

А.Б. РУЧИН

**КРАТКИЙ КУРС ЛЕКЦИЙ ПО ЭКОЛОГИИ
ПОПУЛЯЦИЙ И СООБЩЕСТВ**

САРАНСК
ИЗДАТЕЛЬСТВО МОРДОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
2006

УДК
ББК Е...
Р 921

Рецензенты:

кафедра зоологии и экологии Мордовского государственного
педагогического института имени М. Е. Евсевьева;
доктор биологических наук, профессор,
Заслуженный деятель науки РФ *Г. В. Шляхтин*
(Саратовский государственный университет)

Ручин А.Б. Краткий курс лекций по экологии популяций и сообществ. –
Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2005. – 88 с.

В пособии изложено краткое содержание курса лекций по предмету «Экология популяций и сообществ». Цель пособия – изучить основные понятия, используемые в экологии растений и животных, облегчить восприятие учебного материала и самостоятельно изучить основные проблемы и вопросы биоэкологии микроорганизмов, растений и животных. Предназначено для студентов очной и заочной форм обучения специальности «Биоэкология». Пособие может быть использовано студентами других специальностей биологического профиля, а также любителями природы.

Печатается по решению научно-методического совета Мордовского государственного университета имени Н.П. Огарева.

УДК
ББК Е.....

© А.Б. Ручин, 2006

ПРЕДИСЛОВИЕ

Экология популяций и сообществ – одна из молодых ветвей экологической науки. За последние годы было опубликовано достаточное количество учебников и пособий по экологии. К ним относятся как отечественные издания (Т.К. Горышиной, Н.М. Черновой, А.М. Гилярова, Т.А. Работнова, А.В. Яблокова, И.А. Шилова и др.), так и некоторое количество переводных (Р. Риклефса, Э. Пианки, М. Бигона, Ю. Одума, Р. Уиттекера), которые создавались специально для биологических специальностей и которые можно назвать классическими, не говоря уже о многочисленных учебниках по экологии для других специальностей, не имеющих прямого отношения к биологии. Несмотря на то, что фактические данные о различных характеристиках популяций и сообществ можно найти в любой из указанных работ, специализированная учебная литература именно по данному курсу отсутствует. В современном мире изменение состояния окружающей среды, снижение биоразнообразия, угроза экосистемам требуют изучения отдельных биоценозов и самих экосистем в целом. В связи с этим нам представлялось целесообразным поделиться опытом чтения лекций по данному курсу, который автор пособия разработал и читает в Мордовском университете на протяжении нескольких лет. Этот курс разработан на основе указанных выше обобщающих и фундаментальных сводок и снабжен разнообразными примерами из работ последних лет.

Основная цель изучения курса «Экология популяций и сообществ», который входит в федеральный компонент специальности «Биоэкология» (блок специальных дисциплин) – получение полного представления об экологических связях в популяциях, взаимосвязи в биологических системах, о динамике и саморегуляции популяций и биоценозов, основных методах их изучения и способах моделирования. В данном пособии изложен материал, соответствующий программе дисциплины (Смуров, 2001).

РАЗДЕЛ 1. ЭКОЛОГИЯ ПОПУЛЯЦИЙ (ДЕМЭКОЛОГИЯ)

§ 1. Понятие о популяции. Исторические сведения

Особи любого вида живых организмов распределены в пределах ареала неравномерно. Практически все исследования указывают на «островное» распределение групп особей, т.е. участки с относительно высокой встречаемостью особей данного вида чередуются с участками с низкой плотностью. Такие своеобразные «центры» плотности и являются, по сути, популяциями. Популяции в биологии занимают особое место: это природное явление, с которым связано реальное существование любых видов, они элементарная форма существования видов в природе. Впервые понятие о популяции было сформулировано В. Иогансеном (1903): индивиды любого вида живого всегда представлены в природной среде не изолированными отдельностями, а только их определенным образом организованными совокупностями.

В 1966 г. терминологической комиссией Варшавского совещания было принято следующее определение популяции – это группа совместно обитающих особей вида, объединяемых единством жизнедеятельности. Оно может рассматриваться в качестве самого общего, рабочего, но не принципиального (Шилов, 1967). Согласно такому определению популяцией можно назвать любую колонию грызунов, прайд львов, культуру инфузорий в банке и т.д. Как мы впоследствии увидим, далеко не каждая совместно обитающая группа организмов может рассматриваться как популяция.

Популяция – это совокупность особей определенного вида, в течение длительного времени (большого числа поколений) населяющих определенное пространство, внутри которого практически осуществляется та или иная степень панмиксии и нет заметных изоляционных барьеров, которая отделена от соседних таких же совокупностей особей данного вида той или иной степенью давления тех или иных форм изоляции (Тимофеев-Ресовский и др., 1973: С. 40).

Популяция – это минимальная самовоспроизводящаяся группа особей одного вида, на протяжении эволюционно длительного времени населяющая определенное пространство, образующая самостоятельную генетическую систему и формирующая собственное экологическое гиперпространство (Яблоков, 1987: С. 150)

§ 2. Популяционная структура вида

Вид может обладать очень простой популяционной структурой, например в случае малочисленных, часто реликтовых видов, живущих немногими или в крайнем случае единственной популяцией на ограниченной территории. Примером может служить гигантская наземная черепаха, обитающая на острове Альбада в северной части Мозамбикского пролива и насчитывающая 80000 особей. Чешуйчатый крохаль *Mergus squamatus* обладает узким ареалом, охва-

тывающим Уссурийский край до 49⁰ с.ш. Гнездится этот вид по горным речкам и образует единую видовую популяцию. Гораздо чаще вид обладает сложной популяционной структурой и представляет собой видовой комплекс популяций, занимающих в некоторых случаях огромный географический ареал. Чем обширнее ареал, тем разнообразнее его экологическое расчленение, чем мельче и менее подвижен данный вид, тем сложнее расчленен образуемый им комплекс популяций, тем сложнее пространственная структура этого комплекса.

Благодаря приспособлению к местным условиям среды обитания складываются территориальные формы, разделение функций ведет к появлению половых групп, расхождение в разные экологические ниши приводит к образованию биологических рас. Среди территориальных группировок самые крупные – подвиды. Они могут распадаться на географические популяции, каждая из которых населяет определенный тип ландшафта, отличающийся некоторыми климатическими особенностями. Географические популяции распадаются на экологические популяции, образующие поселения животных в определенных биотопах. Наконец, экологическую популяцию, или население одного биотопа, если он неоднороден, можно расчленить на еще более мелкие группы, заселяющие элементы мозаичного ландшафта – элементарные популяции. Каждая из популяций состоит из различных генераций (возрастная структура), имеет определенную половую, этологическую и генетическую структуры. Все эти формы увеличивают биологическое разнообразие и полиморфизм внутри вида, усложняют его и, как следствие, обогащают его взаимодействие со средой обитания.

Подвид. Это таксономическая категория, но одновременно это крупная территориальная группировка общего видового населения, освоившая географическое пространство ареала и адаптированная к основным экологическим факторам. С таксономических позиций *подвид* рассматривается как совокупность географических (реже экологических или геохронологических) обособленных популяций вида, в которых большинство (75%) особей отличаются одним или несколькими признаками (обычно морфологическими) от особей других популяций того же вида. С экологических позиций *подвид* можно рассматривать как совокупность особей, населяющих географически однородную часть видового ареала и отличающихся устойчивыми морфологическими признаками от особей других подвидов. Обычно подвиды хорошо отграничены друг от друга какими-либо значительными преградами (реками, горами, степями и т.п.). Это означает, что они достаточно давно репродуктивно изолированы от других подобных совокупностей.

Географические популяции. В процессе однонаправленного приспособления особей к конкретным условиям среды того или иного района в пределах ареала подвида возникают группировки географического масштаба, которые обычно мало различаются по морфологическим характеристикам от близких популяций, хотя могут иметь и другие отличительные особенности (физиологические, этологические и т.п.). Такие группировки принято называть *географическими популяциями* – это совокупности особей одного вида (или подвида), населяющие территорию с однородными условиями существования и обла-

дающие общим морфологическим типом и единым ритмом жизненных явлений и динамики населения. Отсутствие четких отличий по морфологическим признакам между популяциями свидетельствует о более поздней репродуктивной изоляции. Многие изменения могут возникнуть благодаря «эффекту основателя», возникающему при отсутствии обмена генетической информацией, отбору применительно к местным условиям, а также случайному возникновению адаптивных мутаций в удаленных друг от друга популяциях. Площадь территории, занимаемой географической популяцией, как и подвидов, зависит от особенностей вида и заселенной территории.

У насекомых известны относительно редкие случаи, например у некоторых наездников-яйцеедов, когда особи в пределах одного биотопа отличаются друг от друга примерно в такой же степени, как представители разных географических популяций. Подобное отклонение от общего правила, по-видимому, связано с резкими нарушениями панмиксии, т.е. практически отсутствует возможность свободного скрещивания между особями.

Экологические популяции – это население одного типа местообитания, характеризующееся общим ритмом биологических процессов и характером образа жизни. Это мелкие территориальные группировки, обладающие свойством целостности. Они возникают в силу наличия в пределах зон сходного благоприятствования мелких, но существенных отличий в особенностях мезо- и микроклимата, рельефа, гидрологического режима и т.п. В порядке приспособления к этим особенностям у всех особей, занимающих данное место обитания, формируется единый тип физиологических реакций, биоритмов и общего образа жизни. Эти признаки объединяют представителей данной экологической популяции и отличают их от других группировок того же ранга.

Популяции сибирского шелкопряда *Dendrolimus superanus sibiricus* отличаются в предпочтении определенного вида пищи: одни связаны с лиственницей, другие – с кедром, третьи – с пихтой. Такие экологические популяции отличаются темпами и сроками размножения, размерами, плодовитостью, выбором местообитаний, циклами развития, годами массового лета. Популяция одуванчикового долгоносика *Ceuthorrhynchus optator* на южном склоне развивается быстрее, чем на северном, в силу чего скрещивание между этими популяциями может и не происходить.

Экологические популяции, в свою очередь, распадаются на ряд отдельных группировок особей, которые обозначаются как элементарные популяции (Н.П. Наумов), субпопуляции (С.С. Шварц), локальные или местные популяции (К.М. Завадский) и т.п. Такие популяции образуются в определенных стациях в одном биотопе и обычно не имеют устойчивых морфологических различий. Они в ряде случаев тоже обладают определенной спецификой, но их масштабы не обеспечивают устойчивое воспроизводство в данных экологических условиях; группировки такого масштаба представляют собой составные функциональные части популяции.

Биологические расы – это группы особей одного вида, отличающиеся характером питания, т.е. занимающие разные пищевые ниши или живущие совместно, но размножающиеся в разные сроки. Как правило, особи таких групп

генетически не полностью изолированы друг от друга. Возникновение биологических рас путем расхождения экологических ниш – один из путей симпатрической и парapatрической дивергенции видов.

Хорошим примером экологических рас является наличие озимых и яровых рас у разных рыб из семейств лососевых и осетровых. Озимая раса для созревания половых продуктов заходит на размножение из моря в реки осенью, зимует там и размножается следующей весной, яровая входит в реки весной и нерестится в этом же году (Никольский, 1974).

Популяционная структура вида у растений. Изложенные выше аспекты структуры вида у животных вполне приложимы и к растениям. Однако изучены не столь подробно. Объясняется это биологической спецификой растений (ведь они представлены прикрепленными формами), историческими особенностями развития популяционных подходов в ботанике, а также сравнительно недавним возникновением и развитием популяционной экологии растений. В фитоценологии принят термин «*ценопопуляция*» – это совокупность всех особей вида в соответствующем фитоценозе (биоценозе), форма его приспособления к обитанию в данных условиях (Работнов, 1978). Прикрепленный образ жизни растений ставит проблему внутривидовых единиц. В случае животных таковой является особь. У растений же в качестве структурных элементов ценопопуляции могут выступать не только особи семенного происхождения, но и особи вегетативного происхождения, клоны (совокупность особей вегетативного происхождения) и даже часть особи (фитомер, побег, лист).

Приведем систему внутривидовых экологических групп по Т.К. Горышиной (1979). В пределах ареалов широко распространенных видов изменяются климатические условия (приход солнечной радиации, длина дня, длина вегетационного сезона, его обеспеченность теплом и т.д.). В сравнительно небольших районах разные группы растений одного и того же вида могут оказаться на разных элементах рельефа, различных почвах, в составе различных растительных сообществ (например, на лугу или на опушке леса, в кустарниковых зарослях). К этой пространственной неоднородности экологических условий следует добавить еще их регулярную временную и случайную изменчивость (паводки в пойме, смена освещенности под пологом лиственных лесов, пожары, вредители и т.п.). Продолжительное существование популяций вида в различающихся местообитаниях приводит к формированию внутри вида наследственных групп, приуроченных и приспособленных к определенным условиям, – *экотипов*.

В пределах территории, занятой экотипом, выделяют его отдельные ценопопуляции – относительно обособленные поселения особей, занимающие определенные территории и способные к самовоспроизведению. Кроме территориальной обособленности ценопопуляции различаются составом и соотношением разных биотипов. Биотип – низшая элементарная внутривидовая единица, объединяющая всех генотипически однородных особей вида, т.е. группа особей, отличающаяся от другой группы хотя бы одной мутацией. Соответственно, такая группа может быть клоном, происходящим от одного растения. Иногда в пределах ценопопуляции выделяют отдельные экоэлементы. Этим термином обозначают группу биотипов с общими приспособительными свой-

ствами, но территориально не обособленную, а произрастающую в популяции вместе с другими экоэлементами. Имея нерасщепляющийся комплекс признаков, наследуемый как единое целое, экоэлементы способны обособляться из популяции в соответствующих местообитаниях и образовывать самостоятельные экотипы. Они представляют первичный материал для отбора – зачатки экотипов. Необходимое условие процесса обособления разных экоэлементов – любой вид изоляции (биологической, физиологической, генетической). Пример биологической изоляции – разновременное сезонное положение фенологических фаз, в частности, разные сроки цветения групп особей, которые делают невозможным перекрестное опыление у этих групп. В результате в одной и той же популяции могут возникнуть «фенологические формы», «фенологические расы».

§ 3. Популяция, эволюция, уровни жизни

По образному выражению Э. Майра (1974) «особь – это недолговечный сосуд, в котором временно хранится небольшая часть генофонда». Имеется в виду, что особь может благодаря мутациям привнести в генофонд один или два новых гена. Если особь обладает особенно жизнеспособной и продуктивной комбинацией генов в генофонде, но в целом ее вклад будет очень мал по сравнению с общим содержанием генофонда. Именно существующая популяция временно олицетворяет и представляет генофонд в видимой форме. Именно в популяциях гены взаимодействуют в многочисленных комбинациях. Здесь проходят испытания новые гены и новые комбинации генов. Длительное взаимодействие генов в генофонде обеспечивает степень интеграции, позволяющую популяции выступать в качестве основной единицы эволюции.

