

все факторы неживой природы, такие как температура воздуха и воды, солёность воды, влажность воздуха и почвы, атмосферное и гидростатическое давление, концентрация различных газов и микроэлементов и т.д. Вторая группа факторов, включает фактор обеспеченности пищей и различные формы межвидовых взаимодействий (хищничество, паразитизм, конкуренция, симбиоз и др.). Антропогенные факторы могут иметь физическую (электромагнитные поля, радиоактивные продукты атомной промышленности и др.), химическую (синтетические средства борьбы с вредителями культурных растений, органические и неорганические удобрения, продукты сжигания органического топлива и т.д.) и биологическую природу (преднамеренное или случайное вселение чужеродных для местной экосистемы видов растений, насекомых, рыб и т.д.). Необходимо понимать, что данная классификация экологических факторов носит во многом условный характер и не может являться вполне удачной. Дело в том, что часто бывает затруднительно установить принадлежность фактора к одной из трёх перечисленных выше групп. Например, температуру среды обитания можно рассматривать как типичный абиотический фактор, но в некоторых случаях её значения определяются биологическими процессами. Известно, что многие животные в холодный период года склонны образовывать плотные скопления, внутри которых температура воздуха может значительно превышать температуру окружающей среды. Например, антарктические императорские пингвины зимой формируют плотные скопления, состоящие из сотен особей. Внутри них температура может на 30 – 50 °С превышать температуру окружающего пространства, что позволяет им даже размножаться в зимний период. Другим ярким примером влияния организмов на микроклимат, может служить регуляция температуры в снежной берлоге белого медведя в Арктике. В период когда рождается медвежонок, температура воздуха в ней на 40 °С выше, чем снаружи. Эффект значительного повышения температуры за счёт образования скоплений, свойственен также многим видам насекомых и их личинкам, при этом меняются также такие параметры среды как влажность и газовый состав воздуха.

Другая классификация экологических факторов основана на том эффекте, который вызван их воздействием. Все факторы подразделяются на две основные группы: энергетические и сигнальные.

Первые оказывают непосредственное воздействие на процессы обмена веществ организмов, менее тем самым их энергетическое состояние. К энергетическим факторам принадлежит температура, обеспеченность пищей, хищничество, паразитизм, конкуренция, симбиоз. Сигнальные факторы несут информацию об изменении энергетических характеристик, к таковым относятся смена дня и ночи (орбитальное вращение Земли), продолжительность светового дня, периодичность приливов и отливов и др. Однако и эта классификация не является вполне успешной. Выяснилось, что некоторые факторы могут обладать как энергетическим, так и сигнальным действием на живые организмы. Примером может служить такой важный фактор как солнечный свет. С одной стороны, он является главным источником энергии для фотосинтеза растений, определяя тем самым биологическую продукцию экосистем. В то же время, именно солнечный свет выполняет функцию синхронизации биологических ритмов с суточными и сезонными изменениями гидрометеорологических характеристик, в чём проявляется сигнальное действие света.

Классификация российского учёного А.С. Мончадского подразделяет все экологические факторы на первичные периодические, вторичные периодические и непериодические факторы. Первичные периодические факторы – это астрономические факторы, адаптация к которым у организмов возникает в первую очередь. К их числу принадлежит суточная, сезонная, годовая, лунная периодичность как следствия вращения земного шара вокруг своей оси и его движения вокруг солнца или смены лунных фаз.

Регулярная цикличность существовала ещё до возникновения жизни на нашей планете, поэтому адаптации к первичным периодическим факторам являются самыми древними и прочно закрепились в наследственности у большинства организмов. Согласно Мончадскому, изменения крупномасштабных первичных периодических факторов оказывают влияние, прежде всего, на площадь и форму ареалов видов, определяя тем самым наиболее главные особенности сезонных колебаний численности популяции и стремление её членов к совершению кормовых, зимовальных или репродуктивных миграций. Воздействие первичных периодических факторов проявляется почти повсеместно, за исключением только таких зон, как глубоководные районы океана или подземные местообитания, в ко-

торых роль большинства из них минимальна.

Вторичные периодические факторы являются следствием изменения первичных периодических факторов. Например, выпадение осадков в областях с муссонным климатом подчинено строгой сезонной периодичности, связанной с динамикой атмосферной циркуляции. В свою очередь, прирост растительности, который можно рассматривать в качестве пищевого фактора, во многом зависит от увлажнения почвы, в связи с региональными особенностями климата. Для водных экосистем, вторичными периодическими факторами являются прозрачность воды, содержание в ней растворённого кислорода, солёй, динамика уровня, скорость течения и т.д. Кроме того, внутривидовые и большинство межвидовых взаимоотношений также принадлежат к числу вторичных факторов, так как их степень и характер зависят от стадии годового цикла. Относительно первичных, вторичные периодические факторы, как правило, не имеют древнего происхождения и не обладают столь чёткой ритмикой. Организмы приспособились к ним в более поздний период. Так, относительная влажность воздуха стала для организмов важным экологическим фактором, только тогда, когда они начали осваивать сушу как новую для себя среду обитания. Необходимо отметить, что вторичные периодические факторы способны оказывать значительное воздействие на численность отдельных популяций, но в большинстве случаев мало влияют на площадь и протяжённость ареалов животных и растений.

Классификация А.С. Мончадского, несмотря на общую правильность подхода к выделению экологических факторов на основе генетического признака, также имеет свои недостатки. Например, снова не вполне ясно к какой группе факторов относится такой важнейший фактор среды как температура.

В целом, объединяя различные подходы к классификации экологических факторов, можно прийти к построению следующей обобщённой их системы.

1) Факторы абиотические климатические – температура, свет, влажность, атмосферное давление, газовый состав воздуха.

2) Факторы абиотические не климатические – содержание растворённых в воде газов, солёность воды, рН, гидростатическое давление, плотность среды обитания, механический состав почвы и др.

3) Факторы биотические – внутривидовые и межвидовые взаи-

модействия.

Литература:

Основная [1] – Т.1 – с. 64 – 149; [4] – Том 1, Глава 5; [5] – Глава 3;
Дополнительная [2] – с. 35 – 43, [8], [9], [10].

Вопросы для самопроверки

1. В чём отличие экологического фактора от условий среды обитания ?
2. В чём сущность закона толерантности В. Шелфорда и правила минимума Ю. Либиха ?
3. Какие экологические факторы принадлежат к сигнальным, а какие к энергетическим ?
4. Каковы недостатки существующих классификаций экологических факторов ?

Характеристика основных сред обитания организмов

В данном разделе необходимо, ознакомившись с физическими и химическими особенностями различных сред обитания, хорошо уяснить общие черты адаптации к жизни в них организмов и роль основных экологических факторов в каждой из сред.

Организмы освоили четыре основные среды своего обитания, которые значительно различаются по своим физико-химическим условиям. Это водная, наземно-воздушная, почвенная среда, а также та среда, которой являются сами живые организмы. Первой средой обитания в которой возникла и начала распространяться жизнь, были древнейшие мелководные водоёмы. В дальнейшем, на протяжении более 3 миллиардов лет, до момента выхода первых растений и животных на сушу в силурийском периоде, эволюция жизни происходила исключительно в водной среде. Именно этим объясняется тот факт, что из 63 известных классов животных 60 возникли именно в морях и океанах.

Экологические особенности водной среды обитания

Все обитатели водной среды получили общее название гидробионты. Они населяют весь Мировой океан, континентальные водоёмы и подземные воды. В океане и входящих в него морях, а также

в крупных внутренних водоёмах по вертикали выделяют четыре основные природные зоны, значительно различающиеся по своим экологическим особенностям. Слой воды от поверхности до максимальных глубин проникновения света в водную толщу (от 10 до 800 м) называется пелагиаль, а все обитающие в нём организмы являются пелагическими. В приповерхностном слое пелагической зоны выражена суточная и сезонная изменчивость температуры и гидрохимических параметров. Именно здесь происходит фотосинтез, в процессе которого растения вырабатывают первичное органическое вещество. Область материкового склона с быстрым нарастанием глубин и давления носит название батиаль. Наконец, наиболее глубоководная зона водоёма – это абиссаль. Здесь господствует полный мрак, температура воды в независимости от климатической зоны составляет в основном от 4 до 5 °С, сезонные колебания отсутствуют, давление и солёность воды достигают своих наибольших значений, концентрация кислорода снижена и может появляться сероводород. Прибрежная мелководная, хорошо прогреваемая летом зона водоёма называется литоралью.

Вода как среда обитания обладает рядом характерных свойств, влияющих на поведение и распространение гидробионтов.

Плотность воды – экологический фактор, определяющий условия перемещения организмов и давление на различных горизонтах. Давление возрастает в среднем на 1×10^5 Па (1 атм) при погружении на каждые 10 м. По причине наличия выраженного градиента давления в большинстве водоёмов, обитатели водной среды в целом способны выдерживать более значительные его колебания, чем жители суши. Отдельные виды, распространённые как в литоральной, так и в батиальной зонах, способны выдерживать давление от 5 до сотен атмосфер (голотурии рода *Elpidia*, черви *Priapulius caudatus* и др.). Однако большинство гидробионтов обитают только в определённых зонах. Высокая плотность воды (от 1 до 1.35 г/см^3) даёт возможность использовать среду в качестве опоры многим мелким организмам, которые буквально парят в ней. Таких гидробионтов, на основе единства образа жизни и сходных адаптаций, которые заключаются в увеличенной площади поверхности тела, отсутствии скелета, накопления в теле пузырьков газов, жиров, пассивного способа передвижения т.д., объединяют в особую экологическую группу – планктон (от греч. «планктос» – плавающий). В составе

планктона находятся одноклеточные и колониальные низшие растения – водоросли (фитопланктон), низшие ракообразные, простейшие, личинки моллюсков, иглокожих, губок, медузы, икра рыб (зоопланктон). Величина плотности воды и её вязкость определяет также возможности активного плавания в ней. Животных обладающих способностью активно перемещаться в воде, преодолевая силу течений, за счёт развитой мускулатуры и скелета, наличия плавников и эффективных органов ориентации в пространстве объединяют в экологическую группу нектона (от греч. «нектос» – плавающий). Представителями нектона являются рыбы, кальмары и водные млекопитающие. Обитатели дна внутренних пресноводных водоёмов, морей и океанов, ведущие малоподвижный или сидячий образ жизни, составляют экологическую группу бентоса (от греч. «бентос» – дно). К типичным бентосным организмам принадлежат моллюски, черви, губки, иглокожие.