Ниже мы узнаем, что популяция обладает способностью изменяться во времени. Этот динамический аспект популяции имеет очень большое биологическое значение. Т. Добржанский определил эволюцию как «изменение генетического состава популяции». В популяции действуют все 4 элементарных эволюционных фактора: мутационный процесс, колебания численности (популяционные волны), изоляция и естественный отбор. При этом два первых из них оказываются факторами-«поставщиками» элементарного эволюционного материала, изоляция – фактором-«усилителем» возникающих генетических различий, а естественный отбор – единственным фактором, формирующим адаптации (Яблоков, 1987).

Сложность представления о популяции определяется двойственностью ее положения в рядах иерархически соподчиненных биологических систем, которые отражают различные уровни организации живой материи. С одной стороны, популяция включается в генетико-эволюционный ряд, отражающий филогенез таксонов разного уровня:

организм → популяция → вид → род → ... → царство

В данном случае популяция выступает как форма существования вида и ее основная функция заключается в обеспечении устойчивого выживания и воспроизведения вида в конкретных условиях. Т.е. популяция в этом ряду выступает как элементарная единица преобразования вида (Шилов, 1998).

С другой стороны, популяция находится в конкретных экологических условиях и вступает в самые разнообразные взаимоотношения с популяциями других видов, т.е. всегда включена в состав конкретного биогеоценоза. В этом плане популяция отражается в функционально-энергетическом ряду различных уровней организации жизни:

организм → популяция → биогеоценоз → биосфера

Последний подход отражает экологический аспект в изучении популяции. Здесь они выступают в качестве функциональных субсистем конкретного биоценоза, их функция заключается в участии в трофических цепях, что определяется видоспецифическим типом обмена. Устойчивое выполнение этой функции основывается на адаптационных возможностях популяции, способности к поддержанию гомеостаза, вследствие чего обеспечивается участие вида в круговороте веществ.

§ 4. Популяционный ареал вида

Всякая популяция занимает определенное положение в пространстве. Однако структурированность свойственна не только отдельным популяциям, но и виду в целом. *Ареал* – часть территории или акватории земного шара, на которой постоянно встречаются популяции определенного вида или другого таксона живых организмов или сообщества.

Существует несколько классификаций типов ареалов. Однако для удобства мы ограничимся классификацией по форме. Различают *сплошные* и *дизъюнктивные* ареалы. Форма сплошного ареала объясняется наличием одинаковых условий среды на всем протяжении. Сплошные ареалы могут различаться по занимаемой площади. Например, древняя рептилия – гаттерия обитает только в Новой Зеландии и на близлежащих небольших островах. Мамонтово дерево, или секвойдендрон гигантский, распространен только в небольшом районе в юго-западной части Северной Америки. С другой стороны, ареал боярышницы занимает огромную территорию в Европе и Азии, обыкновенная сорока обитает на значительной площади внетропической Азии. Сплошной ареал характерен для маслины, березы и многих других растений.

Особым типом сплошных ареалов являются *ленточные*, где отдельные участки территории, занятые каким-либо видом, вытянуты в виде лент. Обычно такой тип встречается у видов, распространенных в поймах рек, по их террасам или непосредственно в реках. Например, многие пресноводные виды рыб (осетровые рода *Pseudoscaphirrhynchus* обитают только в Сырдарье и Амударье), ряд видов околотовных животных обладают именно таким типом ареала.

Подбел встречается вдоль пойм по песчаным наносам, на песчаных террасах встречается смолевка. Сплошные ареалы нередко на своих границах переходят в ленточные.

О дизъюнктивных ареалах говорят в том случае, когда отдельные части территории либо акватории обособлены друг от друга в такой степени, что никакая связь между заселяющими их популяциями вида невозможна. Характер изоляции бывает различным. При этом необязательно, чтобы ареал прерывался непреодолимыми преградами (суша, море, широкие реки и т.п.). Нередко видимых препятствий не существует, условия среды кажутся благоприятными для обитания вида, но разрыв существует и не наблюдается тенденции к соединению отдельных частей.

Часто ареал вида в основном сплошной, но некоторая часть местонахождений все-таки обособлена от него. Хорошим примером может служить ареал карликового таежного кустарничка – линнеи *Linnaea borealis*. Это вид в основном распространен сплошь в умеренной зоне Европы и Азии. Обособленные части ее ареала встречаются в различных других местах (Кавказ, Франция, Приморский край др.), оторванных от основной части. В таком случае говорят об *островном* ареале.

Особо следует сказать о *видах-космополитах*. Такие виды распространены по всему земному шару. Подобные всесветные ареалы характерны для морских животных, таких, как кашалот, дельфин *Grampus griseus*, касатка *Orcinus orca*. Из наземных животных космополитами стали различные синантропные виды: некоторые насекомые, мышевидные грызуны и др. По аналогии с животными всесветными ареалами обладают водные растения, что можно объяснить большой однородностью воды, как среды обитания, и более легкими способами расселения. К ним можно отнести тростник, частуху, некоторые рдесты и др. Обширные ареалы имеют элодея канадская (*Elodea canadensis*), ряска малая (*Lemna minor*). Из наземных растений к космополитам относятся некоторые сорные виды – мокрица, осот, крапива, одуванчик и т.д. К ним можно отнести и такие виды, как мелколепестник канадский (*Erigeron canadensis*), пастушья сумка (*Capsella bursa-pastoris*) и ряд других. Одна из главных причин столь широкого распространения этих видов заключается в том, что сорняки развиваются на нарушенных местообитаниях, где резко ослаблена конкуренция между растениями.

§ 5. Показатели популяций

Являясь групповым объединением особей, популяции обладают рядом специфических показателей, которые не присущи каждой отдельно взятой особи. При этом выделяют две группы количественных показателей: статистические и динамические. Состояние популяции на данный момент времени характеризуют *статические показатели* (численность и плотность). *Динамические характеристики* – это величины, оценивающие интенсивность проходящих в них процессов (рождаемость, смертность, прирост, темпы прироста и др.). Не-

обходимо подчеркнуть, что сами по себе статические показатели постоянством не отличаются. Во времени они меняются, иногда даже очень значительно.

Численность – это общее количество особей на выделяемой территории или в данном объеме. Этот показатель никогда не бывает постоянным, он зависит от соотношения интенсивности размножения (плодовитости) и смертности. Оценить общую численность природной популяции всегда довольно сложно, но в редких случаях возможно, когда речь идет о крупных и хорошо заметных организмах.

Плотность – число особей (или биомасса) на единицу площади или объема занимаемого популяцией пространства. Плотность популяции также изменчива, она зависит от численности. В случае возрастания последней плотность популяции не увеличивается лишь в том случае, если возможно расширение ареала. Иногда бывает важно различать *среднюю плотность* – численность (или биомасса) на единицу всего пространства, и *удельную* (=экологическую) плотность – численность (или биомасса) на единицу обитаемого пространства.

Рождаемость – число новых особей, появившихся за единицу времени в результате размножения. Рождаемость по определению может быть величиной положительной или равной нулю. Она характеризуется биотическим потенциалом (см. ниже), представляющим собой скорость, с которой при непрерывном размножении (возможном только теоретически при идеальных экологических условиях существования) особи определенного вида могут покрыть земной шар равномерным слоем. Этот важнейший, но условный, показатель имеет самые различные значения. Так, для слонов он равен 0,3 м/с, а для бактерий – сотни метров/с. Например, одуванчик менее чем за 10 лет способен заселить Землю. *Максимальная рождаемость* – это теоретический максимум скорости образования новых особей в идеальных условиях (когда размножение сдерживается только физиологическими факторами). Эта величина постоянна для данной популяции. *Экологическая рождаемость* – обозначает увеличение численности популяции при фактических или специфических условиях среды. Эта величина может варьировать в зависимости от размерно-возрастного состава популяции, от абиотических факторов.

Смертность – число погибших в популяции особей в определенный отрезок времени. Подобно рождаемости, она изменяется в зависимости от условий среды обитания, возраста и состава популяции. Смертность выражается в процентах к начальной или чаще к средней ее величине. *Экологическая смертность* (=реальная) – это гибель особей в данных условиях среды. Эта величина, как и экологическая рождаемость, непостоянна и изменяется в зависимости от условий среды и состояния самой популяции. *Минимальная смертность* – величина, которая постоянна для конкретной популяции и представляет собой гибель особей в идеальных условиях.

Прирост популяции – разница между рождаемостью и смертностью. Прирост может быть положительным, нулевым или отрицательным.

Темп роста популяции – средний прирост ее за единицу времени. Изменения темпов роста популяции могут сильно различаться. Например, в одном случае темп роста сначала высок и стабилен, независимо от нарастающей плот-

ности. При достижении определенной плотности он падает до нуля. Это свидетельствует о снижении воспроизводства в популяции. В природе такая ситуация возникает при захвате популяциями организмов новых мест обитания. Более подробная характеристика динамики популяций будет дана в соответствующей главе.

§ 6. Структура популяций

6.1. Половая структура

Половое размножение встречается у подавляющего большинства организмов. Правда, существует целый ряд растений и беспозвоночных животных, использующих его очень редко. Половой процесс позволяет генам в каждом поколении перемешиваться и образовывать разные сочетания (Пианка, 1981). Чем выше степень генетической разнородности популяции, тем быстрее и полнее приспосабливается популяция к изменению условий среды.

Половая структура определяется *первичным* (при возникновении зигот), *вторичным* (у новорожденных, независимо от способа «рождения») и *третичным* (к моменту наступления половой зрелости) соотношением полов. Общепринято, что *половая структура* – это соотношение мужских и женских особей в разных возрастных группах. Разумеется, вопрос о соотношении полов в популяции возможен только в том случае, если речь идет о наличии разнополых особей. Таким образом, определенной половой структурой обладают популяции большинства животных, двудомных растений и, в несколько завуалированной форме, однодомные растения с раздельнополыми цветками. А как быть с вопросом о половой структуре агамных гермафродитных и партеногенетических форм? Оказывается, что и у этих видов обнаруживаются своеобразные формы полового процесса, для гермафродитов облигатное самооплодотворение, скорее редкое исключение, чем правило, а для многих партеногенетических форм все чаще описываются популяции с наличием самцов.

Первичное соотношение полов определяется сочетанием половых хромосом в процессе мейоза и обычно бывает близким 1:1. Крайним случаем первичного определения пола, при котором возникает единственный пол – женский, являются партеногенетические формы. Существует большое число партеногенетических видов, все популяции которых содержат только самок. Особый интерес представляют виды, представленные как партеногенетическими, так и двуполыми формами (например, различные популяции бабочек-мешочниц *Solenobia triquetrella*, цикадок *Muellerianella*, жука *Ptinus latro*, кузнечиков *Warrenabata virgo* и долгоносиков *Otiorrhynchus scaber* и др.). Отдельные бессамцовые (партеногенетические или гиногенетические) популяции, а иногда и целиком виды, встречаются и во многих других группах животных. Например, известны такие виды у планарий (*Dugesia gonoccephala*). Комплекс у рыб из рода щиповок *Cobitis* складывается из двух диплоидных ($2n=48$, $2n=50$), одной триплоидной ($3n=74$) и двух тетраплоидных ($4n=99$, $4n=98$) форм (Васильев и др., 1993). Давно известен факт наличия триплоидных гиногенетических популяций

серебряного карася. Однако во многих местах, особенно это касается Европы, в таких популяциях появляются и самцы, причем в довольно разных соотношениях.

При вегетативном размножении возможна и противоположная ситуация – популяции, состоящие исключительно из мужских особей. Например, белокопытник *Petasites hybridus* встречается практически по всей территории Англии, однако только в центральной и южной частях ареала популяции этого вида состоят из особей обоих полов. По всей остальной территории популяции белокопытника на 100% состоят из мужских особей. Есть также некоторое количество видов – облигатных гермафродитов (у растений – самоопылителей), для которых практически невозможно говорить о соотношении полов.

Известны случаи *аррентокии* у насекомых – это один из типов факультативного партеногенеза, когда из неоплодотворенных яиц выводятся только самцы. Соотношение полов в этом случае будет зависеть, с одной стороны, от наличия самцов родительского поколения и их активности, с другой – от поведения самок, которые после спаривания могут откладывать неоплодотворенные яйца. С аррентокией связаны также сезонные изменения соотношения полов. Так, у перепончатокрылого насекомого *Encyrtus infidus* соотношение полов весной близко к 1:1, а летом преобладают самки (2,7:1).

В не менее широких пределах, чем первичное, может варьировать и вторичное соотношение. При этом оказывается, что на него могут влиять различные экологические факторы. Например, у растения *Arisaema japonica* решающим фактором в определении пола является масса клубней: только самые крупные клубни дают женские растения. Известный пример – *Bonelia viridis*: личинка развивается в самку, если после периода свободной жизни она оседает на дно; если же ей удастся прикрепиться к другой уже взрослой самке, то из нее образуется самец (паразитирующий в половых путях самки).

У некоторых рыб известны случаи гормональной инверсии пола, например, когда для одних популяций характерна гетерогаметность самок или самцов, а для других – гомогаметность. В популяциях гумбузии *Gambusia affinis* гомо- и гетерогаметными оказываются самки, а в популяциях *Fundulus parvipinnis* – самцы (Васильев, 1985).

Разнообразие первичного и вторичного соотношения полов однозначно говорит о неизбежности и третичного соотношения – числа мужских и женских особей среди половозрелых, размножающихся особей. Огромное число фактов подтверждает это положение. Однако в некоторых случаях говорить о третичном соотношении полов довольно затруднительно. Так, известны примеры *неотении*. При этом могут размножаться физически незрелые особи, как это имеет место у мексиканской амбистомы. Другими примерами являются случаи *недогенеза* у насекомых. Этот особый вид партеногенеза был открыт русским ученым Н. Вагнером (1862) у комаров-галлиц (Itonididae). У этих комаров из яиц выходят личинки, в которых развиваются яичники. Без какого-либо оплодотворения в яичниках оказывается от 7 до 30 личинок следующего поколения, которые затем поедают изнутри тело материнской личинки и далее живут свободно. Такое размножение повторяется в неограниченном числе поколений, но при

неблагоприятных условиях, когда возникает необходимость поиска нового субстрата, педогенез прекращается, личинки окукливаются и появляются взрослые самки и самцы.

В природе распространено явление *циломорфоза*, при котором отдельные поколения обоеполюх особей сменяются партеногенетическими. Особенно широко это распространено среди тлей. В общем виде цикломорфоз выглядит следующим образом. Из оплодотворенного зимующего яйца выходит самка-основательница. Она дает начало многим партеногенетическим поколениям. Тли этих поколений обычно бескрылы, однако при повышенной скученности колонии на растении и плохом питании появляются отдельные партеногенетические крылатые тли, заселяющие новые растения. В конце лета под влиянием короткого фотопериода партеногенетические самки-полоноски производят самцов и самок и каждая оплодотворенная самка откладывает одно зимующее яйцо. Тли-полоноски обычно бывают крылатыми, иногда крылаты и самцы. Появление полового поколения приурочено к концу лета, т.е. ко времени расцвета популяции, когда существенно облегчается встреча полов. По-видимому, значительная часть яиц погибает, весной численность тлей низка и половой процесс в это время года был бы очень затруднен. При этом «включающийся» половой процесс служит в качестве препятствия вредным мутациям. У разных видов тлей наблюдаются переходы от циклического партеногенеза к постоянному. Такие изменения связаны обычно либо с выпадением из местной флоры растения, на котором поселяется самка-полоношка (сезонная смена хозяев типична для тлей), либо с заселением тлями нового района, где это растение отсутствует. Цикломорфоз характерен и для орехотворок. Причем в данном случае партеногенетические самки и половое поколение настолько отличаются друг от друга по морфологии, что их раньше относили к разным родам.

Вариации в соотношении полов имеют большое экологическое значение. В популяциях, находящихся в состоянии депрессии, целесообразно выживание, прежде всего именно самцов, несущих ту же часть генофонда, что и самки, но требующих для своего развития меньше питания. Кроме того, самцы обычно отличаются большей способностью к миграциям (особенно это касается насекомых) и, следовательно, имеют возможность найти более благоприятные условия.

6.2. Возрастная структура

Каждая особь входит не только в пространственную структуру, но и всегда оказывается членом временной группировки – поколения, приплода, возрастной группы. Поэтому неизбежно, что каждая популяция должна обладать какой-то возрастной структурой.

Возрастная структура популяции отражает такие важные процессы, как интенсивность воспроизведения, уровень смертности, скорость смены поколений. Возрастная структура зависит от генетических особенностей вида, которые могут по-разному реализоваться в зависимости от конкретных условий существования отдельных популяций. С возрастом могут происходить значительные изменения в среде обитания особей, типа питания и т.п. Наиболее яркими при-

мерами являются чрезвычайно резкие смены стадий развития в онтогенезе насекомых (гусеницы и бабочки) и земноводных (головастики и лягушки). Возрастные изменения в популяции существенно усиливают ее экологическую неоднородность. При этом повышается вероятность того, что при сильных отклонениях от нормы в популяции сохранится хотя бы часть жизнеспособных особей и она сможет продолжить свое существование.

Возрастная структура может быть выражена разными способами (Яблочков, 1987): 1) соотношением групп особей разного возраста (т. н. «возрастные пирамиды»); 2) соотношением разных поколений, приплодов и возрастных групп; 3) соотношением длительности предрепродукционного, репродукционного и пострепродукционного периодов; 4) характером роста особей.

Для начала приведем определение указанных терминов. *Поколение* (генерация) – все непосредственное потомство особей, появившихся на свет на протяжении одного цикла размножения (у однократно размножающихся видов) или всего репродуктивного периода (у видов с неоднократным размножением на протяжении жизни). При этом продолжительность соответствует среднему репродуктивному возрасту, характерному для данной популяции. *Приплод* (посев) – одновременно родившиеся особи от определенной совокупности родителей. Одна группа родителей может иметь несколько приплодов на протяжении одного или нескольких сезонов размножения. Приплод определенной пары родителей у живородящих животных – *помет*. *Возрастная группа* – группа особей одинакового (астрономического или физиологического) возраста. В разных группах организмов определяется с разной точностью («молодые», «старые», «сеголетки», «годовики», личинки, имаго и т.д.).

Возрастные пирамиды.

В нормальной, устойчиво существующей популяции число молодых всегда больше, чем число особей старшего возраста. Возрастные пирамиды, отражая дифференцированную по возрастам смертность особей в популяции, оказываются подвижными характеристиками, изменяющимися даже в одной популяции на протяжении сравнительно коротких периодов времени. У некоторых видов в связи с циклическим характером проявления и флуктуациями численности отдельных поколений возрастные пирамиды могут принимать довольно необычную форму. Например, в популяции атлантической сельди на общую численность оказало влияние число вспышек поколений в 1904, 1918, 1950 гг. Возрастной состав трески из Баренцевого моря также различался по годам. Кроме того, наблюдалось изменение этого показателя в популяции трески по сезонам. У оленей *Odocoileus hemionus* и муфлонов, которые служат объектами охоты, пирамиды возрастов в популяциях могут изменяться по воле человека.

Соотношение разных поколений, приплодов и возрастных групп.

Известны разные варианты таких соотношений.

а) Поколение состоит из особей одного приплода. Это характерно для большинства однократно размножающихся (и одновременно созревающих) однолетних растений и насекомых. Этот же вариант типичен и для тех долгоживущих видов, у которых в данный период размножаются особи только одного

поколения (например, у майского жука, бычков, бамбуков), которые после размножения гибнут. В этих случаях понятия «поколение» и «приплод» совпадают. Типичным примером являются дальневосточные лососи рода *Oncorhynchus*. Достигшие половой зрелости рыбы входят в реки, достигают нерестилищ и выметывают икру. Через несколько месяцев после прохождения ряда стадий («серебрянка», покатник) мальки скатываются в море, растут и по достижении половой зрелости вновь входят в реки, где нерестятся. При этом нерест происходит только один раз в жизни.

б) Поколение состоит из особей разных приплодов. Это характерно для многих грызунов. Например, у землероек рода *Sorex* перезимовавшие особи весной производят 2–3 приплода. Взрослые особи вскоре полностью вымирают, и осенью популяции состоят лишь из неполовозрелых особей этих приплодов. К весне эти особи достигают половой зрелости, и цикл повторяется.

в) Приплод состоит из особей разных поколений. Это типично для тех мелких и быстросозревающих млекопитающих, которые несколько раз в год могут приносить потомство (т.е. давать несколько приплодов). Молодые животные из первого приплода через короткое время могут вступать в размножение наряду со старыми особями. В этом случае последние приплоды в сезон размножения формально будут состоять из особей, принадлежащим к двум поколениям.

г) Возрастная группа состоит из особей нескольких поколений. Например, у полевки-экономки *Microtus oeconomus* в популяциях на северной границе ареала осенний приплод (т.е. одна и та же возрастная группа) состоит из особей двух поколений. Такое положение типично для всех долгоживущих млекопитающих со сложной возрастной структурой популяций. Например, у многих оленей популяции в любое время года включают около десятка возрастных групп, причем как в группу старых, не участвующих в размножении животных, так и в основную группу размножающихся взрослых животных, могут входить особи двух-трех последовательных поколений. То же характерно для других млекопитающих, а также для множества долгоживущих видов в других группах животных и растений.

Репродукционный возраст.

Определенные черты возрастной структуры отражаются в соотношении средней длительности предрепродукционного (до вступления в размножение), репродукционного и пострепродукционного периодов, характерных для данной популяции. Репродукционный возраст у некоторых видов оказывается динамической характеристикой, меняющийся от популяции к популяции. Но и внутри популяции находятся особи, резко различающиеся по этому показателю. Примером является неотения – способность размножаться половым путем в личиночном возрасте. Неотения широко распространена у хвостатых земноводных. В типичном виде она проявляется у мексиканской амбистомы, некоторые горные популяции которой в Мексике размножаются исключительно этим путем.

Можно сделать несколько выводов. Во-первых, возрастной состав популяции зависит от ряда факторов: времени достижения половой зрелости; общей продолжительности жизни; длительности периода размножения; продолжи-

тельности поколения; частоты приплодов; характера смертности в разных возрастных и половых группах; типа динамики численности. Во-вторых, поскольку все эти факторы могут различаться для разных популяций внутри вида, то возрастная структура оказывается неустойчивой, динамичной характеристикой популяции.

6.3. Пространственная структура

Пространственная структура – это характер распределения в популяционном ареале отдельных особей и их группировок. Различают три основных типа распределения особей в популяциях: равномерное (более регулярное, или чрезмерное рассеяние); случайное; групповое (сгущенное, нерегулярное и неслучайное).

Изредка в природе встречается почти равномерное распространение особей на занимаемой территории. В идеале оно характеризуется равным удалением каждой особи от всех соседних, при этом величина расстояния между особями соответствует порогу, за которым начинается взаимное угнетение. Равномерное распределение возможно лишь в относительно однородной среде, как, например, в чистых зарослях некоторых растений. У насекомых, к примеру, оно может быть вызвано резко конкурентными отношениями между особями, их взаимным «отталкиванием», и проявляется у видов, которые жестко привязаны к определенному биоценозу и возможности их размножения ограничены. Активно оберегающие свою территорию хищные насекомые (стрекозы, ктыри) могут размещаться равномерно. У большинства наземных птиц, у многих рыб и членистоногих, а также у некоторых пресмыкающихся и млекопитающих имеются индивидуальные территории, в пределах которых они охотятся и выращивают свое потомство и которые они защищают от постороннего вторжения. В популяциях растений равномерное распределение отдельных экземпляров обусловлено взаимным затенением и конкуренцией между корнями. Такой тип размещения проявляется также при очень большой плотности населения, когда отсутствует или резко подавлена возможность эмигрировать отдельных особей (в чистой лабораторной культуре).

Случайное размещение возникает в том случае, если среда более или менее равномерна и особи не испытывают ни притяжения друг к другу, ни отталкивания. Именно так распределены в муке при сравнительно небольшой плотности личинки большого мучного хруща *Tenebrio molitor*, а также личинки жуков-стафилинид на поверхности почвы (Чернышев, 1996).

Однако в силу неоднородности занимаемого пространства, а также особенностей биологии видов, чаще всего члены популяции распределяются в пространстве неравномерно. Растения обычно распределены именно таким образом, они образуют при этом более или менее изолированные группы, скопления, которые называются субпопуляциями. Они имеют отличия в числе особей, плотности, возрастной структуре, протяженности. Например, сахарный клен широко распространен по всей восточной части США и Канады. Кленовые деревья особенно многочисленны на слегка кислых почвах; вместе с тем в некоторых лиственных лесах, находящихся в пределах ареала этого клена, его нет

совсем (Риклефс, 1979). Группированность в ценопопуляциях растений может быть связана с эндогенными факторами (характер распространения семян, особенности роста побегов, возрастное развитие локусов), а также определяется внешними воздействиями (обычно неоднородностью среды).

Насекомые скапливаются на участках, где для них благоприятен микроклимат, имеются их кормовые растения или жертвы. Кроме того, насекомые привлекают друг друга благодаря наличию так называемых агрегационных гормонов. Степень агрегации насекомых так же, как и высших животных, может зависеть от погоды, сезона и времени суток. Животные в малоактивном состоянии (пойкилотермные в холодное время суток или года) чаще образуют скопления в благоприятных для переживания местах. Саламандры в лесу скапливаются под поваленными деревьями, где условия влажности соответствуют их потребностям.

Особый тип агрегации был назван «образованием безопасных поселений». В этом случае обширные, социально организованные группы животных обосновываются в благоприятном центрально расположенном участке, откуда они регулярно расходятся для удовлетворения потребностей в пищевой или других видах энергии и куда возвращаются. Некоторые из наиболее успешно адаптирующихся животных на земле, в том числе скворцы и человек, используют эту стратегию. Необходимо указать, что между этими вариантами существуют множество переходов. В то же время тип распространения в занимаемом пространстве в каждом конкретном случае оказывается приспособленным, поскольку позволяет оптимально использовать имеющиеся ресурсы.

Подытоживая сказанное выше, укажем, что для внутренней структуры большинства популяций в разное время характерно образование групп разных размеров. Такие группы представляют собой результат агрегирования особей, происходящего по разным причинам: 1) вследствие локальных различий в местообитаниях; 2) под влиянием суточных и сезонных изменений погодных условий; 3) в связи с процессами размножения; 4) в результате социального привлечения (у высших животных). Агрегация может усиливать конкуренцию между особями за компоненты минерального питания, пищу или пространство, но это часто более чем уравнивается повышением жизнеспособности группы, поскольку группа обладает большими возможностями для своей защиты, обнаружения ресурсов или изменения микроклимата, или микростообитания. Степень агрегации так же, как общая плотность, при которой наблюдаются оптимальный рост и выживание популяции, варьирует у разных видов и в разных условиях; поэтому как «недонаселенность» (или отсутствие агрегации), так и перенаселенность могут оказывать лимитирующее влияние (*принцип Олли*).

В любой популяции всегда существует определенный спектр индивидуальных перемещений особей: от остающихся практически на месте рождения всю жизнь, до перемещающихся на значительные расстояния от места рождения. Величина индивидуальных перемещений особи на протяжении жизни, указывающая на расстояние, на которое могут быть переданы аллели за одно поколение, называется *радиусом индивидуальной активности* (Тимофеев-Ресовский). В 1985 г. В. Грант ввел понятие «среднее расстояние распростра-

нения» для обозначения среднего расстояния, на которое могут быть переданы гаметы за поколение. Кроме того, было введено более точное понятие – «*радиус репродуктивной активности*» – расстояние между местом рождения и местом размножения для 95% особей данного поколения. Однако данных такого рода довольно мало. В большинстве случаев вычисление радиусов репродуктивной активности невозможно определить от места рождения до места первого размножения, но при существовании такой возможности этот показатель оказывается хорошим маркером величины ареала популяции.

Практически у всех позвоночных известны мельчайшие репродуктивные группировки, простые или сложные, постоянные и временные. Они обычно состоят из брачующихся пар, либо из пары взрослых особей с детенышами, либо из устойчивых семейных ячеек с молодым. Примеры – прайды у львов, гаремы у тюленей, стаи у волков, поды у дельфинов-касаток, паки у гиеновых собак, стада копытных. В зоологической литературе все эти группировки называются «демами». У растений мелкие, однородные пространственные группировки, аналогичные демам – называются ценопопуляциями. Иногда у растений выделение внутривидовых структур становится более обоснованным, например, в случаях присутствия в популяциях как вегетативно размножающихся на протяжении значительного числа поколений особей (образующих клоны), так и особей, размножающихся половым путем.

По типу использования пространства все позвоночные животные подразделяются на *оседлых* и *кочевых*. Оседлые отличаются инстинктами привязанности к своему участку, стремлением вернуться на хорошо знакомую территорию («хоминг» – чувство дома). Оседлому образу жизни присущи существенные биологические преимущества. В частности на знакомой территории облегчается свободная ориентация, животное тратит меньше времени на поиск корма, быстрее находит укрытие от врага, а также может при необходимости создавать запасы пищи. Длительное обитание на одном участке у многих видов животных сопровождается определенными формами «благоустройства» территории: строительство разного рода убежищ, формирование запасов корма, устройство системы переходов и т.п. Все это повышает эффективность жизнедеятельности при одновременном уменьшении энергозатрат и времени на отдельные ее формы, а также способствует снижению пресса хищников.

Различают два типа активности территориального поведения животных. Первый направлен на обеспечение собственного существования (поиск пищи, устройство убежищ и т.п.), второй – на установление отношений с соседями (мечение и охрана своих участков). При этом применяются разные способы для закрепления участка: от прямой агрессии к чужаку до ритуального поведения, демонстрирующего угрозу. На нейтральной территории агрессивный инстинкт угасает. Частичное перекрывание индивидуальных «владений» служит способом поддержания контактов между членами популяции. Например, у амурского и бенгальского тигров система индивидуальных участков называется интрасексуальной территориальностью с перекрыванием участка самца с участками одной или нескольких самок. Территориальное поведение животных ярко выражено в период размножения. По его окончании у многих видов распростране-

ние по индивидуальным участкам сменяется групповым образом жизни с иным типом поведения. Например, после вылета птенцов большинство воробьиных объединяется в стаи, которые совершают кочевки.