Температура воды – важнейший экологический фактор, так как в зависимости от температуры находится в прямой тесной зависимости интенсивность обмена веществ водных организмов, скорость их питания, роста и созревания. Температурный режим водоёмов более устойчив, чем на суше, что связано с физическими свойствами воды, и, прежде всего, с её высокой удельной теплоёмкостью, благодаря которой нагревание воды и её охлаждение происходит значительно медленнее по сравнению с воздушной средой. Кроме того, испарение воды с поверхности водоёмов, при котором затрачивается около 2260 Дж/г, препятствует перегреванию верхних слоёв водоёма в летний период, а образование льда, при котором выделяется теплота плавления около 333 Дж/г, замедляет их охлаждение зимой. Годовые колебания температуры воды в поверхностном слое тропических морей составляют не более 5 – 7 °С, в умеренных регионах достигают 15 – 20 °С, а в большинстве полярных морей не превышают 5 °С. Однако в континентальных мелководных водоёмах, расположенных в зоне умеренного климата, амплитуда годовых колебаний температуры может превышать 25 °С. Придонные горизонты морей и глубоководных внутренних водоёмов, характеризуются наиболее стабильным термическим режимом. Здесь, как правило, вне зависимости от сезона года и климатического пояса, температура воды находится на уровне, соответствующем её максимальной плотности – около 4 °С. Средняя годовая температура в

поверхностных экваториальных водах может составлять около 26 °С, а в полярных около 0°С, причём в зимний период температура воды может опускаться до – 1.5 – 2.0 °С не превращаясь при этом в лёд, по причине своей высокой солёности (32 – 34 ‰). В горячих наземных источниках, например на Камчатке, температура воды может приближаться к + 100°С, а в районах действия подводных вулканов и гейзеров, расположенных вдоль зон взаимодействия литосферных плит Земли, в частности в центральной части Атлантического океана, зарегистрирована наибольшая температура жидкой воды + 380°С. При этом переходу в парообразное состояние препятствует высокое гидростатическое давление, которое на глубине 2 км достигает 200 атм. Как ни странно, но даже вблизи глубоководных гейзеров, в полном мраке, при давлениях в сотни раз превышающих атмосферное и температурах около 100 °С существуют достаточно развитые сообщества донной фауны, включающие в свой состав не только бактерий, осуществляющих выработку энергии и первичной биомассы в процессе окислительно-восстановительных реакций, но и разнообразных многоклеточных животных, среди которых особые виды ракообразных, моллюсков и червей, адаптировавшиеся к столь суровым условиям обитания.

Таким образом, температурные условия в водных экосистемах могут быть достаточно разнообразными. Тем не менее, в связи с более устойчивым температурным режимом, свойственным для большинства водоёмов, обитатели водной среды – гидробионты, в значительно большей степени, чем обитатели наземно-воздушной среды, демонстрируют стенотермность. Эвритермные виды обитают в основном в мелководных континентальных водоёмах и в прибрежной зоне морей полярных и умеренных широт, для которых характерны заметные суточные и сезонные колебания температуры.

Солёность воды на поверхности и в открытых районах океанов, как в низких, так и в высоких широтах, находится на относительно постоянном уровне значений – от 32 до 36 ‰. С глубиной солёность возрастает не более чем на 10 – 15 ‰. В связи с этим, важная роль солёности воды в качестве экологического фактора наиболее ярко проявляется только во внутренних морях, имеющих ограниченную связь с Мировым океаном. В таких водоёмах солёность в зависимости от района может составлять от 3 – 5 до 25 ‰. Например, в Белом, Балтийском, Азовском морях наблюдается су-

щественная неоднородность в распределении значений данной характеристики, как по горизонтали, так и по вертикали, за счёт значительного влияния на состав и структуру морских водных масс значительного объёма пресного речного стока. Сильно опреснёнными являются некоторые заливы этих морей, такие как Двинская губа в Белом море, Финский залив на Балтике, Таганрогский залив Азовского моря. У пресноводных гидробионтов, концентрация солей в полостных жидкостях в норме превышает их содержание в воде. Им угрожает избыточное поступление воды с очень малой минерализацией из вне, что привело бы к нарушению жизненно важных физиологических функций. Поэтому они вынуждены удалять избыток воды из тела. У простейших животных, например у инфузории *Paramecium*, это достигается непрерывной работой специальных выделительных вакуолей. Рыбы удаляют лишнюю влагу через более сложную выделительную систему, причём необходимые минеральные соли задерживаются в организме в процессе фильтрации. В океанических условиях и в окраинных морях, гидробионты существуют в среде, с солёностью превышающей концентрацию солей в их телах. В связи с этим, им грозит обезвоживание и они должны защищаться от избыточного проникновения солей в организм из внешней среды. В целом, основным способом поддержания своего солёвого баланса для водных организмов является стремление избегать местообитаний с неподходящей солёностью. Пресноводные формы, адаптировавшиеся к жизни во внутренних водоёмах или в опреснённых заливах внутренних морей, не могут жить или успешно размножаться в морях при высокой солёности, а морские виды не переносят опреснения. Типично эвригалинных видов, способных проявлять активную жизнедеятельность как в пресной, так и в морской воде, очень немного.

Концентрация кислорода в воде, в силу своей повышенной изменчивости, принадлежит к числу главных экологических факторов, способных оказывать определяющее воздействие на жизнь гидробионтов. Растворимость кислорода в воде снижается по мере увеличения температуры и солёности. Максимальная его концентрация в пресной воде может достигать 14 мг/л при 0°C. В тропических районах Мирового океана при солёности около 35 ‰ и температуре поверхностного слоя 25 – 27 °C содержание растворённого кислорода не превышает 8 мг/л, что в 26 раз ниже чем в атмосфере.

Поэтому условия дыхания гидробионтов значительно усложнены. Кислород поступает в воду в основном в результате фотосинтеза водорослей и высших водных растений развивающихся в поверхностном слое и в прибрежной зоне, а также в процессе диффузии из атмосферы, причём с ростом ветрового волнения скорость проникновения кислорода в водную среду значительно возрастает. Верхние слои водной толщи почти всегда содержат значительно большее количество кислорода, чем придонные горизонты, потому что на значительные глубины проникает ничтожное количество света и фотосинтез, как правило, невозможен, что на фоне потребления кислорода при дыхании донных организмов и в процессе окисления мертвого органического вещества, может привести к его дефициту и даже к полному отсутствию. Например, в большинстве открытых районов Мирового океана на глубине 1000 м, концентрация кислорода от 7 до 10 раз меньше чем в поверхностных, населённых фитопланктоном водах. Во внутренних континентальных водоёмах, аналогичное снижение содержание кислорода часто наблюдается уже на глубинах от 10 до 15 м, в особенности в тех случаях, когда водоём подвергается загрязнению органическими веществами, например удобрениями с близлежащих полей. Нехватка кислорода в воде может привести к катастрофическим явлениям – заморам, которые сопровождаются гибелью многих видов водных обитателей. При снижении концентрации кислорода до уровня 2 мг/л происходит массовая гибель большинства видов рыб и их икры. Однако среди водных организмов есть виды способные обитать в широком диапазоне содержания кислорода в воде, вплоть до его полного отсутствия. Такие организмы получили название эвриоксибионты (от лат. «окси» – кислород, «бионт» – обитатель). К их числу принадлежат широко распространённые пресноводные черви-олигохеты *Tubifex tubifex*, брюхоногие моллюски

Viviparus viviparus. Среди рыб также существуют отдельные виды способные длительно обитать в условиях дефицита кислорода за счёт способности к его поглощению из воды не только жабрами, но и поверхностью своего тела. Это линь, карась, вьюн и др. Некоторые рыбы, например амурский бычок – ротан, способны при выраженном недостатке кислорода впадать в неактивное состояние – аноксибиоз – и таким способом переживать неблагоприятный период. Стенооксибионты могут существовать только в условиях доста-

точно высоких концентраций кислорода в воде – от 5 мг/л и выше. Это кумжа, радужная форель, голянь, личинки подёнок и веснянок, ресничный червь *Planaria alpina* и др. Некоторые обладают способностью дышать как растворённым в воде, так и атмосферным кислородом. Таковы двоякодышащие рыбы – лепидосерен, обитающий в пересыхающих водоёмах Юж. Америки, австралийский рогозуб и др. Усваивать кислород из воздуха могут также водные млекопитающие, для которых это единственный источник кислорода, многочисленные лёгочные моллюски, водяные жуки, личинки комаров, ракообразные *Gammarus lacustris* и др. Возможность использовать для дыхания атмосферный кислород помогает организмам выживать в водоёмах с его постоянным или периодическим дефицитом.

Литература:

Основная [5] – с. 95 – 111; Дополнительная [6], [8]; [9] – Глава 1; [10]; [19].

Вопросы для самопроверки:

1. В чём состоят основные различия между абиотическими условиями в литоральной, батимальной и абиссальной зонах водоёмов?
2. Какие организмы принадлежат к экологическим группам планктона, нектона и бентоса?
3. Какова роль температуры воды в качестве экологического фактора?
4. Охарактеризуйте роль и значение солёности воды как экологического фактора.
5. От каких процессов зависит концентрация кислорода в поверхностных и придонных горизонтах водоёмов?

Экологические особенности наземно-воздушной среды обитания

Наземно-воздушная среда обитания является значительно более сложной по своим экологическим условиям, чем водная среда. Для жизни на суше, как растениям, так и животным, потребовалось выработать целый комплекс принципиально новых адаптационных приспособлений.

Плотность воздуха в 800 раз меньше чем плотность воды, поэтому жизнь во взвешенном состоянии в воздухе практически невозможна. Только бактерии, споры грибов и пыльца растений регулярно присутствуют в воздухе, и способны переноситься на значительные расстояния воздушными течениями, однако у всех главная функция жизненного цикла – размножение осуществляется на поверхности земли, где имеются питательные вещества. Обитатели суши вынуждены обладать развитой опорной системой, поддерживающей тело. У растений это разнообразные механические ткани, животные обладают сложным костным скелетом. Малая плотность воздуха определяет низкую сопротивляемость передвижению. Поэтому многие наземные животные смогли использовать в ходе своей эволюции экологические выгоды данной особенности воздушной среды и приобрели способность к кратковременному или длительному полёту. Возможностью перемещаться в воздухе обладают не только птицы и насекомые, но даже отдельные млекопитающие и рептилии. В целом, активно летать или планировать за счёт воздушных течений могут не менее 60 % видов наземных животных.

Жизнь многих растений во многом зависит от движения воздушных потоков, так как именно ветром разносится их пыльца и происходит опыление. Такой способ опыления называется анемофилией. Анемофилия свойственна для всех голосеменных растений, а среди покрытосеменных, ветроопыляемые составляют не менее 10 % от общего количества видов. Для многих видов свойственна анемохория – расселение с помощью воздушных потоков. При этом перемещаются не половые клетки, а зародыши организмов и молодые особи – семена и мелкие плоды растений, личинки насекомых, мелкие пауки и др. Анемохорные семена и плоды растений обладают либо очень маленькими размерами (например семена орхидей), либо различными крыловидными и парашютovidными придатками, благодаря которым возрастает способность к планированию. Пассивно переносимые ветром организмы получили собирательное название аэропланктона по аналогии с планктонными обитателями водной среды.

Малая плотность воздуха обуславливает очень низкое давление на суше, по сравнению с водной средой. На уровне моря оно составляет 760 мм рт. ст. По мере возрастания высоты, давление

уменьшается и на высоте примерно 6000 м составляет только половину от той величины, которая обычно наблюдается у поверхности Земли. Для большинства позвоночных животных и растений это верхняя граница распространения. Низкое давление в горах приводит к уменьшению обеспеченности кислородом и обезвоживанию животных за счёт увеличения частоты дыхания. В целом, подавляющее большинство наземных организмов в гораздо большей степени чувствительны к изменению давления, чем водные обитатели, так как обычно колебания давления в наземной среде не превышают десятые доли атмосферы. Даже крупные птицы, способные подниматься на высоты более 2 км попадают в условия, в которых давление не более чем на 30 % отличается от приземного.