Для оседлых животных все варианты общей пространственной структуры популяций обычно сводятся к четырем основным типам: *диффузному*, *мозаичному*, *пульсирующему* и *циклическому*. Для популяций, характеризующихся резкими колебаниями численности, характерен пульсирующий тип пространственной структуры. Известно, что в годы резкого падения численности, некоторые животные обираются на наиболее благоприятных для жизни участках. Так, полевки в лесостепи в засушливые годы заселяют заболоченные берега озер. Такой тип структуры отмечается у многих видов панцирных клещей и коллембол, заселяющих лесную подстилку. В сухое время эти беспозвоночные собираются возле стволов деревьев, где более благоприятный режим влажности; во влажные периоды их популяции расширяются и занимают весь покров растительных остатков на поверхности почвы. Циклический (или переложный) тип характеризуется закономерным попеременным использованием территории в течение года, например, летом и зимой. При таком типе использования пространства сохраняется баланс между потреблением кормов и их ежегодным возобновлением. Примером такого типа динамики являются многие виды грызунов, обитающие летом во многих благоприятных стациях, а на зимовку собирающиеся на вполне определенные участки. Многие, вероятно, замечали, что мыши осенью иногда в больших количествах собираются поблизости от домов, а летом расселяются в близлежащие стации.

Несмотря на многие положительные стороны, оседлый образ жизни угрожает быстрым истощением пищевых ресурсов, если плотность популяции становится чрезмерно высокой. Даже в случае территориального обособления члены популяции поддерживают друг с другом определенную связь.

Кочевой образ жизни также имеет ряд преимуществ. Прежде всего, кочевые животные не зависят от запасов корма на конкретной территории. Однако постоянные передвижения одиночных особей способствуют учащению гибели от хищников. Поэтому кочевой образ жизни свойственен стадам и стаям. При этом территории перемещения многих видов могут быть весьма большими.

6.4. Этологическая структура

Особи, входящие в ту или иную популяцию, могут жить изолированно, либо объединяться в стаи, стада или колонии и вести групповой образ жизни. В любом случае между особями возникают определенные взаимоотношения. Эти реакции могут быть положительными (привлечение) или отрицательными (избегание). В качестве средств связи животные используют зрительные, обонятельные и слуховые сигналы. Систему взаимоотношений между членами одной популяции называют *этологической*, или поведенческой, структурой популяции.

Существует два основных типа образа жизни: одиночный и групповой. Под *одиночным* или одиночно-семейным образом жизни понимают раздельное существование животных каждого на своем индивидуальном участке. У видов с

преимущественно одиночным образом жизни часто возникают временные скопления – в местах зимовок, а также в период размножения (при этом одиночный образ жизни переходит в одиночно-семейный). Одиночный образ жизни характерен для многих видов, но лишь на определенных стадиях жизненного цикла. Поэтому абсолютно одиночного существования организмов в природе не встречается, иначе погибли бы целые популяции. У многих видов в сезон размножения объединяющиеся в пары (семьи) самцы и самки занимают (каждая пара) такой же индивидуальный участок, на котором до подрастания и распада семьи живут и их детеныши.

Групповой образ жизни существует наравне с одиночным. Существование в составе группы имеет свои выгоды. В группе животные легче обеспечивают себя кормом и затрачивают меньше энергии на добывание пищи. Известно, например, что эффективность питания многих рыб в стае выше, чем у одиночных особей. Групповые объединения способствуют созданию благоприятных микроклиматических условий. Различная густота произрастания растений создает оптимальную освещенность и поддерживает благоприятный режим температуры и влажности. Животные пользуются образованным растительным сообществом микроклиматом, но могут создавать его и сами. В семьях общественных насекомых скопление многих особей обеспечивает поддержание почти постоянной температуры. Пчелиная семья, несмотря на пойкилотермность отдельных особей, способна поддерживать почти постоянную температуру в улье. Летом рабочие пчелы движениями крыльев вызывают вентиляцию, усиливающую испарение воды со свежего меда и снижающую температуру в улье; зимой они собираются крупными гроздьями, что понижает отдачу тепла. Снижение температуры до 13⁰С вызывает беспокойство пчел, это усиливает движения и связанное с ними теплообразование, т.е. температура вновь повышается. В муравейниках и термитниках влажность и температура всегда держатся на определенном оптимальном уровне.

У искусственно изолированных особей заметно меняется уровень метаболизма, быстрее тратятся резервные вещества, не проявляется целый ряд инстинктов и ухудшается общая жизнеспособность. Под *эффектом группы* понимают оптимизацию физиологических процессов, ведущую к повышению жизнеспособности особей при их совместном существовании. Эффект группы проявляется как реакция отдельной особи на присутствие других особей своего вида. Потребление кислорода олигохетой *Enchitraeus albidus* в атмосферном воздухе повышается при слишком высокой и очень низкой плотности червей. Одиночные золотые рыбки потребляют кислорода значительно больше, чем в группе. Эффект группы не проявляется у видов, ведущих одиночный образ жизни. Если таких животных искусственно заставить жить вместе, у них повышается раздражительность, учащаются столкновения, повышаются энергозатраты. Например, снижение обмена веществ не наблюдалось в опытах с такими млекопитающими, как ушастый еж, тонкопалый суслик, пластинчатозубая крыса и некоторых других. У яворовой тли *Drepanosiphon platanooides*, особи которой в естественных условиях довольно значительно рассредоточены, изолированные особи росли очень интенсивно.

Широко употребляется классификация, основанная на количественной представленности той или иной группы индивидуумов. Об одиночном образе жизни речь шла выше. Приводим примеры группового образа жизни.

Семья. Семейный образ жизни резко усиливает связи между родителями и их потомством. При этом территориальное поведение животных выражено наиболее ярко. Можно выделить несколько типов семейных групп. В отцовских семьях заботу о потомстве берет на себя самец. Наиболее распространенным типом являются материнские семьи. Примеров такого рода достаточно. У многих птиц кладку охраняет и выкармливает потомство самка. Поведение самок мраморной амбистомы (земноводное), питонов (рептилии) и многих других позвоночных животных в какой-то степени сходно. Различия наблюдаются только во времени высиживания или охраны потомства (до приобретения молодыми самостоятельности или до наступления половой зрелости). В семьях смешанного типа в охране и выкармливании молодняка принимают участие оба родителя. Таковы, например, некоторые виды птиц (ласточки, лебеди и др.).

Колония является групповым поселением оседлых видов. Колониальное поселение представляет собой соединение особенностей одиночного и группового образа жизни. Колония может существовать длительно (грызуны) или возникать лишь на период размножения (врановые). Сам термин «колония» используется в очень широком смысле, в применении к репродуктивным группировкам самого различного характера. В качестве колоний можно рассматривать и колонию морских желудей, у которых взаимоотношения особей сводятся к химическим выделениям, и колонии других беспозвоночных, размножающихся бесполым путем (губки, полипы, мшанки, кораллы и др.). Такие колонии во многих случаях, по сути, представляют потомство одной особи (клон).

Значительно более сложная форма колонии – поселения животных, в которых отдельные их жизненные функции выполняются сообща. К подобным функциям можно отнести защиту от врагов и предупредительную сигнализацию. Например, в плотной колонии гаги *Somateria mollissima*, расположенной открыто, чайками было разорено в 4 раза больше гнезд, чем в менее плотной колонии. Таким образом, жизнь в колонии повышает вероятность выживания отдельных особей. Кроме того, во многих колониях возможна и коллективная забота о потомстве. Хрестоматийным примером подобного рода является образование «яслей» у пингвинов. Они представляют собой временные или более постоянные объединения птенцов из нескольких выводков. У пингвинов рода *Aptenodytes* птенцы образуют скопления по собственной инициативе. Полагают, что основным стимулом для этого служит ухудшение погодных условий, поскольку в группе уменьшаются теплопотери.

Стая – это временное объединение животных одного вида, связанное общностью места обитания или размножения. Стайность обеспечивает выполнение каких-либо функций в жизни вида, например защиты от врагов, добычи, миграции. Исходя из способа координации действий, стаи подразделяются на два вида:

1) без выраженного лидера (стаи экvipотенциального типа). Особи в составе стаи сходны по своим индивидуальным свойствам и практически равно-

ценны по их экологическому значению для стаи в целом. Особи в таких стаях, подражая действиям соседей, одновременно являются объектами подражания для других. У рыб, помимо подражания, определенное значение в интеграции групп имеет химическая коммуникация, что было доказано на примере огромного количества видов.

2) с лидерами, на которых ориентируются остальные особи. В данном случае структура взаимоотношений строится на основе морфофункциональной неоднородности особей. Такая система взаимоотношений наиболее характерна для передвигающихся млекопитающих, но в упрощенной форме встречается и у некоторых птиц. У млекопитающих стаи известны для хищных животных – волков, гиен, гиеновых собак, койотов и др.

Прайд. Это устойчивая с относительно стабилизированной численностью группировка львов *Panthera leo*. Единство группы в значительной степени основано на единстве общей территории, которая может достигать 90 км². Прайды включают преимущественно от 4 до 15 взрослых животных, в общей сложности это число может достигать 37 особей. Типичный прайд состоит из 2 самцов и 7 самок. В нем иерархия выражена не очень жестко. Доминирующий самец спаривается с самками, у которых эструс (течка) наступает практически одновременно. В это время он не допускает прочих самцов на расстояние ближе 10 м. Однако во многих случаях самка может спариваться затем и с другими самцами в течение 2–4 дней. Конкурентные отношения между самками отсутствуют. Примечательно, что в прайде происходит синхронизация эструса и родов у нескольких самок, и поэтому наблюдается коллективное выкармливание детенышей. Темп рождаемости у львов снижен в силу малого числа зачатий (не более 20%). Ограничение роста группы связано с высокой смертностью молодняка (до 80%) в первый год жизни. Образование прайда происходит при встрече кочующих молодых самцов из одного прайда и группы неродственных им самок, вышедших из другого прайда. Это предотвращает инбридинг.

Стадо – это группа животных одного вида, обитающая на какой-либо территории или акватории. С экологической точки зрения стадо и стая примерно одно и то же. Формирование стад как целостных единиц полностью определяется врожденным стремлением находиться в контакте с другими особями своего вида. Внутренняя структурированность стада как подвижной группировки подчиняется задачам четкой регуляции взаимного расположения в пространстве и высокой степени синхронизации действий составляющих группу особей. В стаде осуществляются все основные функции жизни. Иерархически организованному стаду свойственны закономерный характер перемещения, определенная организация при защите, отдыхе и т.п. В биологическом аспекте смысл иерархической системы «доминирование – подчинение» заключается в создании согласованного поведения группы, которое выгодно для всех ее членов. Осуществив определенную «расстановку сил», животные уже не тратят лишней энергии на конфликты между отдельными членами стада.

Обычно в стадах, как и в стаях второго типа, имеется лидер, на которого ориентируются остальные особи. Под лидером понимается особь, на которой постоянно или в течение определенного времени концентрируется внимание

других особей и которая благодаря этому своим поведением определяет любые формы деятельности стада. Лидерам несвойственны действия, направленные на активное руководство стадом; их роль в синхронизации деятельности стада целиком основывается на подражании со стороны других особей. Подражательная реакция играет в существовании стад значительную роль, но она более ориентируется на определенных особей – лидеров. В большинстве случаев в положении лидеров оказываются наиболее опытные взрослые животные. Биологическое значение лидерства заключается в том, что индивидуальный опыт отдельных животных становится достоянием всего стада. Это повышает уровень адаптивности его действий, а соответственно и выживаемости.

Наиболее сложна структура взаимоотношений в стадах, построенных по доминантно-иерархическому принципу во главе с вожаками. Вожак, в отличие от лидера, активно направляет деятельность стада путем специальной сигнализации, а подчас и с применением прямой агрессии. Эти особи выполняют ряд функций общестадного значения и выступают в качестве доминантов в своей группе животных. Стада такого рода наиболее характерны для приматов, но встречаются и у некоторых видов копытных, крупных хищных млекопитающих, а в упрощенной форме – у некоторых куриных птиц и китообразных.

Иерархическая структура отношений в стаде помимо присутствия вожака-доминанта может отличаться у разных видов, а иногда изменяется даже у одного стада при смене экологических ситуаций. Так, у большинства видов зебр формируются смешанные стада, состоящие чаще всего из одного жеребца (вожак-доминант) и нескольких кобыл с жеребятами; среди кобыл устанавливается иерархическая система соподчинения. Вожак охраняет стадо и не допускает к нему холостых жеребцов. В передвижении такого стада прослеживается определенная иерархия. По сходному принципу построены табуны одичавших лошадей и ослов.

Использование стадного участка довольно четко регламентировано: имеются постоянные пути переходов, места кормления, которые могут меняться в зависимости от сезонного хода кормности, водопой, места ночлега и т.п. Каждое стадо маркирует свой участок и охраняет его, но всегда наблюдается совпадение периферийных участков отдельного стада с его соседями. Это облегчает контакты и возможные переходы. Таким образом, усложнение внутренней структуры стад открывает возможность более эффективного использования ресурсов на ограниченной территории.

Стаи и стада ведут в основном *номадный* образ жизни, т.е. постоянно находятся в движении. Правда, из этого правила есть исключения, о чем говорилось выше. В этологии хорошо разработано представление о дистанциях, активно поддерживаемых особями в составе стада. Говорят об индивидуальной дистанции, которую соблюдают особи по отношению друг к другу. У млекопитающих и птиц индивидуальная дистанция всегда больше спереди, в поле зрения, чем сбоку или сзади. Индивидуальная дистанция отражает тенденцию к пространственному отделению от других особей. Социальная дистанция, напротив, подчеркивает связанность животных в стаде: это максимальное расстояние, на которое животное может отойти от группы. Взаимодействие этих

двух тенденций – приближения и отдаления – формируют «жизненное пространство» особей в стаде, в пределах которого нет других животных, и каждая особь обладает определенной степенью свободы. Находясь внутри этого пространства, особь взаимодействует с другими животными; расстояние, в пределах которого осуществляются внутригрупповые связи, называют *стадной дистанцией*.

§ 7. Динамика популяций

Динамика популяций – это процессы изменений ее основных биологических показателей во времени. При этом особое значение в изучении динамики популяций придается изменениям численности особей, биомассы и популяционной структуры. Подобные изменения могут быть связаны с процессами, спонтанно протекающими внутри самой популяции, могут быть вызваны воздействием абиотических факторов или же взаимодействиями между популяциями разных видов в пределах биоценоза.

7.1. Биотический потенциал

Любая популяция способна к неограниченному росту численности, если ее не лимитируют факторы внешней среды. В этом случае скорость роста популяции будет определяться величиной *биотического* (или *репродуктивного*) *потенциала*. Понятие биотического потенциала было введено в экологию Р. Чепменом в 1928 г. Он определил его как «врожденное свойство организма к размножению и выживанию, т.е. к увеличению численности. Это своего рода алгебраическая сумма числа молодых особей, производимых за каждый цикл размножения, числа циклов размножения за данный период времени, соотношения полов и общей способности организма выживать при данных условиях» (Одум, 1986). Этот показатель отражает теоретический максимум потомков от одной пары (или одной особи в случае бесполого размножения) за единицу времени (за год или за весь жизненный цикл). Динамика скорости роста популяции при неограниченных ресурсах описывается уравнением А. Лотки:

$$rN = dN / dt,$$

где N – численность особей, t – время, r – биотический потенциал («удельная», «мгновенная» скорость роста популяции). При таких условиях неограниченного роста изменение численности популяции во времени выражается экспоненциальной кривой. Эта модель роста отражает потенциальные возможности размножения и описывается прямой линией на логарифмической шкале.

Экспоненциальная кривая отражает рост популяций некоторых грибов (дрожжи) и одноклеточных водорослей. Естественный рост популяции не реализуется в форме экспоненциальной модели; в крайнем случае, следует ей в течение относительно короткого отрезка времени. Объясняется это тем, что во всех популяциях рост численности ограничен комплексом факторов внешней

среды и реально складывается как результат соотношения меняющихся значений рождаемости и смертности.

7.2. Емкость и сопротивление среды

Численность популяций регулируется равновесием между двумя противоположными тенденциями: внутренне присущим данной популяции потенциалом роста и ограничениями, накладываемыми на этот рост средой. Ресурсы на любой территории имеют пределы, которые называют емкостью среды. *Емкость среды* – это число особей или сообществ, потребности которых могут быть удовлетворены ресурсами данного местообитания. Например, еловый лес более емкая среда для белок, нежели смешанный, поскольку основная пища этих зверьков – семена шишек.

В принципе, любой организм способен увеличивать численность популяции за счет размножения. Однако в природе верхний предел численности практически никогда не достигается по ряду причин. Первая из них кроется в генетической структуре любого организма – это внутреннее сопротивление. Оно выражается в том, что при благоприятных условиях выживают и дают потомство обычно генетически неполноценные особи. В результате этого уменьшается жизнеспособность популяции в целом и ограничивается ее рост. Возможно, что именно такие генетические изменения в структуре популяции играют одну из ведущих ролей в так называемых «волнах жизни».

Вторым ограничителем роста популяций выступает внешняя среда, включающая всю совокупность абиотических и биотических факторов (собственно *сопротивление среды*). Каждый из этих групп факторов действует непосредственно и опосредованно.

По Р. Риклефсу (1979) рост популяции ограничивается ресурсами двух типов. К первому типу относятся невозобновляющиеся ресурсы, например пространство или места гнездования, которые могут быть полностью использованы популяцией, что определяет верхний предел численности популяции. Ко второму типу относятся возобновляющиеся ресурсы (пища, вода и свет), которыми популяция снабжается непрерывно. Потребности обширной популяции могут быть так велики, что количество возобновляющихся ресурсов понизится до очень низкого уровня, их станет трудно находить или ассимилировать и они не будут обеспечивать дальнейший рост популяции; однако эти ресурсы никогда не истощаются полностью. Возобновляющиеся ресурсы поддерживаются на некотором равновесном уровне благодаря сбалансированности между их эксплуатацией и продукцией. Когда популяция достигает численности, соответствующей емкости среды, потребности ее в ресурсах становятся точно равны скорости их возобновления. Если численность популяции превышает емкость среды, то эксплуатация превышает продукцию, ресурсы истощаются, члены популяции голодают, и популяция начинает сокращаться. И наоборот, если скорость продукции ресурсов повышается, среда может обеспечить существование более многочисленной популяции. Высокой плотности популяции обычно достигают в самых продуктивных местообитаниях; примером служит зависимость

между плотностью популяций птиц и первичной продуктивностью растений в ряде различных местообитаний (Риклефс, 1979).

7.3. Основные типы популяций во времени

В случае, когда имеет место превышение рождаемости над смертностью, численность популяции растет, иногда очень быстро. При этом может наступить вспышка массового размножения (численность особей растет экспоненциально). В качестве примера таких растущих популяций могут служить популяции видов растений и животных, которые попали в новые благоприятные для себя условия (инвазионные, заносные виды). Однако при чрезмерном развитии популяции ухудшаются условия существования, что вызывается ее переуплотнением. Согласно правилу пищевой корреляции (Уинни-Эдвардса), в ходе эволюции сохраняются только те популяции, скорость размножения которых скоррелирована с количеством пищевых ресурсов среды их обитания. Отступление от этого правила ведет к тому, что она становится сокращающейся. В такой популяции число половозрелых особей больше, чем количество молодых, т.е. наблюдается уменьшение рождаемости. С другой стороны, согласно уже упоминавшемуся принципу В. Олли, агрегация особей, как правило, усиливает конкурентную борьбу между ними за пищевые ресурсы и жизненное пространство, но приводит к повышению способности группы в целом к выживанию. Отсюда вытекает, что как «перенаселение», так и «недоселенность» могут быть лимитирующими факторами. Необходимо подчеркнуть, что безгранично популяция сокращаться не может. При достижении определенной численности популяции смертность начинает падать, а плодовитость повышается. В определенный момент времени интенсивность смертности и рождаемости выравнивается и популяция обычно переходит в стабильное состояние.

7.4. Колебания численности в популяциях

Естественная среда постоянно претерпевает изменения, которые накладывают отпечаток на численность популяций того или иного вида. Изменчивость климата и количество доступной пищи, оказывая влияние на выживание и плодовитость, непрерывно изменяют направление и скорость роста природных популяций.

В большинстве случаев степень изменчивости величины популяции зависит от степени колебаний условий среды, а частично зависит и от стабильности, внутренне присущей популяции. Например, после того как овцы обосновались на Тасмании, численность их популяции в течение почти 100 лет претерпевала неупорядоченные колебания в пределах от 1230 тыс. до 2250 тыс. особей. Сначала наблюдался экспоненциальный рост популяции при освоении новых территорий (примерно до 1850-х годов), а затем величина популяции вышла на плато, и изменение численности происходило вокруг определенной средней величины. Организмы с короткой продолжительностью жизни и с высокой репродуктивной способностью более чувствительны к кратковременным флуктуациям среды; численность их популяций нередко увеличивается или уменьшается в сотни и даже тысячи раз за несколько дней или недель. Продолжи-

тельность жизни одноклеточных водорослей, образующих фитопланктон озера, исчисляется в днях; замещение отдельных особей в популяции водорослей происходит быстро, и поэтому она очень чувствительна к изменениям среды.

Способ представления данных, применяемый при изучении колебаний численности популяций – это составление *таблиц выживания*. Эти таблицы позволяют построить *кривые выживания*, которые отражают происходящее с течением времени снижение численности группы особей, родившихся в одно и то же время (можно считать ее графиком, показывающим, как типичная особь доживет до какого-либо возраста).

7.5. Экологические стратегии и типы динамики численности

В 1967 г. Р. Мак-Артуром и Э. Уилсоном была разработана концепция жизненных стратегий. *Экологическая стратегия* – это сформировавшиеся в различных условиях естественного отбора способы взаимодействия организмов с внешней средой. Согласно этой концепции среди множества разнообразных экологических стратегий, свойственных тем или иным организмам и направленным, в конечном счете, всегда на повышение вероятности выживания и оставления потомства, можно выделить два главных типа: «*r*» и «*K*»-стратегии. Так называемая *r*-стратегия определяется отбором, направленным на повышение скорости роста популяции в начальный период увеличения ее численности, т.е. когда ее плотность мала и соответственно слабо выражена конкуренция за ресурсы. Это отбор на повышение плодовитости, быстрое достижение половой зрелости, короткий жизненный цикл, способность быстрого распространения на достаточное расстояние, а также способность пережить неблагоприятные условия на стадии покоящихся зачатков. Таким образом, подобная стратегия ведет к быстрому увеличению численности вида в новых для него условиях. Обычно это мелкие виды с коротким жизненным циклом (чаще не более одного года). Размеры популяций таких видов сильно изменяются во времени и чрезвычайно неравновесны.

K-стратегия связана с отбором, направленным на повышение выживаемости (повышение плотности) в условиях уже стабилизировавшейся численности при сильной конкурентной борьбе или чрезмерном хищничестве. Это отбор на конкурентоспособность, повышение защищенности от хищников и паразитов, повышение вероятности выживания каждого отрожденного потомка (т.е. снижение общего числа потомков), на развитие более совершенных внутривидовых механизмов регуляции численности. Такой отбор ведет к закреплению вида на новой территории. Однако данными вариантами не исчерпывается весь набор жизненных стратегий, т.к. существует много переходных форм, что зависит во многом от условий, в которые попадает та или иная популяция.

Применительно к растениям еще в 1938 г. Л.Г. Раменский предложил различать 3 основных типа стратегий: *виоленты*, *пациенты* и *эксплеренты*. Виоленты (лат. «*violentia*» – население) – это виды, способные к быстрому росту и освоению территории. У них мощная корневая система, обеспечивающая особо полное использование ресурсов, и хорошо развитая надземная часть. Пациенты (лат. «*patienta*» – терпеливость, выносливость) – виды, способные выживать в

неблагоприятной среде. Особенно интенсивно эти растения произрастают там, где многие другие виды существовать не могут. К пациентам относят многие виды, являющиеся приспособленными к совершенно определенным условиям среды (сухому климату, повышенной солености или кислотности почвы и т.п.). Эксплеренты (лат. «explere» – наполнять, заполнять) – виды, быстро размножающиеся и быстро расселяющиеся, появляющиеся там, где нарушены коренные сообщества. К ним относятся растения, поселяющиеся на вырубках и гарях, например иван-чай или осина, а также ряд сорняков. У многих эксплерентов семена способны сохранять всхожесть, долгое время находясь в почве и как бы ожидая случая нарушения коренного сообщества.

У большинства микроорганизмов стратегия жизни – комплексная. Она складывается из многих типов реакций, комбинация которых чрезвычайно велика, на изменения факторов среды. Например, в популяции одного штамма бактерий, хотя она и представляет собой клон потомков одной клетки, имеются так называемые диссоцианты. Это отдельные группы клеток в клональной популяции, отличающиеся особенностями структуры генома, что обуславливает изменения морфологических и физиолого-биохимических свойств этих клеток. Обычно в популяциях бактерий присутствует три основных вида диссоциантов, различающихся по морфологии клеток.

§ 8. Гомеостаз популяций

В природных условиях численность популяций испытывает постоянные колебания, их амплитуда и период зависят от особенностей вида и условий среды обитания. Устойчивость популяции, ее относительная самостоятельность зависят от того, насколько структура и внутренние свойства популяции сохраняют свои приспособительные черты на фоне изменчивых условий существования. Способность популяции поддерживать определенную численность своих особей называется *гомеостазом* популяции.

Во всех аспектах проявления популяционных функций поддержание их устойчивости имеет первостепенное значение. От этого зависят условия функционирования и динамика вышестоящих уровней организации. При всем многообразии механизмов популяционного гомеостаза, их можно сгруппировать в три важнейшие функциональные категории: 1 – поддержание адаптивного характера пространственной структуры; 2 – поддержание генетической структуры; 3 – регуляция плотности населения. Все эти механизмы определяются экологической спецификой вида, его подвижностью, степенью воздействия хищников, паразитов и т.п. У одних видов они могут проявляться в жесткой форме, что приводит к гибели избытка особей, у других – в смягченной форме, например, понижение плодовитости на основе условных рефлексов.

Факторы, влияющие на численность популяции, разделяют на 2 группы: не зависящие от плотности и зависящие от ее плотности. Установлено, что к первым относятся, прежде всего, абиотические факторы. Продолжительная засуха, суровая зима, катаклизмы и т.п. могут способствовать резкому снижению

численности самых разных популяций, причем независимо от их первоначальной плотности. К факторам, зависящим от плотности, относятся подавляющее большинство биотических факторов. В ряде случаев имеет место монотонная зависимость: с повышением плотности популяции сильнее влияют биотические факторы. Так, чем выше плотность популяции растений, тем сильнее они затевают друг друга. Однако зависимость от плотности может быть и более сложной. Особенностью зависящих от плотности факторов является то, что их воздействие обычно сглаживает колебания численности, способствуя при возрастании плотности популяций возвращению ее к среднему уровню. Следовательно, эти факторы действуют как еще один механизм регуляции численности, способствующий поддержанию ее на определенном уровне.

При поддержании гомеостаза животных, регулируемого доступностью пищевых ресурсов, возникает отрицательная обратная связь. При этом повышение плотности популяции усиливает действие механизмов, снижающих эту плотность. Среди механизмов, поддерживающих рост популяций, у многих видов существенное значение имеют химические взаимодействия особей.

Таким образом, регуляция численности видов в природе обеспечивается, как правило, множественными связями. Приведем пример насекомых-фитофагов. При умеренных темпах размножения численность их популяции сдерживается многоядными хищниками (птицами, пауками и т.д.). Однако с увеличением скорости роста, когда вышеуказанные хищники – регуляторы уже не успевают выесть прирост, возрастает влияние специализированных по видам паразитов и наездников, которым при повышении численности хозяев легче находить их яйца и личинки. Когда и паразиты «не успевают» за бурным размножением популяции, создается в конечном итоге такая высокая плотность, при которой резко возрастает вероятность распространения инфекционных заболеваний. При еще более высокой плотности вступает в силу внутривидовая конкуренция, которая может принять крайне острый характер, вплоть до взаимного уничтожения.

Все это говорит о том, что популяции присуще важное свойство – *саморегуляция*. Она осуществляется действующими в природе двумя взаимно уравновешивающимися буферными силами: способностью к размножению и зависящей от плотности популяции реакции, ограничивающей воспроизводство. В последнее время установлено, что важным механизмом регуляции численности, который срабатывает в переуплотненной популяции, является стресс-реакция. При воздействии на популяцию какого-либо сильного раздражителя, она отвечает на него неспецифической реакцией – стрессом. В стрессовом состоянии некоторые животные становятся настолько агрессивными, что у них почти полностью прекращается размножение. У самок часто нарушается овуляция, подчас происходит рассасывание эмбрионов, гаснет инстинкт заботы о потомстве. При всем этом чрезвычайно высокая плотность или смертность не вызывают резких нарушений в структуре популяции. Этим гарантируется восстановление численности популяции в пределах оптимума в относительно короткие сроки.

РАЗДЕЛ 2. ЭКОЛОГИЯ СООБЩЕСТВ (СИНЭКОЛОГИЯ)

§ 9. Основные понятия синэкологии

Синэкология (от греч. «*syn*» – вместе) как раздел экологии возникла в начале XX века. Этот термин был предложен швейцарским ботаником К. Шретером в 1902 г., а формальное выделение синэкологии произошло на международном конгрессе в 1910 г. Этот раздел экологии изучает сообщества организмов: биоценозы, экосистемы. Организованная группа взаимосвязанных популяций растений, животных, грибов и микроорганизмов, живущих совместно в практически одних и тех же условиях среды, называется *биоценозом*. Сбалансированные биоценозы являются высшей формой существования организмов. Для них характерны относительно устойчивый состав фауны и флоры, они обладают типичным набором живых организмов, которые сохраняют свои признаки во времени и пространстве. Биоценозы, как и популяции, – это надорганизменный уровень организации жизни. Биоценоз условно разделяют на отдельные компоненты – фитоценоз, зооценоз, микробоценоз. В зарубежной литературе термины «биоценоз» и «сообщество» обычно трактуются как идентичные понятия (см. Риклефс, 1979; Одум, 1986). Однако это не совсем так. Биоценоз по своему основному определению населяет строго определенный биотоп, поэтому более или менее четко ограничен в пространстве. Его составными частями обязательно являются продуценты, консументы и редуценты, если все они могут существовать в рамках биотопа. Сообщество – система популяций видов, конкурирующих между собой и формирующих экологические ниши, но не обязательно состоящая из всех трех биотических экологических компонентов. К примеру, сказать «биоценоз растений» нельзя, а «сообщество растений» – можно.