Кроме физических свойств воздушной среды, для жизни наземных организмов весьма важны также её химические особенности. Газовый состав воздуха в приземном слое атмосферы повсеместно однороден, за счёт постоянного перемешивания воздушных масс конвекционными и ветровыми потоками. На современном этапе эволюции атмосферы Земли, в составе воздуха преобладает азот (78 %) и кислород (21 %), далее следуют инертный газ аргон (0.9 %) и углекислый газ (0.035 %). Более высокое содержание кислорода в наземно-воздушной среде обитания, по сравнению с водной средой, способствует возрастанию у наземных животных уровня обмена веществ. Именно в наземной среде возникли физиологические механизмы, на основе высокой энергетической эффективности окислительных процессов в организме, обеспечивающие млекопитающим и птицам возможность поддерживать на постоянном уровне температуру своего тела и двигательную активность, что дало им возможность обитать не только в тёплых, но и в холодных регионах Земли. В настоящее время кислород, по причине своего высокого содержания в атмосфере, не принадлежит к числу факторов ограничивающих жизнь в наземной среде. Однако в почве при определённых условиях может возникнуть его дефицит.

Концентрация углекислого газа может изменяться в приземном слое в достаточно значительных пределах. Например, при отсутствии ветра в крупных городах и промышленных центрах содержание этого газа может в десятки раз превышать концентрацию в естественных ненарушенных биоценозах, за счёт его интенсивно выделения при сжигании органического топли-

ва. Повышенные концентрации углекислого газа могут возникать также в зонах вулканической активности. Высокие концентрации CO_2 (более 1 %) токсичны для животных и растений, однако низкое содержание этого газа (менее 0.03 %) тормозит процесс фотосинтеза. Основным природным источником CO_2 является дыхание почвенных организмов. Углекислый газ поступает из почвы в атмосферу, причём особенно интенсивно его выделяют умеренно влажные, хорошо прогреваемые почвы со значительным количеством органического материала. Например, почвы букового широколиственного леса выделяют от 15 до 22 кг/га углекислоты в час, а бедные песчаные почвы – не более 2 кг/га. Наблюдаются суточные изменения в содержании углекислого газа и кислорода в приземных слоях воздуха, обусловленные ритмом дыхания животных и фотосинтеза растений.

Азот, представляющий собой основной компонент воздушной смеси, для большинства обитателей наземно-воздушной среды является недоступным к непосредственному усвоению в силу своих инертных свойств. Только некоторые прокариотические организмы, среди которых клубеньковые бактерии и сине-зеленые водоросли обладают способностью поглощать азот из воздуха и вовлекать его в биологический круговорот веществ.

Важнейшим экологическим фактором в наземных местообитаниях является солнечный свет. Всем живым организмам для своего существования необходима энергия, поступающая из вне. Основным её источником является солнечный свет, на долю которого приходится 99.9 % в общем балансе энергии на поверхности Земли, а 0.1 % – это энергия глубинных слоёв нашей планеты, роль которой достаточна высока только в отдельных районах интенсивной вулканической деятельности, например в Исландии или на Камчатке в Долине гейзеров. Если принять солнечную энергию достигающую поверхности атмосферы Земли за 100 %, то около 34 % отражается обратно в Космическое пространство, 19 % поглощается при прохождении через атмосферу, и только 47 % достигает наземно-воздушных и водных экосистем в виде прямой и рассеянной лучистой энергии. Прямая солнечная радиация – это электромагнитное излучение с длинами волн от 0.1 до 30.000 нм. Доля рассеянной радиации в виде отражённых от облаков и поверхности Земли лучей возрастает с уменьшением высоты стояния Солнца над горизонтом

и при возрастании содержания в атмосфере частиц пыли. Характер воздействия солнечных лучей на живые организмы зависит от их спектрального состава.

Ультрафиолетовые коротковолновые лучи с длинами волн менее 290 нм губительны для всего живого, т.к. обладают способностью ионизировать, расщеплять цитоплазму живых клеток. Эти опасные лучи на 80 – 90 % поглощаются озоновым слоем, расположенным на высотах от 20 до 25 км. Озоновый слой, представляющий собой совокупность молекул O_3 , образуется в результате ионизации молекул кислорода и является, таким образом, продуктом фотосинтетической деятельности растений в глобальном масштабе. Это своеобразный "зонтик" прикрывающий наземные сообщества от губительного ультрафиолета. Предполагается, что он возник около 400 млн. лет назад, за счёт выделения кислорода при фотосинтезе океанических водорослей, что дало возможность развиваться жизни на суше. Длинноволновые ультрафиолетовые лучи с длиной волн от 290 до 380 нм также обладают высокой химической активностью. Длительное и интенсивное их воздействие наносит вред организмам, но малые дозы многим из них необходимы. Лучи с длинами волн около 300 нм вызывают образование витамина D у животных, с длинами от 380 до 400 нм – приводят к появлению загара как защитной реакции кожи. В область видимых солнечных лучей, т.е. воспринимаемых человеческим глазом, входят лучи с длинами волн от 320 до 760 нм. В пределах видимой части спектра находится зона фотосинтетически активных лучей – от 380 до 710 нм. Именно в данном диапазоне световых волн осуществляется процесс фотосинтеза.

Свет и его энергия, во многом определяющая температуру среды конкретного местообитания, влияют на газообмен и испарение воды листьями растений, стимулирует работу ферментов синтеза белков и нуклеиновых кислот. Растениям свет необходим для образования пигмента хлорофилла, формирования структуры хлоропластов, т.е. структур ответственных за фотосинтез. Под влиянием света происходит деление и рост клеток растений, их цветение и плодоношение. Наконец, от интенсивности света в конкретном местообитании зависит распространение и численность определённых видов растений, а, следовательно, и структура биоценоза. При низкой освещённости, например под пологом широколиственного или

елового леса, или в утренние и вечерние часы, свет становится важным лимитирующим фактором, способным ограничивать фотосинтез. В ясный летний день на открытом местообитании или в верхней части кроны деревьев в умеренных и низких широтах освещённость может достигать 100.000 люкс, тогда как для успеха протекания фотосинтеза достаточно и 10.000 люкс. При очень большой освещённости начинается процесс обесцвечивания и разрушения хлорофилла, что существенно замедляет выработку первичного органического вещества в процессе фотосинтеза.

Как известно, в результате фотосинтеза поглощается углекислый газ и выделяется кислород. Однако в процессе дыхания растения днём, и в особенности ночью, кислород поглощается, а CO_2 , наоборот, выделяется. Если постепенно увеличивать интенсивность света, то соответственно будет возрастать и скорость фотосинтеза. Со временем наступит такой момент, когда фотосинтез и дыхание растения будут точно уравнивать друг друга и выработка чистого биологического вещества, т.е. не потреблённого самим растением в процессе окисления и дыхания для своих нужд, прекратится. Данное состояние, при котором суммарный газообмен CO_2 и O_2 равен 0 называется точкой компенсации.

Вода – это одно из абсолютно необходимых веществ для успешного течения процесса фотосинтеза и её недостаток отрицательно сказывается на течении множества клеточных процессов. Даже недостаток влаги в почве в течение нескольких дней может привести к серьёзным потёрам в урожае, т.к. в листьях растений начинает накапливаться вещество препятствующее росту тканей – абсцизовая кислота.

Оптимальной для фотосинтеза большинства растений умеренного пояса является температура воздуха около 25 °С. При более высоких температурах скорость фотосинтеза замедляется в связи с ростом затрат на дыхание, потерей влаги в процессе испарения для охлаждения растения и уменьшением потребления CO_2 в связи со снижением газообмена.

У растений возникают различные морфологические и физиологические адаптации к световому режиму наземно-воздушной среды обитания. По требованиям к уровню освещения все растения принято делить на следующие экологические группы.

Светолюбивые или гелиофиты – растения открытых, постоянно

хорошо освещаемых местообитаний. Листья гелиофитов обычно мелкие или с рассечённой листовой пластинкой, с толстой наружной стенкой клеток эпидермиса, нередко с восковым налётом для частичного отражения избыточной световой энергии или с густым опушением позволяющим эффективно рассеивать тепло, с большим количеством микроскопических отверстий — устьиц, с помощью которых происходит газо- и влагообмен со средой, с хорошо развитыми механическими тканями и тканями способными запасать воду. Листья некоторых растений из данной группы обладают фотометричностью, т.е. способны менять своё положение в зависимости от высоты Солнца. В полдень листья располагаются ребром к светилу, а утром и вечером — параллельно к его лучам, что предохраняет их от перегрева и позволяет использовать свет и солнечную энергию в необходимой мере. Гелиофиты входят в состав сообществ практически всех природных зон, но наибольшее их количество встречается в экваториальной и тропической зоне. Это растения дождевых тропических лесов верхнего яруса, растения саванн Западной Африки, степей Ставрополя и Казахстана. Например, к ним принадлежат кукуруза, просо, сорго, пшеница, гвоздичные, молочайные.

Тенелюбивые или сциофиты — растения нижних ярусов леса, глубоких оврагов. Они способны обитать в условиях значительного затенения, которое для них является нормой. Листья сциофитов располагаются горизонтально, обычно они имеют тёмно-зелёный цвет и более крупные размеры, по сравнению с гелиофитами. Клетки эпидермиса крупные, но с более тонкими наружными стенками. Хлоропласты крупные, но число их в клетках невелико. Число устьиц на единицу площади меньше чем у гелиофитов. К тенелюбивым растениям умеренной климатического пояса принадлежат мхи, плауны, травы из семейства имбирные, кислица обыкновенная, майник двулистный и др. Также к ним относятся многие растения нижнего яруса тропической зоны. Мхи как растения самого низкого лесного яруса, могут жить при освещённости до 0.2 % от общей на поверхности лесного биоценоза, плауны — до 0.5 %, а цветковые могут нормально развиваться только при освещённости не менее 1 % от общей. У сциофитов с меньшей интенсивностью протекают процессы дыхания и влагообмена. Интенсивность фотосинтеза быстро достигает максимума, но при значительном освещении начинает снижаться. Компенсационная точка располагается в условиях

пониженной освещённости.

Теневыносливые растения могут переносить значительное затенение, но хорошо растут и на свету, адаптированы к значительной сезонной динамике освещённости. К этой группе принадлежат луговые растения, лесные травы и кустарники, растущие в затенённых участках. На интенсивно освещаемых участках они растут быстрее, но вполне нормально развиваются и при умеренном освещении.

Отношение к световому режиму меняется у растений на протяжении их индивидуального развития – онтогенеза. Проростки и молодые растения многих луговых трав и деревьев являются более теневыносливыми, чем взрослые особи.

В жизни животных видимая часть светового спектра также играет довольно важную роль. Свет для животных – это необходимое условие зрительной ориентации в пространстве. Примитивные глазки многих беспозвоночных представляют собой просто отдельные светочувствительные клетки, позволяющие воспринимать некоторые колебания освещённости, чередование света и тени. Пауки могут различать контуры движущихся предметов на расстоянии не более 2 см. Гремучие змеи способны видеть инфракрасную часть спектра и в состоянии охотиться в полной темноте, ориентируясь на тепловые лучи жертвы. У пчёл видимая часть спектра сдвинута в более коротковолновую область. Они воспринимают как цветные значительную часть ультрафиолетовых лучей, но не различают красных. Способность к восприятию цветовой гаммы зависит от того, при каком спектральном составе активен данный вид. Большинство млекопитающих ведущих сумеречный или ночной образ жизни плохо различают цвета и видят мир в чёрно-белых тонах (представители семейств собачьи и кошачьи, хомяки и др.). Жизнь в сумерках приводит к увеличению размеров глаз. Огромные глаза, способные улавливать ничтожные доли света, свойственны ведущим ночной образ жизни лемурам, долгопятам, совам. Наиболее совершенными органами зрения обладают головоногие моллюски и высшие позвоночные. Они могут адекватно воспринимать форму и размеры предметов, их цвет, определять расстояние до объектов. Самое совершенное объёмное бинокулярное зрение характерно для человека, приматов, хищных птиц – сов, соколов, орлов, грифов.