Целостность биоценозов поддерживается эволюционно сложившейся системой связей, прежде всего информационных. Согласно концепции Э. Лекявичуса, на уровне биоценоза постоянно функционируют два канала информации. Один из них обеспечивает устойчивое существование и репродукцию популяций конкретных видов. Это система самоподдержания видов, или *селфинг*. Второй канал связывает биоценоз как целое с его компонентами. Это *координации*, «принуждающие» популяции отдельных видов к выполнению специфических функций в составе целой системы. На конфликте этих двух каналов информации строятся регуляторные механизмы, определяющие поддержание глобальных функций биоценоза.

Все сложные формы биоценологических отношений осуществляются в определенных условиях абиотической среды. Многие факторы оказывают определяющее влияние на состав и биологические особенности видов, формирующих биоценоз, служат источником неорганических веществ, поступающих в круговорот, аккумулируют продукты жизнедеятельности. Неорганическая среда, пространство с более или менее однородными условиями, которое занимает биоценоз, называется *биотопом*.

Поскольку биотоп – это место обитания или место существования биоценоза, последний является исторически сложившимся комплексом организмов, характерным для какого-то конкретного биотопа. При этом образуется *биогеоценоз* – однородный участок земной поверхности с определенным составом живых и косных (неживых) компонентов, объединенных обменом вещества и энергии в единый природный комплекс. Понятие о биогеоценозе было введено в 1940 г. В.Н. Сукачевым. За рубежом, а в последние годы и в нашей стране применяется другое понятие – *экосистема*. Это совокупность совместно обитающих организмов и условий их существования, находящихся в закономерной взаимосвязи друг с другом и образующих систему взаимообусловленных биотических и биотических явлений и процессов. Этот термин предложен англичанином А. Тенсли в 1935 г. Данные понятия имеют некоторые различия. Так, экосистемы могут иметь произвольные границы (от капли воды до биосферы в целом), в то время как биогеоценоз всегда занимает определенную территорию. Можно выделить экосистему пруда или озера в целом и в то же время различать экосистемы прибрежных зарослей водных растений или дна. В пределах экосистемы леса можно выделить экосистемы гниющего пня, или экосистемы оврага и т.п. Этот термин может употребляться применительно к искусственным системам – космического корабля, аквариума, парка, сада, поля и т.д. Таким образом, понятие «экосистема» более многозначно. Биогеоценозу присущи специфика взаимодействий слагающих его компонентов, их особая структура и определенный тип обмена веществ и энергии между собой и с другими объектами окружающей природной среды. Отличаясь размерами, биогеоценозы характеризуются и большой сложностью.

§ 10. Биотические связи в биоценозах

Межвидовые связи организмов, которые населяют один и тот же биотоп, определяют основные условия жизни в сообществе, возможности добывания пищи и т.д. Согласно классификации В.И. Беклемишева, прямые и косвенные межвидовые отношения подразделяются на 4 типа: трофические, топические, форические и фабрические.

Трофические связи возникают в том случае, когда один вид питается другим. В данном случае первый вид может питаться как живыми особями, так и мертвыми остатками или продуктами жизнедеятельности второго вида. Здесь возможна как прямая трофическая связь (пчела – нектар), так и косвенная (например, при конкуренции деятельность одного вида так или иначе отражается на качестве и количестве питания другого).

Топические связи отражают любое (физическое или химическое) изменение условий обитания одного вида вследствие жизнедеятельности другого. Такие связи довольно разнообразны. Фактически они заключаются в создании среды обитания для другого вида. При этом особенно большая роль в созидании или изменении среды для других организмов принадлежит растениям. Центральный организм такого сообщества – обычно растение, но иногда и живот-

ное – дает приют большому количеству организмов, непосредственно или косвенно с ним связанных.

Форические связи проявляются в том, что один вид участвует в распространении другого. В роли переносчиков выступают в основном животные. Транспортирование животными более мелких особей называется *форезией*, а перенос ими семян, спор, пыльцы растений – *зоохорией*. Перенос может осуществляться с помощью специальных и разнообразных приспособлений (см. главу 10.1.8). Форезия распространена среди мелких членистоногих. Она представляет собой один из способов пассивного расселения и свойственна видам, для которых перенос из одного биотопа в другой жизненно необходим для дальнейшего существования вида. Например, многие насекомые, личинки которых развиваются в трупах, помете животных или в гниющих растениях, несут на себе мелких клещей, переселяющихся таким способом в другие места.

Фабрические связи относятся к такому типу отношений, в которые вступает вид, использующий для своих сооружений (фабрикаций) продукты выделения, либо мертвые остатки, либо живых особей другого вида. Хорошим примером в данном случае являются многие виды птиц, которые для постройки гнезд используют самый различный материал (шерсть животных, кору и ветки растений и т.д.). В полевых исследованиях экологии насекомых различают специально создаваемые сооружения и результаты питания в субстрате, например, ходы в древесине или внутри минированного листа. В последних случаях оказываются объединенными фабрические, трофические и топические связи. Строительный материал иногда специально перерабатывается, как при построении осами из пережеванной древесины бумажного гнезда, а иногда скрепляется кусочками, например, в чехликах ручейников или молей.

10.1. Межвидовые отношения в биоценозах

Наиболее употребительна упрощенная и жесткая классификация форм взаимоотношений между видами. В общей форме говорят о межвидовых отношениях типа *антибиоза*, *нейтрализма* и *симбиоза*.

Антибиоз (от греч. «anti» – против) – крайнее выражение конкурентных отношений, при которых какой-либо вид полностью препятствует возможности поселения особей других видов в пределах определенной зоны влияния. Он поддерживается главным образом химическим воздействием на потенциальных конкурентов и в наиболее полном виде свойственен ряду грибов и прокариот. Примером являются цианобактерии, которые выделяют много токсичных веществ в воду, тем самым подавляя развитие других одноклеточных организмов. Эта форма взаимодействий наиболее развита в мире прокариот. У микроорганизмов существует активная форма антибиоза – *антагонизм* (от греч. «antagonisma» – борьба). Она проявляется в том случае, когда один вид задерживает или полностью подавляет развитие другого. Если один вид образует метаболиты, подавляющие развитие другого вида, не получая вреда, ни пользы, говорят об *аменсализме* (от лат. «amens» – безрассудный). Микроорганизмы выделяют различные угнетающие вещества – органические кислоты, щелочи, различные ферменты, спирты. Но наиболее известны среди таких веществ анти-

биотики – это специфические конечные продукты обмена (или их модификации), подавляющие жизнедеятельность некоторых микроорганизмов с разной избирательностью. Они имеют различную химическую структуру. Обычно антибиотикам свойственна высокая специфичность по отношению к близкородственным видам. В ряде случаев они могут быть видоспецифичны по отношению к животным – при этом их называют бактериоцинами или токсинами.

В мире эукариот антибиоз встречается у растений и называется аллелопатией. Взаимоотношения между растениями, в которых ведущую роль играют специфически действующие продукты обмена веществ, называют *аллелопатией*. К этим явлениям относится влияние растений друг на друга через вырабатываемые ими выделения. Вещества, выделяемые наземными и подземными органами живых растений, и органические соединения, получающиеся в процессе разложения мертвых растительных остатков и оказывающие влияния на другие растения, называются *колинами*. Еще одним примером антагонизма является хищничество, при котором одна группа организмов использует другие в пищу, и конкуренция.

Нейтрализм (от лат. «neutralis» – ни тот, ни другой) – тип отношений между видами, при котором они не формируют сколько-нибудь значимых форм прямых взаимодействий. Виды, характеризующиеся таким типом взаимодействий, не оказывают друг на друга заметного биологического воздействия. Обычно такие отношения обнаружить нелегко: сложность биоценотических взаимодействий приводит к тому, что большинство видов хотя бы косвенно влияют друг на друга. Чаще всего нейтрализм встречается между видами, не принадлежащими к смежным трофическим уровням.

Симбиоз (от греч. «symbiosis» – совместная жизнь) – система взаимоотношений, при которых формируются тесные функциональные взаимодействия, выгодные для одного или обоих видов. Это самая разнообразная группа взаимоотношений. Термин «симбиоз» ввел в науку А. де Бари в 1879 г. В результате симбиотических связей приобретает возможность выигрыша в борьбе за существование у одного или всех симбионтов. Обычно под симбиозом понимается весь спектр взаимоотношений совместно живущих организмов. При рассмотрении симбиоза в данном аспекте паразитизм также будет представлять одну из его форм. По обязательности связи симбиоз делится на факультативный, при котором каждый из организмов при отсутствии партнера может жить самостоятельно, и облигатный, когда один из симбионтов (или оба) не могут существовать самостоятельно. По расположению одного из симбионтов выделяют эктосимбиозы (более мелкие члены симбиоза при этом – эпибионты – располагаются на поверхности) и эндосимбиозы (располагаются внутри тела хозяина, иногда в специализированных полостях). По характеру отношений между симбионтами выделяют мутуализм, комменсализм и паразитизм. Иногда выделяется еще одна из разновидностей симбиотических отношений – протокооперация (см. ниже).

В целом все эти формы взаимоотношений теоретически можно выразить знаками «+» и «–», а отсутствие связей между видами – символом «0». При

этом возможны различные сочетания, т.е. возникают 9 основных типов взаимодействий (Одум, 1986).

10.1.1. Аллелопатия

Аллелопатия (от греч. «allelon» – взаимно и «pathos» – страдание, испытываемое воздействие) встречается в растительном мире довольно широко. Практически каждое растение создает в своем окружении определенную биохимическую среду, благоприятную для одних и вредную для других видов. Первоначально аллелопатию понимали только как вредное взаимодействие и многие авторы до сих пор разделяют это убеждение. Давно отмечен сложный характер взаимодействия, которое может быть односторонним или обоюдным, положительным или отрицательным, может изменяться в течение вегетации. Общим для аллелопатических явлений есть механизм влияния одних видов растений на другие; частное проявляется в конкретных экологических механизмах. В целом аллелопатия выступает как сложное экологическое явление, имеющее различную природу и осуществляемое посредством различных механизмов. В настоящее время известно несколько таких механизмов. В биоценозах (точнее в фитоценозах) наблюдаются самые разнообразные формы взаимодействий. Все они неравнозначны по своей роли в сложении растительного покрова, многие из них функционируют одновременно и параллельно в тех же сообществах, определяя их состав, степень развития отдельных экземпляров и общую биомассу растений.

Давно отмечено и положительное влияние одних растений на другие. Например, при совместной посадке конопли и фасоли последняя не поражается бурой пятнистостью. Если рядом с картофелем растет конопля, то фитофтора не поражает картофель. Конопля угнетает лен, анис, ее – яровая пшеница; клещевину и коноплю не угнетает фасоль; конопля не угнетает фасоль и т.д. Корневые выделения валерианы лекарственной ингибируют процессы роста мака. Выделения из листьев подорожника большого и смывы из них оказались наиболее токсичными для прорастания редиса, в смывах из листьев белены и дурмана обнаружены алкалоиды.

Выделения высших растений можно разделить на активные и пассивные, а выделения отмерших растительных тканей относят к посмертным. Под активными выделениями растений понимают те вещества, которые синтезируются в их организме и выделяются в окружающую среду в результате обменных процессов в виде гуттации, паров эфирных масел, кутикулярных экскретов, корневых экзометаболитов. К пассивным выделениям относят вещества, вымываемые осадками из листьев, соцветий и других надземных органов, а также вещества, образующиеся в результате механических и патологических повреждений и именуемые в литературе фитонцидами. Сумма всех выделений живых и мертвых организмов и отдельных их частей составляет так называемый аллелопатический потенциал, который создает аллелопатическую напряженность среды. Практически все растения обладают аллелопатической активностью в большей или меньшей степени. Химическая природа аллелопатических агентов колинов весьма разнообразна. Среди них отмечены вещества вторичного про-

исхождения (терпеноиды, стероиды, органические кислоты, алкалоиды), вещества, образующиеся в процессе метаболизма, гидролиза и автолиза растительного и микробного происхождения (белки, аминокислоты, пурины, полипептиды).

В зависимости от способности переносить или не переносить собственные выделения все растения разделяют на две группы: аутоотолерантные (переносят собственные выделения) и аутоинтолерантные (не переносят собственные выделения).

10.1.2. Конкуренция

Другой формой антагонистических отношений служит конкуренция, ограничивающая возможность сосуществования. Эта форма взаимоотношений возникает в тех случаях, когда два вида (или больше) используют одни и те же ресурсы. *Конкуренция* – это форма взаимоотношений, возникающая между видами со сходными экологическими требованиями. Если конкурирующие организмы принадлежат к одному виду, то взаимоотношения между ними называют *внутривидовой конкуренцией*; если же они относятся к разным видам, то их взаимоотношения называют *межвидовой конкуренцией*. В обоих случаях некий ресурс (пища, вода, свет, участок местообитания и т.п.), потребляемый одной особью, уже не может быть использован другой особью. Формы конкурентного взаимодействия могут очень различаться – от прямой физической борьбы до мирного совместного сосуществования.

Чаще различают две формы конкурентных отношений. В случае *прямой конкуренции*, или *интерференции*, в биоценозе складываются направленные антагонистические отношения, выражающиеся в разных формах взаимного угнетения: драки, перекрытие доступа к ресурсу, химическое подавление конкурента и т.п. *Косвенная конкуренция*, или *эксплуатация*, выражается в том, что один из видов монополизировал ресурс или местообитание, ухудшая при этом условия существования другого вида, обладающего сходными требованиями к среде или ресурсам. При этом не наблюдается прямых форм воздействия видов друг на друга; успех в конкурентной борьбе определяется биологическими особенностями видов: интенсивность размножения, скорость роста, плотность населения и т.д.

А. Найколсон различал два типа конкуренции (Уиттекер, 1980). Первый тип – это неограниченная конкуренция, при которой каждая особь перехватывает столько ресурса, сколько может, – *конкуренция захвата*. Некоторые виды имеют свои собственные механизмы ограничения численности популяции и этим избавляют размножающихся особей от отрицательных эффектов конкуренции. Например, самцы территориальных птиц устанавливают территории и затем охраняют их от вторжения других птиц пением, что регулирует плотность популяции на определенной территории. Второй тип – *конкуренция борьбы*, вызывающая столкновения или схватки между особями, в результате которых победитель обеспечивает себя достаточными ресурсами. Птицы, которые не способны захватить территорию, поселяются вблизи и попадают в менее благоприятные условия среды, где они могут оказаться более уязвимыми для

хищников и где у них более высокая смертность, чем у особей, имеющих собственную территорию. Для многих видов животных конкуренция обуславливает распространение «излишков» особей в менее подходящие условия среды. Для таких видов сочетание конкуренции с выселением и влиянием хищников на избыток особей может действовать как контрольный механизм, зависящий от плотности популяций.