Положение Солнца является важным фактором навигации различных животных в период дальних миграций.

Условия обитания в наземно-воздушной среде осложнены погодными и климатическими изменениями. Погода — это непрерывно меняющееся состояние атмосферы около земной поверхности до высоты примерно 20 км (верхняя граница тропосферы). Изменчивость погоды проявляется в постоянных колебаниях значений важнейших факторов среды, таких как температура и влажность воздуха, количество жидкой воды выпадающей на поверхность почвы за счёт атмосферных осадков, степень освещённости, скорость ветрового потока и др. Для погодных характеристик свойственны не только достаточно очевидные сезонные изменения, но и непериодические случайные колебания в течение относительно коротких промежутков времени, а также и в суточном цикле, что в особенности негативно сказывающиеся на жизни обитателей суши, так как к этим колебаниям чрезвычайно трудно выработать эффективные адаптации. На жизнь обитателей крупных водоёмов суши и морей погода влияет в значительно меньшей степени, затрагивая только поверхностные биоценозы.

Многолетний режим погоды характеризует климат местности. В понятие климата входят не только осреднённые за длительный временной интервал значения важнейших метеорологических характеристик и явлений, но и их годовой ход, а также вероятность отклонения от нормы. Климат зависит, прежде всего, от географических условий региона — широты местности, высоты над уровнем моря, близостью к Океану и др. Зональное разнообразие климатов зависит также от влияния муссонных ветров, несущих теплые влажные воздушные массы с тропических морей на континенты, от траекторий движения циклонов и антициклонов, от влияния горных массивов на движение воздушных масс, и от многих других причин, создающих чрезвычайное разнообразие условий жизни на суше. Для большинства наземных организмов, в особенности для растений и мелких осёдлых животных, важны не столько крупномасштабные особенности климата той природной зоны, в которой они живут, а те условия, которые создаются в их непосредственном местообитании. Такие локальные модификации климата, создающиеся под влиянием многочисленных явлений имеющих локальное распространение, называют микроклиматом. Широко известны различия между температурой и влажностью лесных и луговых местообитаний, на северных и южных склонах холмов. Устойчивый

микроклимат возникает в гнездах, дуплах, пещерах и норах. Например в снежной берлоге белого медведя, к моменту появления детёныша, температура воздуха может на 50 °С превышать температуру окружающей среды.

Для наземно-воздушной среды, свойственны значительно большие колебания температуры в суточном и сезонном цикле, чем для водной. На обширных пространствах умеренных широт Евразии и Северной Америки, находящихся на значительном отдалении от Океана, амплитуда температуры в годовом ходе может достигать 60 и даже 100 °С, за счёт очень холодной зимы и жаркого лета. Поэтому основу флоры и фауны в большинстве континентальных районов составляют эвритермные организмы.

Литература

Основная [4] – Т.1 – с. 268 – 299; [5] – с. 111 – 121; Дополнительная [7]; [14]; [16].

Вопросы для самопроверки:

1. В чём состоят основные физические отличия наземно-воздушной среды обитания от водной ?

2. От каких процессов зависит содержание углекислого газа в приземном слое атмосферы и в чём состоит его роль в жизни растений ?

3. В каком диапазоне лучей светового спектра осуществляется фотосинтез ?

4. Каково значение озонового слоя для обитателей суши, как он возник ?

5. От каких факторов зависит интенсивность фотосинтеза растений ?

6. Что такое точка компенсации ?

7. В чём состоят характерные особенности растений-гелиофитов ?

8. В чём состоят характерные особенности растений-сциофитов ?

9. Какова роль солнечного света в жизни животных ?

10. Что такое микроклимат и как он формируется ?

Популяции

Популяция представляет собой совокупность особей одного вида находящихся во взаимодействии между собой и совместно населяющих общую территорию. Популяция является формой длительного существования любого вида в природе.

При изучении данного раздела, студенты должны обратить особое внимание на различие в подходах к классификации популяций, на типы пространственной структуры популяций, а также внимательно изучить возможные причины динамики численности популяций растений и животных. Необходимо понять суть межвидовых и внутривидовых механизмов авторегуляции, обеспечивающих поддержание численности популяции на уровне, который соответствует ресурсам и условиям конкретного местообитания.

Слово популяция происходит от латинского «популюс», что означает «народ, население». Каждая популяция является составной частью биотического сообщества. Члены одной популяции способны оказывать друг на друга не меньшее воздействие, чем факторы неживой природы или организмы других видов. Для популяции характерны взаимовыгодные и конкурентные отношения между особями.

Популяции как групповые объединения, обладают рядом специфических свойств, которые не свойственны отдельно взятой особи. Эти свойства описываются следующими характеристиками. Численность – общее количество особей данного вида на определённой территории. Плотность популяции – число особей на единицу площади или объёма. Рождаемость – число новых особей появившихся за единицу времени в результате размножения. Смертность – число погибших особей в популяции в единицу времени. Разность между рождаемостью и смертностью называется коэффициентом прироста.

Существуют различные принципы, исходя из которых, экологи классифицируют популяции. Согласно проф. Н.П. Наумову, автору одного из первых отечественных учебников по экологии животных, вид представляет собой соподчинённую систему популяций различного ранга. Наиболее крупные территориальные группировки вида – это подвиды, или географические расы. Ареалы подвидов у подвижных форм могут занимать весьма значительные пространст-

ва. Например, такой массовый вид в мировом океаническом рыболовстве как треска, формирует тихоокеанскую и атлантическую расы. В их пределах, на территориях с однородными географическими условиями выделяются географические популяции, отличающиеся общностью приспособлений к местным климатическим условиям и ландшафту. Например, в рамках атлантической расы трески, выделяются географические популяции Северного, Балтийского и других морей. Они в свою очередь слагаются из более мелких популяций, адаптировавшихся к отдельным районам. Это так называемые местные популяции. Соответствующим примером здесь может являться выделение в рамках географической популяции трески Балтийского моря двух основных местных популяций — западно-балтийской и восточно-балтийской, для каждой из которых характерно наличие своих морфологических и поведенческих адаптаций, обеспечивающих выживание в данных районах, значительно различающихся по своим экологическим условиям. В целом, чем ниже ранг популяции, тем в большей степени выражены адаптации к конкретным условиям среды. При этом более или менее выраженные генетические связи между популяциями различных рангов, обеспечивают единство вида и обогащение его наследственного фонда.

Проф. В.Н. Беклемишев и его последователи, использовали другой подход к выделению популяций. По их мнению, популяции по способу размножения и генетической целостности делятся на панмиктические, т.е. с перекрёстным половым размножением, наиболее генетически целостные, клональные, т.е. с преобладанием бесполого вегетативного размножения и клонально-панмиктические, т.е. популяции тех организмов, у которых происходит чередование или сочетание полового и бесполого типов размножения. По способности к самовоспроизведению, различают постоянные популяции, которые не нуждаются в притоке особей своего вида извне для поддержания своей численности на оптимальном уровне, далее полузависимые, когда такой приток существует, но популяция может существовать длительный срок и без него, и, наконец, временные популяции, в которых смертность особей превосходит собственную рождаемость и их существование зависит от мигрантов. Временные популяции, как правило, располагаются в районах с экстремальными природными условиями.

Академик С.С. Шварц обосновал историко-генетический подход к выделению популяций. С его точки зрения, популяцию можно выделять как генетическое единство только у видов с половым размножением и перекрёстным опылением или оплодотворением. Обязательным признаком популяции должна считаться её способность к самостоятельному существованию на данной территории в течение длительного времени без притока особей из вне. Временные совокупности особей не могут относиться к разряду популяции. Согласно Шварцу, вид представлен не соподчинённой системой популяций различного ранга, а простым сочетанием соседствующих популяций различных масштабов.

Каждой популяции свойственна определённая организация. Распределение особей по занимаемой территории, соотношение групп особей по возрасту, полу, поведенческим и генетическим особенностям определяют структуру популяции. Она формируется в зависимости от общих биологических свойств вида, а также под влиянием абиотических факторов среды и воздействия популяций других видов. Таким образом, структура популяции имеет приспособительный характер.

Кратко рассмотрим основные типы возрастной, пространственной и поведенческой структуры популяций.

У видов и однократным размножением и коротким жизненным циклом, в течение года может сменяться несколько поколений. Одновременное существование различных генераций может быть обусловлено растянутостью периода откладки яиц в силу не одновременности полового созревания отдельных особей. Например, у паразита сахарной свеклы – свекловичной моли, зимуют гусеницы разных возрастов и куколки. За лето развивается несколько поколений (от 3 до 5). В результате, в популяции можно встретить представителей не менее 3 смежных поколений, но одно из них, наиболее позднее по срокам возникновения, всегда численно преобладает. Продолжительность жизни особей во взрослом состоянии может быть не большой. Тогда ежегодно сменяется значительная часть популяции, её численность весьма не устойчива и может значительно колебаться по годам. Например, личинки некоторых насекомых, такие как подёнки и веснянки, достигают половозрелости только к 3 годам, обитая до этого момента в водной среде. Период же активной жизни в наземно-воздушной среде зани-

мают не больше недели, в течение которой взрослые насекомые успевают отложить свои капсулы с яйцами в воду и затем погибают. Таким образом, в состав данных популяций в большинстве случаев входят представители только одного поколения. Если же взрослые особи живут долго и размножаются несколько раз на протяжении своей жизни, то возрастная структура популяции значительно усложняется. В таком случае численность популяции обычно более устойчива во времени и имеет место длительный период сосуществования различных поколений. Например, индийские слоны достигают половой зрелости в среднем только к 10 годам и живут до 70 лет. Обычно у самки рождается один, редко два детёныша раз в четыре года. В популяции одновременно могут присутствовать представители 4 – 5 поколений, но, в силу малой скорости воспроизводства, преобладают животные из старших возрастных групп.

Продолжительность жизни особей популяции оценивают, используя так называемые кривые выживания (по оси ординат откладывают число выживающих особей, а по оси абсцисс – время). Их существует 3 основных типа. *Первый тип* соответствует ситуации, когда большее число особей имеет одинаковую продолжительность жизни и умирает в течение относительно короткого периода времени. Это свойственно для человека и других животных с длительным жизненным циклом. *Второй тип* характерен для тех видов у которых величина смертности остаётся постоянной на протяжении всей жизни (пресноводная гидра). *Третий тип* отражает высокую смертность особей на ранних стадиях развития (рыбы, беспозвоночные). Знание типа кривой выживаемости даёт возможность построить пирамиду возрастов (по оси ординат откладывают возрастные группы, по оси абсцисс – число особей). Пирамида с широким основанием соответствует высокой численности молодых особей в популяции. Она характерна для видов с высокой рождаемостью. Пирамида без широкого основания с выровненной средней частью, соответствует равномерному распределению особей по возрастам. Это говорит о балансе между рождаемостью и смертностью в популяции. Наконец, пирамида возрастов с узким основанием (обращённая) свидетельствует о преобладании в популяции пожилых особей над молодыми. Она характерна для популяций сокращающих свою численность.

При эксплуатации человеком природных популяций промысло-

вых животных, учёт их возрастной структуры имеет важнейшее значение. У видов с ежегодным большим пополнением, можно изымать значительную часть особей из популяции без угрозы подорвать её численность. Если изъятию подвергнуться многие особи из популяции со сложной возрастной структурой и поздним созреванием, то это значительно замедлит её восстановление. Например, для дальневосточной горбуши, созревающей в большинстве районов уже на второй год жизни, возможно промысловое изъятие до 50 % нерестящихся особей без угрозы дальнейшего снижения численности популяции. Для кеты и трески, которые созревают значительно позже, изъятие нерестовых стад не должно превышать 30 % от их общей численности.

Занимаемое популяцией пространство предоставляет ей средства к жизни. Каждая территория может прокормить только определённое количество особей. Полнота использования ресурсов во многом зависит от размещения особей в пространстве. Например, площадь питания растений не может быть меньше некоторой предельной величины. Оптимальным для популяции является такой интервал между соседними особями, при котором между ними конкурентная борьба за свет и питательные вещества сведена к минимуму, но и не остаётся недоиспользованного пространства. В природе редко встречается строгое равномерное распределение особей. Это происходит по двум основным причинам. Во-первых, за счёт неоднородности условий занимаемого пространства. Во-вторых, за счёт особенностей биологии видов, которые способствуют возникновению скоплений на ограниченной территории. У растений плотные скопления возникают при вегетативном размножении, а также при слабом распространении семян и их прорастании вблизи материнской особи. У животных скопления возникают при групповом образе жизни семьями, стадами, колониями, при концентрации для зимовки или размножения в наиболее благоприятных по своим условиям местообитаниях.

В целом, можно выделить 4 основных типа пространственной структуры популяции. Первый тип – диффузный, соответствует относительно равномерному распределению организмов в пространстве. Животные и растения не образуют устойчивых скоплений в отдельных районах местообитания. Такой тип пространственной структуры возникает в условиях, когда количество ресурсов среды,

среди которых пища, влага, свет, места для укрытий от хищников и т.п. в пространстве везде примерно одинаковое.

Мозаичный тип – распределение организмов упорядочено, они концентрируются только в районах с достаточным количеством жизненно необходимых им ресурсов. Например, влаголюбивые растения в степной зоне будут произрастать вблизи русла реки, или в её пойме, где влажность почвы повышена и позволяет им нормально развиваться. По мере отдаления от водотока или водоёма, в связи с уменьшением увлажнённости субстрата, численность таких растений будет постепенно снижаться, а обилие засухоустойчивых видов возрастать.

Пульсирующий тип пространственной структуры, характерен для популяций с резкими колебаниями численности. В годы спада, популяция состоит из обособленных поселений, а в годы подъёма численности, её члены занимают почти всю пригодную территорию, меняя, таким образом, мозаичный тип распределения на диффузный.

Циклический тип, характеризуется закономерным изменением территории обитания популяции в течение года и характерен для подвижных животных. Например, на о. Врангеля в Чукотском море, мелкие млекопитающие – лемминги, зимуют на сухих прибрежных возвышенностях. Летом зверьки переселяются на злаково-лишайниковые участки тундр, где располагаются их летние норы. Такой изменчивый характер использования территории в условиях тундры имеет важное приспособительное значение. Дело в том, что здесь восстановление нарушенного растительного покрова происходит очень медленно, по причине холодного климата и замедленного круговорота веществ. В связи с этим, длительное существование в одном районе за счёт растительных кормов, экологически нецелесообразно и привело бы к быстрому их истощению и невозможности развития последующих поколений леммингов.

Поведенческая структура популяции, т.е. характер взаимоотношения особей между собой, зависит от того, одиночный или групповой образ жизни они ведут. При одиночном образе жизни, каждая особь в течение длительного времени может быть относительно независима от других. Конечно, полностью обособленное друг от друга существование членов одной популяции, невозможно, однако для многих видов характерны только очень слабые контакты

даже между совместно живущими особями. Например, это некоторые водные обитатели (прикреплённые ракообразные – баянусы, губки, актинии и др.) с наружным способом оплодотворения, при котором необходимость в непосредственной встрече партнёров отсутствует. У видов с внутренним оплодотворением, встречи самцов и самок также могут быть весьма кратковременными. Для таких видов свойствен индивидуальный обособленный тип поведенческой структуры. Дальнейшее усложнение поведенческой структуры, происходит за счёт усиления взаимовыгодных связей между самцами и самками и возникновения тесных контактов между родительскими и дочерними поколениями. В результате, в популяции формируются семейный тип поведенческой структуры.

Семейный образ жизни предполагает наличие устойчивых связей между родителями и их потомством. Простейший вид такой связи – это забота одного или обоих родителей об отложенных яйцах: охрана кладки, создание более благоприятных условий для развития эмбрионов и детёнышей. У большинства птиц забота о птенцах продолжается до этапа возникновения у них способности к полёту, а некоторых крупных млекопитающих (медведи, тигры, слоны и др.), забота в разной степени проявляется до момента достижения детёнышами половой зрелости. При семейном образе жизни, территориальное поведение животных выражено более ярко, чем при одиночном. Различные сигналы и метки, демонстрация силы и прямая агрессия по отношению к соседям, обеспечивают закрепление за семьёй определённого участка и овладение его ресурсами, которых должно быть достаточно для выкармливания потомства.

Особь в рамках одной популяции могут формировать также временные скопления, соответствующие стайному и стадному типам поведенческой структуры.

Стая – это временное объединение животных, которые проявляют биологически полезную организованность действий. Стаи облегчают выполнение каких-либо функций: защиты от врагов, миграции, охоты. Способность к созданию стай широко распространена среди рыб и птиц, а у млекопитающих характерна только для представителей семейства собачьи (волки, гиены, собаки и др.). В стаях сильно выражены реакции подражания друг другу или общему лидеру. По способам координации действий, стаи делятся на

две группы: эквипотенциальные, без доминирования отдельных членов (стаи рыб и перелётной саранчи) и стаи с лидерами, в которых большинство животных координируют своё поведение с поведением одной или нескольких, более выносливых и опытных особей (стаи крупных млекопитающих и птиц).

Стадо – это более длительное и устойчивое объединение животных по сравнению со стаей. В стадных группах осуществляются все основные функции жизни особей – добывание пищи, защита от хищников, миграции, размножение, воспитание молоди. Стадо действует как единое целое, подчиняясь лидеру. Но деятельность лидера не направлена на непосредственное подчинение других особей. Например, стада северных оленей ведут к местам зимнего пребывания те особи, которые лучше других ориентируются в пути и являются наиболее выносливыми. Экологическое значение лидерства состоит в том, что эффективное поведение и опыт одной особи может использоваться всей группой, что обычно приводит к снижению энергетических затрат и смертности в популяциях стадных животных.

Наиболее сложный тип поведенческой структуры свойственен для стад с вожаками и чётким соподчинением между особями. Вожаки, в отличие от лидеров, осуществляют активное оперативное руководство стадом, путём сложной системы сигналов, угроз и прямым физическим воздействием. Такая разновидность стадного типа поведенческой структуры, свойственна в основном для популяций высокоразвитых животных, таких как приматы (гориллы, павианы и др.).

Существует также колониальный тип поведенческой структуры популяции. Колонии – это групповые поселения осёдлых животных. Они могут существовать очень продолжительное время, что свойственно, например колониям коралловых рифов, или возникать только в период размножения, что характерно для птиц (полярная крачка, морская чайка, гагары и др.). Взаимосвязи между членами колонии могут быть самыми разнообразными – от простых скопленных относительно независимых особей до объединений, где отдельные члены выполняют, как органы в целом организме, строго определённые функции. Наиболее сложные колонии свойственны общественным насекомым – термитам, муравьям и пчёлам. Они возникают на основе сильного разрастания семьи. В таких колониях

насекомые выполняют совместно большинство функций: размножения, защиты, обеспечения пищей себя и потомства, строительства укрытий. Существует обязательное разделение труда и специализация отдельных особей по выполняемым функциям. Между членами колонии происходит постоянный обмен информацией, в том числе с помощью химических выделений-сигналов.

Установлено, что жизнь в группе, через нервную и гормональную системы, отражается на протекании многих физиологических процессов в организме животных. Оптимизация физиологических процессов, ведущая к повышению уровня жизнеспособности при совместном существовании получила название эффекта группы.

Рассмотрим далее основные положения теории динамики численности популяции.

Любая популяция теоретически способна к неограниченному увеличению своей численности, если она не сдерживается различными факторами среды. Стремительное неограниченное возрастание численности особей в популяции описывается следующим уравнением экспоненциального роста (1):

$$(1) N_t = N_0 e^{rt}, \text{ где } N_t \text{ — численность популяции в момент времени } t;$$

N_0 — численность популяции в начальный момент времени;

e — основание натурального логарифма;

r — коэффициент прироста, соответствующей разности между рождаемостью и смертностью.

Однако в природных условиях такой тип увеличения числа особей в популяции встречается очень редко. Практически всегда наблюдается воздействие различных межвидовых и внутривидовых механизмов, снижающих темп роста популяции, а затем приводящих общую её численность к тем параметрам, которые соответствуют количеству ресурсов на данной территории и их доступности. В таком случае, динамика численности популяции будет описываться уравнением логистического роста (2):

$$(2) N_t = K / (1 + e^{-a-t}), \text{ где } N_t \text{ — численность популяции в момент времени } t;$$

K — несущая способность территории, т.е. количество пищевых и других ресурсов, обеспечивающих нормальную жизнедеятельность конкретного количества особей данного вида;

$a = r / K$, где r — коэффициент прироста.

Общие изменения численности популяции складываются из че-

тырёх явлений: рождаемости, смертности, вселения и выселения особей (иммиграции и эмиграции).

Существует 3 основных типа зависимости скорости роста популяции от её плотности.

Первый тип – скорость роста в начальный момент весьма высока и очень мало зависит от нарастающей плотности, что соответствует стремительному экспоненциальному росту численности. Но, при достижении определённой плотности популяции, темп её роста падает сразу почти до нуля. Это означает, что популяция резко приостанавливает своё воспроизводство. В природе такой тип зависимости свойственен для тех видов, которым жизненно важна именно скорость овладения ресурсами за счёт собственного быстрого размножения, что в дальнейшем позволит избежать конкуренции с другими видами. Примером могут являться мелкие насекомые и черви – нематоды, обитающие в почве.

Второй тип – изменения скорости роста популяции находятся в обратной зависимости от её плотности. В начале, популяция с низкой численностью в благоприятных условиях быстро растёт, но чем более многочисленней она становится, тем меньше доля очередного прироста, т.е. снижается плодовитость. К определенному моменту времени, скорость воспроизводства становится равной смертности. После чего скорость роста популяции быстро замедляется, а общая численность стабилизируется в соответствии с доступными ресурсами. Такой характер зависимости проявляется у видов, для которых успех в размножении при низком начальном уровне численности не ограничивается необходимостью группового образа жизни, что характерно для организмов, способных размножаться партеногенезом (например, низшие планктонные ракообразные). Подобный тип зависимости скорости роста популяции от её плотности может быть характерен также и для некоторых более высокоорганизованных животных, в частности птиц и млекопитающих. Например, в популяции большой синицы при плотности менее 1 пары на 1 га, на одно гнездо приходится 14 птенцов. Когда же плотность достигает 18 пар на 1 га, то рождаемость значительно снижается и на одно гнездо приходится не более 8 птенцов. Африканский слон при малой плотности популяции достигает половой зрелости в возрасте около 10 лет, а при высокой – только к 18 годам. Меняется также и рождаемость – при низкой плотности у самки слонёнок появляется

раз в 4 года, при высокой – один раз в 7 лет.

Третий тип – наиболее высокий темп роста популяции достигается только при определённой оптимальной плотности популяции. Если популяция слишком малочисленна, это затрудняет встречу особей разных полов у животных, даёт мало возможностей для защиты молоди от хищников, снижает вероятность опыления у растений и т.д. Однако при слишком высокой плотности, может наступить нехватка необходимых ресурсов среды. Поэтому у большинства видов скорость роста популяции максимальна при средних значениях плотности.