Классическим примером конкуренции являются опыты начала 1930-х годов отечественного ученого Г.Ф. Гаузе. Проводя эксперименты с двумя видами инфузорий *Paramecium caudatum* и *P. aurelia*, было показано, что в одновидовых культурах нарастание численности популяции обоих видов происходило по классической кривой: сначала наблюдался всплеск численности, а затем кривая выходила на плато. Внутривидовая конкуренция за пищу лимитировала популяцию *P. aurelia* при плотности 240 особей на 0,5 мл стандартной питательной среды, тогда как при удвоении стандартной концентрации пищи культура выдерживала в два раза большую плотность *P. aurelia*. Другой, более крупный вид требовал большего количества пищи, и его допустимая численность в стандартной питательной среде составляла 58 особей на 0,5 мл. В этих культурах конкуренция за пищу, недостаток которой по принципу обратной связи непосредственно и немедленно отражался на росте и воспроизводстве особей, воздействовала стабилизирующе на любую из популяций. В смешанных популяциях по такому типу развивалась только *P. aurelia*, а популяция другого вида постепенно элиминировалась.

На основании данных опытов было сформулировано *правило конкурентного исключения*, называемое также законом Гаузе, который гласит, что два вида не могут сосуществовать, если они зависят от одного и того же лимитирующего их ресурса. Это правило известно также и как принцип Вольтерры–Гаузе. Он непосредственно вытекает из математических моделей, предложенных еще в 1920-х годах итальянским математиком В. Вольтеррой и доказавших состоятельность этих моделей опытов Г.Ф. Гаузе.

Жесткие конкурентные отношения наблюдались при совместном выращивании коловраток *Euchlanis dilatata* и *Brachionus patulus*. Независимо от концентрации корма первый вид всегда вытеснял второй. Такое преимущество в конкурентной борьбе авторы (Нандини, Сарма, 2002) объясняют следующими причинами: 1) большей устойчивостью к нехватке пищи; 2) способностью фильтровать большее количество пищи; 3) высоким репродукционным потенциалом.

Конкурентное исключение – это крайнее следствие конкуренции, которое можно наблюдать в модельных опытах и не всегда удается заметить в природных условиях. Многие виды, сосуществующие в том или ином месте, частично используют одни и те же ресурсы, но перекрытие между ними не настолько велико, чтобы приводить к элиминации одного из них. Тем не менее, каждый вид подавляет популяции другого вида в степени, зависящей от их экологического сходства.

Экспериментальное исследование двухвидового сообщества муравьев показало, что освобождение от давления одного вида *Lasius niger* (конкурента)

вызывает рост продукции половых особей близкого вида – *L. flavus*. В полевых опытах с другими видами муравьев (также трофическими конкурентами) – луговым и прытким степным – временная изоляция гнезд первого вида в течение всего двух дней приводила к всплеску охотничьей активности второго и смещению состава добычи в сторону пищевого спектра конкурента.

При случайной или намеренной интродукции тех или иных видов создается ситуация, подобная лабораторному эксперименту. Когда новые виды превосходят по конкурентоспособности местные виды, иммигранты могут понизить численность локальных популяций или даже элиминировать их. Хрестоматийный пример – взрыв численности популяций кроликов, последовавший за их интродукцией в Австралию, вызвал ухудшение пастбищных условий и тем самым снижение численности многих местных видов травоядных сумчатых, например кенгуру и валлаби (Риклефс, 1979).

Интродукция сига *Coregonus* в озера Швеции в 19 и 20 веках обычно приводила к исчезновению гольца *Salvelinus alpinus* во многих из них (Джиллер, 1988). Смит (Smith, 1966, цит. по Одуму, 1986) описал, как последовательная эксплуатация разных видов в оз. Мичиган в сочетании с интродукцией новых видов и эвтрофикацией привела к чередованию вспышек и падений численности промысловых рыб. К примеру, в результате случайной интродукции паразитической миноги и эвтрофикации озера была практически уничтожена местная форель. Вследствие этого ее место стали замещать ряпушка, сиг, голавль и один вид сельдевых *Pomolobus pseudoharengus*.

В одновидовых сообществах растений конкуренция приводит к изреживанию, т.е. к уменьшению числа особей (явление самоизреживания). В смешанных сообществах, состоящих из растений нескольких видов, элиминация зависит от конкурентной силы и конкурентной выносливости растений разных видов. При одинаковых размерах особей разных видов конкурентная сила зависит от интенсивности ассимиляции, плотности кроны и корневой системы, а конкурентная выносливость – от уровня минимального потребления различных веществ. Быстрее оказываются угнетенными и скорее гибнут растения того вида, конкурентная сила которого меньше, а минимальное потребление выше. Например, в смешанных древостоях из ели и сосны не элиминируются те особи сосны, диаметр которых больше, чем у ели.

В засушливой местности у подножия гор Сьерра-Невада в Калифорнии изучение конкуренции между кустарниками и травянистыми растениями показало, что тот тип растительности, который обосновался первым, эффективно исключал другой тип. Быстрорастущие однолетние растения с глубокой корневой системой снижали содержание влаги в почве до такого уровня, при котором проростки кустарников не могли выжить. Со своей стороны более высокие кустарники затеняют злаки и другие травянистые растения (Риклефс, 1979).

Экологическое высвобождение, следующее за удалением конкурентов, и противоположное ему явление – *экологическая компрессия*, вызываемая введением конкурентов, поддерживают функционирование экосистемы независимо от видового состава сообщества или числа входящих в него видов. Различная величина территорий американского певчего воробья на небольших островах с

разным числом конкурирующих видов птиц демонстрирует значение экологического высвобождения для одного вида. При совместном обитании многих конкурирующих видов типы пищевых ресурсов, доступные певчому воробью, составляют относительно небольшую долю всей имеющейся пищи, остальное же поедают его конкуренты. Для того чтобы успешно размножаться, воробьи должны защищать обширные территории, которые обеспечивали бы их достаточным количеством пищи, а по мере увеличения размеров индивидуальных территорий плотность популяции уменьшается. В тех местообитаниях, где конкурентов мало, воробьи используют более разнообразные типы пищи; при этом они могут удовлетворить свои пищевые потребности на менее обширных территориях, и в результате плотность популяции возрастает.

10.1.3. Хищничество

В самом широком экологическом смысле хищничество представляет собой главную силу, обеспечивающую передвижение энергии и материалов в экосистеме. Поскольку причиной гибели является хищничество, эффективность, с которой хищники находят и схватывают свою добычу, определяет скорость потока энергии от одного трофического уровня к другому. В отличие от конкуренции хищничество – односторонний процесс, т.к. хотя оба вида воздействуют друг на друга, изменения во взаимоотношениях, благоприятные для одного из них, наносят вред другому.

Типичное хищничество встречается тогда, когда одно животное (хищник) ловит, убивает и поедает другое, менее удачливое животное (жертву). Хищниками обычно называют организмы, которые ловят и умерщвляют свою добычу. При этом хищниками могут быть как животные, так и растения. Отличие последних в том, что они ловят свою добычу не активными способами, а поджидают ее.

В широком экологическом смысле хищничество – это любое умерщвление с целью использования в качестве пищи организмами одного вида организмов другого (Уиттекер, 1980). Типичным примером могут являться любые животоядные виды. Для активных хищников характерно специальное охотничье поведение. Если размеры жертв намного меньше размеров питающихся ими животных, то численность объектов питания высока и сами они легко доступны. В таком случае плотоядный вид только ищет и собирает добычу. Подобное «собираение» характерно, например, для многих насекомоядных птиц (ржанок, ласточек и др.). Однако между типичным хищничеством и собирательством возможен ряд переходов. Например, сорокопуты и мухоловки подстерегают и затем нагоняют жертву, т.е. ведут себя как типичные хищники.

В основе хищничества лежат прямые трофические связи. В этом случае совместная эволюция трофически связанных популяций приводит к выработке противоположно направленных коадаптаций; у жертв они способствуют снижению пресса хищников, а у хищников – повышению результативности охоты даже с учетом противодействующих приспособлений жертв.

Поскольку хищники – активные животные, у них вырабатываются определенные приспособления к поиску, преследованию и умерщвлению добычи.

Во-первых, для хищников характерно хорошее развитие органов чувств (зрения, обоняния). Во-вторых, у хищников более сложное поведение, выражающееся в особых способах нахождения, преследования или, наоборот подстерегания, добычи. В связи с этими двумя аспектами у хищников лучше развита и сложнее нервная деятельность. Для хищников характерны и некоторые физиологические перестройки организма. Например, их пищеварительный тракт укорочен, а ферментный комплекс отличается обилием протеолитических ферментов и их высокой активностью. В некоторых случаях (у птиц) могут перевариваться даже кости жертв.

Способы защиты у животных, которые могут быть потенциальными жертвами, также весьма разнообразны. По механизму проявления их можно разделить на *активные* и *пассивные*. В первом случае у потенциальных жертв развиваются разнообразные механизмы избегания, вырабатывается быстрота реакции, инстинкты обманного поведения и т.п. Пассивная защита развивается в основном у малоподвижных животных.

Приспособления жертв для защиты от хищников могут быть различными: 1) морфологическими; 2) поведенческими и 3) физиологическими (Шилов, 1998). *Морфологические* средства защиты – это средства индивидуальной защиты сидячих или малоподвижных животных. К ним можно отнести панцири черепах и броненосцев, раковины моллюсков, стрекательные органы кишечнорастворимых, трихоцисты инфузорий, «колючки» ежей, дикобразов, колючки, волосистый покров некоторых гусениц и многие другие образования. Однако эти приспособления не всегда гарантируют полной безопасности организма. Например, некоторые хищники могут поедать ежей, волосистых гусениц склевывают кукушки и иволги, соловьи способны «околачивать» их для сбивания волосков, а затем уничтожать. *Поведенческие* механизмы защиты направлены на убежание, активную оборону, отпугивание или затаивание. Наиболее эффективными средствами защиты являются самые разнообразные *физиологические* механизмы. У некоторых асцидий в тунике содержится кислый секрет, обладающий отпугивающим действием по отношению к хищным рыбам и ракообразным. Ряд животных обладает ядовитыми железами или выделяет неприятно пахнущие жидкости.

Различают два типа хищников. Хищники первого типа питаются главным образом «бесполезными» для популяции особями, уничтожая больных и старых, более уязвимых молодых, а также не нашедших себе территории особей низшего ранга, но не трогают особей, способных к размножению, которые составляют источник пополнения популяции жертвы. Хищники второго типа так эффективно питаются особями популяции жертвы, что могут серьезно нарушить потенциал ее роста. Однако в данном случае у жертвы обычно есть козырь – она обладает значительной плодовитостью. Например, тля не имеет практически никаких защитных приспособлений (исключение может составлять только криптическая окраска отдельных видов под фон листа или стебля), но она чрезвычайно плодовита. Правда, в случае обнаружения группы тлей хищниками (например, взрослыми или личинками божьих коровок) ее уже ничего не спасет и все скопление будет съедено.

Зависимость скорости потребления пищи отдельной особью хищника от плотности жертвы называется *функциональной реакцией*. При кормлении богомола *Hierodula crassa* мухами *Musca domestica* число съеденных жертв сначала быстро увеличивалось, а затем снижалось и выходило на плато. Достижение функциональной реакцией отдельной особи такого плато обусловлено двумя факторами. Во-первых, по мере того как хищник потребляет все большее число жертв, остается мало времени для его охоты в силу увеличения времени, затрачиваемого на убивание и поедание добычи. Во-вторых, хищники насыщаются и, оказывается, что их желудки все время переполнены. При этом они не могут поедать пищу быстрее, чем в состоянии ее переварить и усвоить.

Увеличение потребления жертвы отдельными особями хищника не может превышать точку насыщения. Дальнейшее увеличение реакции хищника на возрастание плотности популяции жертвы может быть достигнуто только путем увеличения числа хищников за счет либо иммиграции, либо роста популяции, что вместе составляет *численную реакцию* хищника. Многие хищники собираются в тех местах, где их жертва становится многочисленной. Например, плотность популяции славков при локальных вспышках численности жертвы (гусениц еловой листовёртки-почкоеда) достигает 120 пар на 40 га, а в те годы, когда вспышек численности жертвы не происходит, плотность славков равна 10 парам на 40 га.

Колебания численности хищников и жертвы обычно производят впечатление тесно связанных между собой циклов. В 1920-30-х годах А. Лотка (Lotka, 1925) и В. Вольтерра (Volterra, 1926, 1931) предложили математические модели, описывающие одновременные колебания численности популяций хищника и жертвы. Они вывели простую пару уравнений хищничества:

$$\begin{aligned} dN_1/dt &= r_1N_1 - p_1N_1N_2, \\ dN_2/dt &= p_2N_1N_2 - d_2N_2, \end{aligned}$$

где N_1 – плотность популяции жертвы; N_2 – плотность популяции хищника; r_1 – удельная мгновенная скорость увеличения популяции жертвы; d_2 – удельная скорость гибели популяции хищника; p_1 и p_2 – константы хищничества. Каждая из популяций ограничена другой, а эффекты плотности, приводящие к самоограничению, отсутствуют (т.е. отсутствуют члены второго порядка N_1^2 или N_2^2). Таким образом, в отсутствие хищника популяция жертвы растет экспоненциально, а скорость ее увеличения потенциально не ограничена. Произведение плотностей двух видов (N_1N_2) отражает число контактов между ними; после умножения на константу p_2 этот член становится максимальной скоростью увеличения популяции хищника ($p_2N_1N_2$). Тот же самый член, умноженный на константу p_1 , имеет знак минус в уравнении жертвы и отражает уменьшение скорости роста популяции жертвы.

Уравнения решаются, если приравнять dN/dt к нулю, сократить соответствующие N для получения фактической скорости роста и приравнять r_a к нулю. Эти алгебраические преобразования показывают, что популяция жертвы достигает равновесной плотности, когда плотность хищника равна r_1/p_1 ; сход-

ным образом и популяция хищника находится в равновесии при плотности жертвы, равной d_2/p_2 . Следовательно, изоклина каждого вида соответствует какой-то определенной (постоянной) плотности другого вида, и опять-таки при этом отсутствует член, отражающий самоограничение. Ниже определенной пороговой плотности жертвы плотность хищника всегда уменьшается, а выше – увеличивается; точно так же и плотность жертвы растет, если плотность хищника меньше определенного порога, и уменьшается, если она больше его. Совместное равновесие наблюдается в точке пересечения двух изоклин, но плотности жертвы и хищника не сходятся к этой точке. Вместо этого возникают колебания определенной величины, характер которых зависит от начального соотношения плотности хищника и жертвы. Если начальные плотности близки к точке совместного равновесия, то возникают повторяющиеся колебания с низкой амплитудой, если далеки от нее – колебания имеют большую амплитуду. Таким образом, пара упомянутых дифференциальных уравнений имеет периодическое решение, а плотности популяции хищника и жертвы меняются циклически и не совпадают по фазе во времени. Амплитуда колебаний зависит от начальных условий. Система таких повторяющихся незатухающих колебаний в математике называется нейтрально-устойчивой. В биологическом мире нейтральной устойчивости, по-видимому, не существует, поскольку большинство особей и популяций сталкиваются с саморегуляцией, либо с обратной связью зависимости от плотности.