Поддержание определённой оптимальной плотности за счёт различных механизмов авторегуляции получило название гомеостаза популяции. В основе способностей популяции к гомеостазу, находятся изменения физиологии особей и их поведения, темпов индивидуального развития, выраженности конкурентных отношений и других характеристик, проявляющихся в ответ на возрастание или снижение численности особей относительно нормы. Механизмы популяционного гомеостаза зависят от экологических особенностей вида, степени воздействия хищников и паразитов. У одних видов они могут проявляться в жёсткой форме, приводя к относительно быстрой гибели избыточного количества особей, а у других – в смягчённой, например, в виде постепенного снижения плодовитости. К жёстким формам внутривидовой конкуренции можно отнести явление самоизреживания у растений. При значительной плотности молодых особей, часть из них неминуемо гибнет в результате угнетения физиологически более выносливыми соседями. В животном мире, жёсткие формы авторегуляции плотности популяций проявляются обычно в тех случаях, когда запасы пищи и воды или других ресурсов, становятся весьма ограниченными и особи не могут найти их на соседних территориях. Например, в небольших пресноводных водоемах северных районов, может обитать только один вид рыб – окунь или щука, которые поддерживают плотность своей популяции на оптимальном для данного местообитания уровне за счёт питания собственной молодью.

Примером мягкой формы поддержания оптимальной плотности популяции, не связанной с непосредственным умерщвлением соседствующих особей, является резкое изменение морфологии и физиологии особей насекомых, в частности, саранчи. У перелётной

саранчи-шистоцерки в постоянных районах её обитания в Индии, Пакистане и Восточной Африке при низкой плотности популяций, личинки имеют ярко-зелёную, а взрослые особи серовато-зелёную или бурую окраску. Для их поведения свойственен в основном осёдлый образ жизни. В годы массового размножения, при особо благоприятном сочетании погодных условий, особи саранчи претерпевают глубокие морфологические изменения – окраска становится ярко жёлтой, удлиняются надкрылья, меняются пропорции конечностей. Процесс стимулируется зрительным восприятием особей своего вида и частыми контактами при помощи усиков. Это вызывает в организме насекомых дополнительную серию реакций, приводящих к гормональным преобразованиям, в результате чего постепенно снижается плодовитость самок. Резко возрастает двигательная активность и стремление к миграциям. В результате, плотность популяции постепенно возвращается к оптимальному уровню на данном местообитании.

Территориальное поведение животных, которое выработалось в ходе эволюции как система инстинктов, является одним из наиболее эффективных механизмов сдерживания роста численности особей на ограниченном участке. Охрана территории, мечение её границ, предотвращение размножения на ней особей из других популяций, приводит к более рациональному использованию ресурсов территории.

К числу механизмов способных регулировать плотность популяции принадлежит явление стресса. Применительно к человеку и млекопитающим последствия стресса были впервые описаны в 1936 г. физиологом Г. Селье. Он установил, что в ответ на негативное воздействие фактора среды в организме возникают реакции двух типов: специфические, зависящие от природы воздействующего фактора (например, усиление теплопродукции в организме при действии низких температур) и неспецифические, затрагивающие целый комплекс систем – нервную, сердечно-сосудистую и гормональную. Это может привести к увеличению или к снижению плодовитости самок, к более или менее выраженной заботе о потомстве, а также к изменениям в половой структуре популяции, связанным с большей рождаемостью самок на фоне резкого снижения численности популяции.

Важной группой факторов, способных эффективно регулиро-

вать плотность и общую численность популяций животных и растений, являются различные формы межвидовых взаимоотношений, такие как хищничество, паразитизм и межвидовая конкуренция за сходные ресурсы. Наиболее изученным межвидовым регулирующим механизмом, является воздействие хищника. Обычно число особей, которых может уничтожить один хищник, на начальной стадии своего воздействия увеличивается почти прямо пропорционально численности потребляемого вида. Это так называемая функциональная реакция хищника на жертвы. Однако она имеет предел. После полного насыщения, в случае, если хищников мало, у них обычно снижается интерес к жертвам, даже если они легко доступны. Но, если численность хищников значительно возросла по причине увеличения воспроизводства на фоне хорошей кормовой базы, то они снова становятся способны эффективно влиять на численность популяции жертвы. Данное явление получило название количественной реакции хищников на рост численности жертв.

Паразитизм также является мощным фактором, способным сдерживать быстрый рост численности популяции и, таким образом, обеспечить устойчивость всего биоценоза. Паразиты, как правило, редко вызывают массовую гибель поражённых особей, тем не менее, угнетая организм хозяина, они приводят к падению его плодовитости и снижению численности последующих его поколений.

Последним средством, которое способно быстро снизить избыточную плотность особей в непрерывно растущей популяции, является распространение инфекционных заболеваний бактериальной или вирусной природы. Следует заметить, что условия для быстрого развития эпидемий и массового паразитизма создаются только тогда, когда плотность скопления особей достигнет весьма высоких величин, что будет способствовать скорейшей передачи от особи к особи возбудителей заболеваний. Тем не менее, даже в случае распространения особо опасных болезней, смертность в популяциях практически никогда не достигает 100 %, так как у некоторого количества особей обнаруживается врождённый иммунитет, что обеспечивает последующее восстановление популяции.

В целом, выделяют две стороны популяционной динамики – модификацию и регуляцию. Модификация – это отклонение численности популяции от нормы, которая соответствует обычному количеству ресурсов в местообитании, в результате воздействия

различных природных процессов, например климатических, и конкретных экологических факторов. К модифицирующим факторам принадлежат, прежде всего, факторы неживой природы, воздействующие на выживаемость организмов, скорость их роста, а также на количество и качество доступной пищи. Среди них – температура воздуха и воды, интенсивность освещения, влажность воздуха и почвы, содержание в среде различных газов, макро- и микроэлементов. Регуляция – это возврат популяции к исходному состоянию после более или менее выраженного отклонения от нормы.

Итак, динамика численности популяций в естественном биоценозе – это автоматически регулируемый процесс, механизмы работы которого выработаны у большинства видов длительной историей их совместного сосуществования и зависят от степени адаптаций к факторам неживой природы.

Литература:

Основная [1] – с. 473 – 504; [2]; [4] – Т. 2 – Глава 6; [5] – Глава 8.
Дополнительная [1]; [7]; [10]; [18].

Вопросы для самопроверки:

1. В чём состоят подходы к выделению и классификации популяций Н.П. Наумова, В.Н. Беклемишева и С.С. Шварца ?
2. Что отражают кривые выживания и какие существуют их типы ?
3. Какие типы пространственной структуры популяции вам известны ?
4. Какие типы поведенческой структуры популяции вы знаете ?
5. В чём состоят преимущества и недостатки осёдлого и кочевого образов жизни ?
6. В чём состоит суть понятия "эффект группы" ?
7. В чём состоит отличие между экспоненциальным и логистическим типом увеличения численности популяции ?
8. Какие существуют основные типы зависимости скорости роста популяции от её плотности ?
9. Какие факторы могут оказывать модифицирующее влияние на параметры популяции ?

Биоценозы

Каждый организм в природе живёт в окружении множества других организмов, вступая с ними в разнообразные отношения. Связь с другими организмами – это необходимое условие питания и размножения, возможность совместной защиты, смягчения неблагоприятного воздействия факторов среды. Представители каждого вида способны существовать только в таком живом окружении, где связи с другими видами обеспечивают им нормальные условия существования.

Группировки совместно обитающих на определенной территории и взаимно связанных видов называют биоценозами (от лат. «биос» – жизнь, «ценоз» – общий, вместе) или биотическими сообществами.

При изучении данного раздела, студенты должны обратить особое внимание на показатели видовой структуры биоценозов, их внутреннюю организацию и типы межвидовых взаимоотношений. Необходимо понимать, что биоценоз, представляющий собой совокупность растений, животных и микроорганизмов, является биотическим компонентом экосистемы.

Впервые термин биоценоз был выдвинут в 1877 г. немецким гидробиологом Карлом Мёбиусом, который изучал районы обитания двустворчатых промысловых моллюсков – устриц в Северном море. Ему удалось установить, что обилие этих организмов зависит от типа грунта, скорости течения, температуры и солёности воды. Вместе с устрицами постоянно обитали другие виды моллюсков, ракообразных, губок, иглокожих, рыб и водорослей. Большинство этих организмов оказались тесно взаимосвязаны друг с другом и проявляли общий характер требований к условиям обитания и конкретным экологическим факторам среды. Согласно Мёбиусу, возможность различных видов длительно сосуществовать друг с другом в одном биоценозе, представляет собой результат длительного процесса естественного отбора. Дальнейшее изучение биоценозов, привело в конце XIX века к пониманию существования надпопуляционного уровня организации жизни.

Масштабы биоценозов могут быть самыми различными – от минимальных сообществ обитающих на поверхности отдельных лишайников до огромных зональных биоценозов смешанных лесов,

степей, полупустынь, тропических коралловых рифов и др. На суше биоценозы выделяют по преобладающему типу растительности, с которой взаимодействуют насекомые, птицы, млекопитающие и другие организмы. Например, можно говорить о биоценозе ельника – кисличника или о биоценозе березового леса. В водной среде, биоценозы выделяют в соответствии с геоморфологическими особенностями рельефа водоёма, от которых во многом зависят экологические условия обитания организмов. Например, выделяют биоценозы прибрежных галечных, песчаных или илистых грунтов, абиссальных глубин, пелагические биоценозы и др.

Количественные характеристики видовой структуры биоценоза выражаются в виде следующих основных показателей.

Обилие вида в сообществе – это число особей данного вида на единицу площади или объёма занимаемого пространства.

Постоянство – рассчитывается как процентное отношение числа проб, где встречается данный вид, к общему числу проб или учётных площадок. Если исследуемый вид встречается не менее чем в 50 % проб, то его относят к группе постоянных, если он определён в не менее 25 % проб, его относят к группе добавочных. Если же вид встречается в менее одной четверти от всех проб, то он может считаться редким. Необходимо учитывать, что постоянство и обилие вида часто не связаны прямой зависимостью. Вид может быть многочисленным в отдельных районах, но редким в масштабе всего сообщества.

Верность – выражает степень привязанности данного вида к биоценозу. По этому показателю, различают следующие категории видов. Характерные, т.е. свойственные для данного сообщества и практически не встречающиеся в других сообществах; преферентные, т.е. встречающиеся в нескольких смежных сообществах, но преобладающие в одном из них; чуждые виды, которые случайно или преднамеренно оказались в совершенно новом для них сообществе; индифферентные, т.е. способные относительно благополучно жить во многих биоценозах.

Доминирование – это способность вида занимать в сообществе главенствующее положение по количеству своих особей, биомассе или скорости продуцирования органического вещества. Доминирование более отчётливо проявляется в тех районах, где абиотические факторы среды достигают экстремальных количественных значе-

ний: в холодных субполярных районах, в сухих песчаных пустынях, в горячих источниках и т.д. Например, северная тайга может быть представлена только одним или двумя резко преобладающими численно и по биомассе видами деревьев-доминантов. В тёплом и влажном тропическом лесу, доминирование выражено значительно слабее, так как здесь более десяти видов деревьев могут иметь значительную численность и биомассу.

Степень доминирования (частота) – отражает отношение числа особей данного вида или их суммарной биомассы, к общему числу всех особей всех видов или суммарной биомассе биоценоза. Например, если среди 500 особей зарегистрированных на данной территории, 80 составляет клевер луговой, то степень доминирования данного вида в сообществе составляет 16 %.

Показатель доминирования (C) – вычисляется по следующей формуле (3).

$$(3) C = \sum (n_i/N)^2,$$

где n_i – степень доминирования каждого вида;

N – общая степень доминирования, т.е. численность или биомасса всех особей всех видов в сообществе.

Видовое разнообразие сообщества определяют в основном малочисленные редкие виды. Как правило, в состав сообщества входят несколько видов с высокой численностью и множество редких видов, которые не способны в данных условиях сформировать многочисленные популяции. Показатель видового разнообразия рассчитывается по формуле (4).

$$(4) H = -\sum (n_i/N) \log(n_i/N),$$

где n_i – степень доминирования каждого вида;

N – общая степень доминирования.

Функционирование биоценоза во многом зависит от распределения организмов в пространстве и во времени, и формирования за счёт этого особой внутренней организации. О ней можно судить на основе следующих основных параметров.

Стратификация, или вертикальная ярусность сообщества. В лесу, при совместном обитании растений с различиями по высоте,

растительное сообщество приобретает выраженную ярусную структуру. Например, в еловых лесах чётко выделяются древесный, травяно-кустарниковый и моховой ярусы. В широколиственном лесу, первый самый верхний ярус образуют наиболее крупные деревья, такие как дуб, клён канадский, вяз гладкий и др. Второй ярус, формируют менее высокие деревья, такие как рябина обыкновенная, дикая яблоня, ива. Третий ярус, составляют кустарники – лещина обыкновенная, жимолость лесная и др. Четвёртый ярус, слагают высокие травы, например, такие как бор развесистый, чистец лесной. Пятый ярус, занимают низкие травы, среди которых сныть обыкновенная, осока волосистая и др. Наконец, у самой поверхности почвы располагается шестой ярус, который составляют самые низкие травы и мхи. Для каждого из ярусов свойственны свои условия освещения и влажности, характерный термический режим, что оказывает соответствующее влияние на видовой состав и численность обитающих в них животных. Наибольшее количество ярусов имеют дождевые тропические леса, наименьшее – искусственные лесные насаждения.

Зональность, или горизонтальное подразделение биоценоза. Растения и животные, как правило, распределены по территории биоценоза не равномерно, а формируют более или менее выраженные скопления в зависимости от окружающих условий обитания.

Активность, или наличие периодичности в биологических процессах. Периодичность функционирования сообщества является результатом суточной и сезонной изменчивости количественных значений важнейших факторов среды. Большинство животных проявляют наибольшую активность в дневной период. Однако некоторые (волки, летучие мыши и др.) обладают соответствующими адаптациями для наиболее активной жизни в сумерках или ночью. В сообществах крупных внутренних водоёмов и морей, примером суточной периодичности служит вертикальная миграция зоопланктона: низшие веслоногие и ветвистосусые ракообразные в ночной период поднимаются к поверхности воды, где питаются фитопланктоном при ослабленном воздействии хищников, а днём опускаются в более глубокие горизонты. Для большинства сообществ, за исключением глубоководных районов морей и пещер, характерна сезонная изменчивость своих параметров, связанная с циклом зимнего покоя, весеннего

пробуждения, максимальной летней активности и осенней подготовке и зиме.

В основе возникновения и дальнейшего существования биоценозов лежат взаимоотношения различных видов друг с другом. Типы межвидовых взаимоотношений в биоценозе могут быть разными. Обычно их классификация строится на основе результата контакта видов между собой.

Конкуренция – это взаимоотношения видов со сходными экологическими требованиями к ресурсам среды обитания, что выражается в непрерывной борьбе за возможность их использования. Конкурентная борьба отрицательно сказывается на обоих видах. Два вида с абсолютно одинаковыми потребностями не могут существовать вместе один из них рано или поздно будет вытеснен из сообщества или будет вынужден выработать новые адаптации, позволяющие потреблять иной тип ресурсов. В этом состоит принцип конкурентного вытеснения Г.Ф. Гаузе, который впервые обнаружил это явление в лабораторных экспериментах с простейшими – инфузориями.

При сотрудничестве популяции обоих контактирующих видов оказывают положительное влияние друг на друга, но вполне могут жить и по отдельности. Например, совместное гнездование таких птиц как крачки и цапли, позволяет им более успешно защищать своих птенцов от хищников. В случае мутуализма каждый из видов оказывает друг на друга очень выраженное положительное влияние. Присутствие одного из партнёров может стать обязательным условием для жизни каждого из них. Например, в состав сообщества лишайника, входят низшие растения – водоросли и грибок. Водоросль вырабатывает органическое вещество при фотосинтезе, а грибок предоставляет своему компаньону субстрат и минеральные соли. Наблюдается проникновение тканей грибка – гиф в тело водорослей для более тесного взаимодействия. Происходит выработка особых химических веществ, несвойственных для каждого вида при их изолированном существовании. Подобные взаимовыгодные контакты с почвенными грибами свойственны не менее чем для 80 % цветковых растений.

При комменсализме, популяция одного вида (комменсал) извлекает пользу от сожительства, а популяция другого контактирующего вида (хозяин) не имеет очевидной выгоды. Это односто-

роннее использование ресурсов одного вида другим, без причинения ему прямого ущерба. Таковы, например, взаимоотношения белых полярных медведей и песцов, которые могут следовать за крупными хищниками и подбирать остатки недоеденной ими добычи (тюленей), не имея возможности самостоятельно добыть корм в условиях ледяной пустыни.

Об аменсализме говорят в тех случаях, когда один вид, называемый аменсалом, испытывает угнетение, а второй вид, называемый ингибитором, таким испытаниям не подвергается. Аменсализм известен только у растений, грибов и бактерий. Например, светолюбивые травянистые виды, произрастающие под елью или дубом, всегда испытывают угнетение в результате затенения, тогда как для взрослого дерева их соседство практически безразлично.

Хищничество – такой тип взаимодействия между видами, при котором один из них активно осуществляет действия по поимке представителей другого вида, умерщвляет их и поедает. Добыча жертвы требует от хищника значительных затрат энергии на поиск, захват и преодоление её сопротивления, поэтому выбор жертвы производится довольно тщательно, чтобы её поедание, как минимум, возместило затраты на её поимку. Большие размеры жертв значительно меньше размеров питающихся ими животных, численность объектов питания высока, а сами они – легкодоступны, то в таком случае деятельность плотоядного вида будет называться не хищничеством, а простым собирательством. Например, такой тип питания свойственен рыбам, которые питаются преимущественно зоопланктоном (сельдь, мойва и др.).

Последовательная передача вещества и энергии от растений, вырабатывающих первичное органическое вещество к растительноядным животным и хищникам, формируют так называемые пищевые цепи. Они бывают двух основных типов. Пастбищные пищевые цепи начинаются с растений и направлены к пасущимся фитофагам – травоядным, а затем к хищникам. Детритные цепи направлены от мёртвого органического вещества, например от ила на дне водоёмов, к потребителям ила (черви, личинки насекомых и др.) и к хищникам.

Паразитизм – это такая форма связей между видами, при которой организм-потребитель использует живого организма-хозяина не только как источник пищи, но и в качестве места постоянного или

временного обитания. Среди паразитов преимуществами обладают те виды, которые способны более полно и длительно использовать ресурсы хозяина не приводя его к быстрой гибели, обеспечивая себе тем самым длительное благополучное существование и возможность размножаться.

Основное экологическое значение хищничества и паразитизма состоит в том, что последовательно питаясь друг другом, живые организмы создают условия для круговорота веществ, без которого жизнь в биосфере была бы невозможна и взаимно регулируют свою численность.

В целом, чем разнообразнее и прочнее связи, поддерживающие совместное обитание видов, тем устойчивее будет биоценоз. Под устойчивостью биоценоза понимается его способность длительное время поддерживать свою структуру и вещественно-энергетические потоки на наиболее оптимальном для большинства видов уровне, за счёт внутренних механизмов компенсирующих возникающие отклонения. Биотические сообщества, имеющие длительную историю своего развития, значительно прочнее, чем те, которые возникли недавно в результате различных нарушений природной среды, таких как пожары, наводнения, оползни и т.д.

Литература:

Основная [1] Т. 2 – Часть 4; [4] – Т.2 – Глава 7; [5] – Глава 7.
Дополнительная [11], [12], [19].

Вопросы для самопроверки:

1. Какие количественные характеристики биоценоза вам известны ?
2. Для каких регионов характерна высокая степень доминирования единичных видов в сообществах, а для каких – низкая ? Чем это может быть вызвано ?
3. От влияния каких факторов зависит видовое разнообразие в биоценозе ?
4. Какие параметры внутренней организации биотического сообщества вы знаете ?
5. В чём отличие сотрудничества как типа межвидового взаимодействия от мутуализма ?
6. В чём может заключаться влияние конкуренции на видовую

структуру сообщества ?

7. Как воздействие хищника может повлиять на видовую структуру сообщества ?

8. Что такое пищевые цепи и какие существуют их типы ?

9. От чего зависит устойчивость биоценозов ?

Экосистемы

Сообщества организмов находятся в тесных материально-энергетических связях с неорганической средой обитания. Растения живут за счёт непрерывного потребления углекислого газа, кислорода, воды и минеральных солей. Животные живут за счёт растений, потребляя синтезируемое ими органическое вещество, но также нуждаются в воде, кислороде и минеральных компонентах. В любом местообитании количество имеющихся на данный момент запасов неорганических веществ необходимых для поддержания жизнедеятельности всех организмов, хватило бы на более или менее ограниченный промежуток времени, если бы эти запасы не восстанавливались.

Возвращение биогенных элементов в среду, где они могли бы снова использоваться растениями для синтеза нового органического вещества, происходит в процессе разложения мертвой органики преимущественно бактериями и грибами. Таким образом, сообщество формирует с неорганической средой определённую систему, в которой поток атомов, движущийся под влиянием различной деятельности организмов, имеет тенденцию замыкаться в круговорот.

Экосистема – это исторически сложившаяся система использования совокупностью организмов определённого пространства в целях питания, роста и размножения. Изучая данный раздел, студенты должны с особым вниманием рассмотреть структуру экосистемы, поток энергии в экосистеме, процессы продуцирования биологического вещества в экосистемах, динамику экосистем.

Экосистема представляет собой функциональную единицу живой природы, включающую организмов и абиотическую среду их обитания. Биотическая, т.е. живая составляющая экосистемы, обязательно включает два основных компонента:

автотрофных организмов - растений, которые в процессе фотосинтеза или хемосинтеза образуют первичное органическое веществ-

во и гетеротрофов – животных, функции которых заключаются в потреблении органического вещества и его разложении до первичных составляющих. С другой стороны, биотическую часть структуры экосистемы можно рассматривать в виде функциональных групп организмов. Так, продуценты – это автотрофные организмы, преимущественно растения, которые способны создавать пищу из простых неорганических веществ.

Консументы – это гетеротрофные организмы потребляющие готовое органическое вещество. Редуценты (деструкторы) – преимущественно мелкие насекомые, грибы и бактерии, функция которых заключается в разложении мертвого органического вещества. Абиотическая, т.е. неживая компонента экосистемы, складывается из климатических, гидрологических и почвенно-литологических особенностей местобитания.

Размеры экосистем могут быть самыми различными. В качестве отдельных экосистем можно рассматривать и подушку лишайника на стволе дерева, и разрушающийся пень со своим особым населением, и небольшой пруд или озеро.

К очень крупным экосистемам принадлежат, например, отдельные морские бассейны и весь Мировой океан в целом. Самой крупной экосистемой является биосфера Земли, которая, согласно современным представлениям, включает в свой состав не только самих живых организмов, но и те части литосферы, гидросферы и атмосферы Земли, физико-химические свойства которых зависят от деятельности живого вещества.

Энергия – количественная мера движения и взаимодействия всех видов материи, благодаря чему все явления природы связаны воедино. Существование любой экосистемы возможно только при потоке из окружающей среды не только энергии, но и вещества, т.е. природные экосистемы являются энергетически и структурно открытыми системами. Суммарный поток энергии, характеризующий экосистему, складывается из солнечного излучения и длинноволнового теплового излучения от близлежащих тел. Оба вида излучений определяют климатические условия среды, но при фотосинтезе, который обеспечивает энергией и веществом гетеротрофный компонент экосистемы, потребляется только очень небольшая доля солнечного излучения. Тем не менее, именно за счёт этой энергии вырабатывается первичная, основная продукция экосистемы. Первичная про-

дуктивность экосистемы определяется как скорость, с которой лучистая энергия солнца преобразуется продуцентами в процессе фотосинтеза, накапливаясь в виде органических веществ.

Первичную продуктивность (Р) выражают в единицах синтезированной биомассы в единицу времени. Процесс производства органического вещества состоит из четырёх последовательных этапов, соответствующих различным типам продуктивности.

Валовая первичная продуктивность (РG) – это скорость накопления в процессе фотосинтеза органического вещества, включая ту его часть, которая расходуется на дыхание и процессы метаболизма самими растениями.

Чистая первичная продуктивность (РN) – это скорость накопления органического вещества в растительных тканях за вычетом той его части, которая использовалась растениями на дыхание и процессы метаболизма.

Вторичная продуктивность – скорость накопления органического вещества на уровне консументов. Данная характеристика обозначается через Р₂, Р₃ и так далее в зависимости от пищевого (трофического) уровня животного гетеротрофа.

Чистая продуктивность сообщества – скорость накопления органического вещества, которое не потреблено гетеротрофами: РN -- (Р₂ + Р₃ + Р₄ + ...).

В каждый конкретный момент времени чистая продуктивность сообщества выражается наличной биомассой, или урожаем на корню. Величина урожая в годовом цикле зависит от времени года: весной он минимален, а осенью достигает максимальных значений. Высокие скорости продуцирования органического вещества наблюдаются там, где физические и химические факторы среды весьма благоприятны для жизнедеятельности местных растений и животных. Кроме того, поступление энергии со стороны абиотических процессов, кроме солнечного излучения, снижает энергетические затраты организмов при потере тепла на дыхание. Например, энергия приливов увеличивает продуктивность прибрежных морских экосистем, замещая собой ту часть энергии, которая была израсходована на дыхание, т.к. приливная волна приносит новые пищевые компоненты, а в процессе отлива удаляются продукты метаболизма. В связи с этим, при оценке продуктивности экосистемы, необходимо учитывать как расходование энергии в процессе сбора урожая,

гибели части особей при неблагоприятных погодных условиях или по причине загрязнения их среды обитания, так и поступление энергии из различных источников, которое способно увеличить продуктивность, снижая потери энергии при дыхании.

При расчётах энергетического баланса экосистемы необходимо учитывать, что на первом трофическом уровне - уровне растений-продуцентов, поглощается до 50 % падающего света, в то время как переходит в энергию пищи от 1 до 5 %, т.е. эффективность ассимиляции энергии у растений очень низкая. Вторичная продукция на каждом трофическом уровне, соответствующем определённым звеньям пищевой цепи консументов, составляет около 10 % от предыдущей. Эффективность ассимиляции у растительноядных животных соответствует питательным свойствам их пищи: она может достигать 80 % – при поедании семян, 60 % – при поедании молодой листвы, от 30 до 40 % – более старых листьев и не более 20 % при поедании древесины. Одним из основных свойств экосистем является их изменчивость во времени, динамизм. Например, наблюдения за полем, на котором прекратились сельскохозяйственные работы, показывает, что пашню начинают последовательно завоёвывать сначала многолетние травы, затем кустарники и, наконец, деревья.

Изменения в экосистемах могут происходить под воздействием различных причин.

Различают аллогенные изменения, вызванные действием геологических и климатических сил, воздействующих на экосистему, и автогенные изменения, обусловленные воздействием процессов, происходящих в самой экосистеме, например конкурентной борьбой видов. Однако в большинстве случаев бывает затруднительно однозначно классифицировать причины наблюдающихся перемен.

Например, зарастание озера может быть обусловлено поступлением в водоём извне значительного количества органических веществ при эрозии почвы и разрушении рыхлых осадочных пород, а соответствующие изменения в видовом разнообразии фауны и флоры могут быть вызваны внутренними процессами, происходящими на фоне снижения межвидовой конкуренции за пищевые ресурсы.

Автогенное упорядоченное направленное развитие экосистемы, называют экологической сукцессией. Если сукцессия экосистемы начинается на участке который перед этим не был занят каким-либо

сообществом, например песчано-галечная поверхность образовавшаяся в результате обвала, процесс называется первичной сукцессией. Если же развитие экосистемы происходит на площади, которую ранее занимало некоторое сообщество, например, заброшенное поле или вырубка, то это будет являться вторичной сукцессией. Завершающим этапом любой сукцессии, является возникновение обновлённой стабильной экосистемы, в которой на единицу потока энергии приходится максимальная биомасса и максимальное количество межвидовых взаимодействий. Это состояние называется климакс.

Эволюция экосистем, в отличие от сукцессии, представляет собой длительный процесс их исторического развития. Характерной особенностью эволюционных процессов является их необратимость.

Литература:

Основная [4]- Т. 1 - Глава 2, 3; [4] - Т.2 - Глава 8; [5] - Глава 9;
Дополнительная [3]; [4].

Вопросы для самопроверки:

1. В чём сходство и различие между понятиями экосистема и биогеоценоз ?
2. Всякое ли сочетание живых организмов и абиотических условий можно назвать экосистемой?
3. Какие организмы принадлежат к автотрофам, а какие к гетеротрофам ?
4. Какие функциональные группы организмов входят в состав экосистемы ?
5. Что такое первичная и вторичная продуктивность ?
6. Как рассчитывается чистая продуктивность сообщества ?
7. Что называется первичной и вторичной сукцессией ?
8. В чём отличия сукцессионных преобразований экосистемы от её эволюции ?

Варианты тем контрольных работ

1. Исторические этапы развития естествознания и экологии.
2. Задачи и методы современной экологии.

3. Экологические факторы и их классификации.
4. Температура воды как экологический фактор.
5. Солнечный свет как экологический фактор.
6. Солёность воды как экологический фактор.
7. Содержание кислорода в воде как экологический фактор.
8. Взаимодействие экологических факторов.
9. Лимитирующее воздействие экологических факторов.
10. Биологические ритмы и их экологическое значение.
11. Типы пространственной структуры популяций.
12. Возрастная структура популяций.
13. Факторы динамики численности популяций рыб.
14. Типы динамики численности популяций.
15. Авторегуляция численности популяций .
16. Мутуализм как форма межвидовых контактов.
17. Математическое моделирование в экологии.
18. Первичная продукция водной экосистемы и факторы её определяющие.
19. Вторичная продукция водной экосистемы и факторы её определяющие.
20. Особенности морских экосистем полярных регионов Земли.
21. Особенности экосистемы Баренцева моря.
22. Особенности экосистемы Белого моря.
23. Особенности экосистемы Балтийского моря.
24. Особенности экосистемы Чёрного моря.
25. Особенности экосистемы Азовского моря.
26. Причины формирования биопродуктивной зоны в районе Перуанского апвеллинга.
27. Причины формирования биопродуктивной зоны в районе Канарского апвеллинга.
28. Особенности экосистем коралловых рифов.
29. Особенности экосистемы Ладожского озера.
30. Особенности биосферы как глобальной экосистемы Земли.

ЛИТЕРАТУРА

Основная

1. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. В 2 т. —

М.: Изд. Мир, 1989.

2. Гиляров А.М. Популяционная экология. – М.: Изд. МГУ, 1990.

3. Одум Ю. Основы экологии. – М.: Мир, 1975.

4. Одум Ю. Экология. В 2 т. – М.: Мир, 1986.

5. Чернова Н.М., Былова А.М. Общая экология. – М.: Изд. Дрофа, 2004.

Дополнительная

1. *Алимов А.Ф.* Введение в продукционную гидробиологию. – Л.: Гидрометеиздат, 1989.

2. *Бродский А.К.* Краткий курс общей экологии. 3-е издание – СПб.: Изд. ДЕАН, 1999.

3. *Будыко М.И.* Эволюция Биосферы. Л.: Гидрометеиздат, 1984.

4. *Вернадский В.И.* Биосфера // Избранные труды по биогеохимии. – М., 1967.

5. *Вернадский В.И.* Живое вещество. – М., 1978.

6. *Винберг Г.Г.* Зависимость скорости онтогенетического развития от температуры // Труды Зоол. ин-та, АН СССР, Т. 165, 1987.

7. *Горшков В.Г.* Физические и биологические основы устойчивости жизни. – М.: Произ.-изд. комбинат ВИНТИ, 1995.

8. *Дгебуадзе Ю.Ю.* Экологические закономерности изменчивости роста рыб. – М.: Изд. Наука, 2001.

9. *Дроздов В.В., Смирнов Н.П., Гасанова Э.Г.* Влияние солёности воды на структуру сообществ и формирование зон экотон в Балтийском море // Учёные записки РГГМУ, СПб.: изд. РГГМУ, 2006.

10. *Дроздов В.В., Смирнов Н.П.* Колебания климата и донные рыбы Балтийского моря. – Монография – СПб.: изд. РГГМУ, 2008. – 249 с.

11. *Константинов А.С.* Общая гидробиология. М.: Высшая школа, 1986.

12. *Корзухин М.Д., Семевский Ф.Н.* Синэкология леса. СПб.: Гидрометеиздат, 1992.

13. *Кушинг Д.Х.* Морская экология и рыболовство. – М.: Пищевая промышленность, 1979.

14. *Лархер В.* Экология растений. М.: Мир, 1978.

15. Методы определения продукции водных животных. Под ред. Г.Г. Винберга. – Минск, Изд. Высшая школа, 1968.

16. *Нетрусов А.И.* Экология микроорганизмов. М. Издательский центр «Академия», 2004.
17. *Никольский Г.В.* Экология рыб. М.: Высшая школа, 1974.
18. *Смирнов А.Н., Смирнов Н.П.* Колебания климата и биота Северной Атлантики. – СПб.: изд. РГГМУ, 1998.
19. *Хлебович В.В.* Критическая солёность биологических процессов. Л.: Изд. Наука, 1974.
20. *Шилин М.Б. Саранчова О.Л.* Полярная аквакультура. Монография – СПб.: изд. РГГМУ, 2005. – 172 с.

ДЛЯ ЗАМЕТОК

ДЛЯ ЗАМЕТОК

Учебное издание

Методические указания
по дисциплине
«Общая экология»

Составитель:

Владимир Владимирович Дроздов

Редактор

И.Г. Максимова

ЛР № 020309 от 30.12.96.

Подписано в печать 26.02.09. Формат 60 × 90^{1/16}. Печать офсетная.
Печ. л. 4,50. Тираж 200. Зак. № 7.

195196, СПб, Малоохтинский пр. 98. РГГМУ