Система хищник–жертва достигает одной из двух возможных точек равновесия или колеблется вблизи этих точек. Положение первой точки определяется главным образом емкостью данной среды для данной жертвы в отсутствие хищников. В этом случае хищник оказывает незначительное воздействие на популяцию жертвы, численность которой в конечном счете лимитируется пищей или каким-нибудь другим ресурсом. Положение другой точки определяется способностью жертвы при гораздо более низкой численности ее популяции находить убежища или укрытия. В этом случае хищник доводит популяцию жертвы до уровня, который гораздо ниже емкости среды, определяемой наличием пищи, и который обуславливается сложностью местообитания. Точка равновесия, достигаемая данной парой видов хищник–жертва, устанавливается в зависимости от соотношения эффективности хищника как охотника и потенциала роста популяции жертвы.

Верхняя точка равновесия во взаимоотношениях хищник–жертва зависит от ограничений, налагаемых на популяцию жертвы внешней средой. Регуляция численности популяции хищника внешними факторами, обусловленная ограниченным числом мест для размножения, недостатком воды и альтернативных пищевых ресурсов, снижает давление, оказываемое на популяцию жертвы хищниками, и повышает регулирующее воздействие внешних факторов.

10.1.4. Мутуализм

Мутуализм (от лат. «mutuus» – взаимный) – это форма симбиоза, при которой два различных организма возлагают друг на друга регуляцию своих отношений с внешней средой. При этом отношения между партнерами характери-

зуются взаимовыгодностью и ни один из них не может существовать без другого (иногда такой тип взаимодействия обозначают как облигатный симбиоз в его узком понимании). Случаи мутуализма чаще всего встречаются у организмов с разными потребностями. Очень часто, например, такие отношения возникают между автотрофами и гетеротрофами. При этом они как бы взаимно дополняют друг друга, т.е. в мутуализме наиболее полно проявляется принцип дополтельности.

Часто упоминаемым классическим примером симбиоза между растениями является лишайник – сожительство водоросли и гриба, образующих особый целостный организм. Связи между партнерами-симбионтами довольно сложны (некоторые авторы называют их «хорошо урегулированным взаимным паразитизмом»). В лишайнике фотосинтезирующие водоросли снабжают гриб углеводами и другими органическими веществами (нуклеиновыми кислотами, протеинами, активаторами роста и др.). Грибы поставляют водорослям влагу и минеральные вещества. Однако при недостатке света и прочих неблагоприятных условиях, угнетающих фотосинтез, водоросли могут получать от грибов и органические вещества, поглощаемые ими из субстрата. С другой стороны, в крайних условиях возможен односторонний паразитизм гриба на водоросли.

Микориза – симбиоз мицелия гриба с корнем высшего растения. Такие растения называют микотрофными или микотрофами. Микориза может быть эктотрофной, когда мицелий гриба оплетает окончания молодых корней и проникает лишь в межклетники наружных слоев покровных тканей, и эндотрофной, когда гифы гриба проникают внутрь клеток паренхимы корня. Первый тип встречается у многих деревьев (дуба, ели, сосны, березы, ивы, некоторых кустарничков), второй – у растений из семейств вересковых, брусничных, грушанковых и др. Перитрофная микориза образует вокруг корней обертку, мицелий при этом не проникает через эпидермис корня. Полагают, что микориза этого типа играет важную роль в создании благоприятной химической «ризосферной среды», способствующей превращению нерастворимых или недоступных минеральных веществ в форму, которая может использоваться корнями.

Еще один пример мутуализма – сожительство высших растений с бактериями рода *Rhizobium* (бактериотрофия). Симбиоз с клубеньковыми азотфиксаторами широко распространен среди представителей семейств бобовых (93% изученных видов) и мимозовых (87%). В корневых клубеньках некоторых древесных и кустарниковых пород (например, ольхи, лоха, облепихи и др.) встречаются представители цианобактерий и актиномицетов (в частности представители рода *Frankia*), также способные связывать атмосферный азот. Высшие растения потребляют азотистые вещества, создаваемые бактериями и актиномицетами, и снабжают их углеводами. Стоит отметить, что некоторые из этих актиномицетов могут существовать и в свободноживущем состоянии без растения.

Нередко муталистические отношения встречаются у животных и растений. Инфузория *Paramecium bursaria* содержит клетки зеленых водорослей в своей цитоплазме. Они способны синтезировать достаточное количество органических веществ, как для себя, так и для хозяина. Содержащиеся в эктодерме

гидры *Hydra viridis* хлореллы продуцируют значительное количество органических веществ, из которых около трети поступает гидре-хозяину. Известно довольно значительное количество эндосимбионтных бактерий, живущих в клетках простейших. Они обнаружены в более чем 100 видах амёб и инфузорий. В некоторых случаях бактерии не способны существовать без хозяина (например, у инфузории-туфельки облигатными эндосимбионтами являются бактерии *Holospira obtusa*, *H. recta*, *Nonospira macronucleata*), в других – бактерии могут вести и свободный образ жизни. Бактерии находятся в специальной симбионтофорной вакуоли, поскольку при вступлении в мутуалистические отношения теряют клеточную стенку. Они снабжают простейших витаминами, ростовыми факторами, аминокислотами и другими соединениями.

Крупные травоядные млекопитающие для переваривания растительных тканей нуждаются в бактериях, живущих в рубце (например, у жвачных). Анаэробные условия в рубце неблагоприятны для роста бактерий (только 10% энергии съеденных растений ассимилируются бактериями), но именно благодаря этим неблагоприятным условиям жвачные вообще могут существовать на таком субстрате, как клетчатка. Основная часть энергии, полученной в результате деятельности микроорганизмов, запасается в жирных кислотах, которые образуются из клетчатки, но не разлагаются дальше. Бактерии, в свою очередь, обеспечиваются «культуральной средой» с постоянными температурными условиями.

Многие авторы считают, что мутуалистические отношения зародились на основе взаимоотношений паразит-хозяин. Довольно яркий пример этому – лишайники. На этих организмах можно наблюдать постепенную эволюцию от паразитизма к мутуализму. У некоторых более примитивных лишайников гриб фактически проникает в клетки водоросли и по существу является паразитом. У эволюционно более развитых видов гифы гриба не проникают в клетки водоросли, но оба организма живут в полной гармонии (Одум, 1986). Азотфиксирующие бактерии, микоризные грибы и кишечные микроорганизмы сначала, по-видимому, представляли собой болезнетворные организмы, а затем в результате сопряженной эволюции с видом-хозяином их взаимоотношения перешли в мутуалистические (Риклефс, 1979).

10.1.5. Протокооперация

В случае *протокооперации* (одного из видов симбиоза) пользу получают оба участника, однако их сотрудничество не является абсолютно необходимым и они могут прожить друг без друга. Подобное сотрудничество можно назвать факультативным симбиозом (в узком его понимании). Приведем несколько примеров протокооперации. Так, муравьи многих видов охотно поедают сладкие выделения тлей, называемые медвяной росой. Но муравьи также приносят большую пользу тлям, оберегая их от хищников и паразитов. Утверждается даже, что муравьи уносят самок тлей на зиму и способны переносить тлей на сочные молодые побеги. Другой пример протокооперации – тропические муравьи-ацтеки *Azteca* и деревья семейства цекропиевых (*Cecropia adenopus*, *Clerodendrum mytесophilum*). В стволах и ветках этих деревьев имеются большие по-

лости, охотно заселяемые муравьями. По-видимому, и муравьи тоже могут приносить пользу цекропиевым деревьям, защищая от других насекомых, прежде всего от муравьев-листорезов, и даже откусывая верхушки побегов лиан, касающиеся дерева. Правда, некоторые исследователи утверждают, что деревья без муравьев совершенно не страдают. Из этих примеров видно, что грань между протокооперацией и мутуализмом довольно призрачна и, видимо, первая форма отношений в процессе эволюции может перейти во вторую.

В случае микроорганизмов несколько видов иногда могут объединяться в *консорциум* (от лат. «consortium» – соучастие). Это структурированная симбиотическая ассоциация из двух или большего числа видов различных микроорганизмов с высокой степенью интеграции их метаболизма. Бактерии объединяются общим межклеточным матриксом, состоящим из полисахаридов, гликопротеинов и других биополимеров. Через слизь матрикса посредством молекулярной диффузии происходит обмен субстратами, продуктами и сигнальными молекулами. Очень интересен *синтрофический* тип кооперативных отношений между микроорганизмами, выражающийся в осуществлении таких процессов, которые в отдельности ни один из видов осуществить не в состоянии. Например, благодаря синтрофным ассоциациям микроорганизмов проходит межвидовой перенос молекулярного водорода.

10.1.6. Комменсализм

Комменсализм (от лат. «com» – с, вместе и «mensa» – стол, трапеза) – форма симбиоза, при котором один из партнеров (комменсал) возлагает на другого (хозяина) регуляцию своих отношений с внешней средой, но не вступает с ним в тесные отношения. Метаболическое взаимодействие и антагонизм между партнерами в такой системе обычно отсутствует. Основой для комменсальных отношений могут быть общее пространство, субстрат, кров, передвижение и чаще всего пища. Комменсализм встречается в природе гораздо реже мутуализма.

Иногда выделяют несколько форм комменсализма. Основными из них являются *квартиранство*, *сотрапезничество* и *нахлебничество*. *Квартиранство* (синойкия) – форма отношений, при которой особи какой-либо популяции используют в качестве укрытий или местожительства жилища или тела особей других популяций. К таким организмам можно отнести все растения эпифиты, использующие другие растения в качестве субстрата для прикрепления. Ряд насекомых обитает в норах грызунов, находя там благоприятные микроклиматические условия. В норах большой песчанки под Ашхабадом найдено 212 видов квартирантов из млекопитающих, птиц, рептилий, амфибий, моллюсков, насекомых, клещей, ракообразных, различных червей и др. Это одна из самых распространенных форм комменсализма. В зависимости от пространственных отношений между видами выделяют несколько форм квартиранства. При эпиойкии квартиранты поселяются на теле хозяина, используя его как субстрат, например, некоторые усконогие рачки на акулах и китах; питаются эти рачки планктонными организмами. Примером энтойкии в теле хозяина при отсутствии пищевых отношений с ним могут служить мелкие рыбки *Fierasfer*, держа-

щиеся в клоаке голотурий *Holoturia tubulosa* и периодически выходящие наружу для питания рачками, или некоторые нематоды, которые живут в кишечнике лошади и питаются находящимися там инфузориями.

Сотрапезничество – одновременное или последовательное потребление какого-либо ресурса особями популяций разных видов. Сотрапезничество широко распространено как в естественных, так и в антропогенных экосистемах. Рыба-прилипала своим спинным плавником (присоской) прикрепляется к коже акул и использует их для передвижения. Многие птицы зимой кормятся на местах пастбы домашних и диких копытных и держатся вместе с их стадами в степи или в лесу. Песцы следуют за белыми медведями на льдах и потребляют остатки их жертв.

Нахлебничество – потребление остатков ресурсов одной популяцией после другой. Недоеденные остатки пищи льва или тигра используются гиенами, способными, в принципе, на самостоятельную охоту.

Множество растений прикреплены к поверхности других растений, которые поддерживают их в качестве опоры (эпифиты). Большинство видов лишайников – это эпифиты на коре деревьев. Некоторые водные животные рождаются на поверхности других животных; в водных сообществах поверхности растений и животных покрыты пленкой из бактерий, водорослей. Во многих случаях сожительство сочетается с сотрапезничеством. Пластинчатожаберный моллюск *Montacuta ferruginosa* селится у порошницы морского ежа. Живущий в извивах раковины рака-отшельника кольчатый червь рода *Nereis* поедает остатки пищи хозяина раковины. Разновидностью комменсализма является поселение животных в дуплах растений или под их корой, а также водорослей в шерстном покрове млекопитающих.

10.1.7. Паразитизм

Паразитизм в широком плане представляет собой форму взаимоотношений между организмами разных видов, при которых один организм (паразит) использует другого (хозяина) в качестве среды обитания и источника пищи, возлагая при этом частично или полностью на хозяина регуляцию своих отношений с внешней средой. По сравнению с другими типами межвидовых отношений, паразитизм – преимущественно экологическое понятие, поскольку оно определяет среду обитания, хотя и своеобразную, одного из видов. Паразитизм можно рассматривать также в узком плане только по отношению к животным как взаимодействие представителей двух уровней консументов, поскольку паразиты растений являются потребителями первичной продукции и в этом отношении подобны фитофагам, хотя отличаются от них теснотой связи с организмом хозяина.

Наиболее общее биологическое преимущество паразитизма выражается в экономии расходования энергии на различные адаптации, не связанные с прямым поддержанием жизненных функций. Приспособления паразитов направлены в основном на формирование определенных способов фиксации: зацепок, крючков, присасывательных ямок, присосок и др.

Паразитизм распространен очень широко; большая часть или все особи большинства видов несут или содержат в себе паразитов. Паразитизм чаще встречается среди низших, преимущественно мелких животных. К полностью паразитическим классам относятся Trematoda, Cestoda, Acanthocephala и нескольких других. В целом паразитами являются примерно 4–6% от всех видов животных и порядка 500 видов цветковых растений.

В отличие от хищников паразиты используют другую стратегию. Целью хищника является уничтожить жертву, и все его приспособления направлены на это. Однако для паразита главное – не уничтожить хозяина, т.к. при его гибели погибает и сам паразит, а сделать так, чтобы хозяин нормально существовал и служил источником питания как можно дольше. Паразит и хозяин в процессе совместной эволюции приходят к определенному, хотя и шаткому, равновесию: приспособления паразита снижают его вирулентность, а приспособления хозяина (иммунитет и устойчивость) снижают опасность паразита для его здоровья.

Если же равновесие нарушается и паразитический вид все же убивает часть особей хозяина, подвергшихся его нападению, то возможны два генетических последствия. Во-первых, умирают или прекращают воспроизводство наиболее уязвимые особи хозяев, которые поэтому не в состоянии передавать свои генетические признаки. Паразит вызывает дифференцированный отбор в пользу менее уязвимых особей хозяина и их генетических свойств. В связи с этим виды хозяев эволюционируют в направлении увеличения устойчивости к инфекции или в направлении выносливости к паразитам (или комбинации большей устойчивости и выносливости). Во-вторых, сильный паразит, если он убивает своего хозяина (а значит, и самого себя) до того, как даст потомство, также не в состоянии передавать свои родительские признаки. Умеренный же паразит одних и тех же видов репродуцирует и передает по наследству присущие ему признаки. Таким образом, в популяциях паразитов и хозяев идет соответствующий дифференцированный отбор, ведущий к уменьшению вредоносности паразита; этот отбор может быть рассмотрен как тип обратной связи, изменяющий генетические характеристики паразита.

Среди паразитов различают *эктопаразитов*, большая часть тела которых находится вне хозяина и лишь органы питания внедряются в его живые клетки; и *эндопаразитов*, все или почти все тело которых находится внутри хозяина. В последнем случае паразит лучше обеспечен питанием и лучше защищен от внешней среды, однако погибает вместе с хозяином. Примеры животных эктопаразитов: пиявки, вши, блохи, клещи и др. Из эндопаразитов широко известны простейшие (балантидий, трихомонада, трипаносома, малярийный плазмодий) круглые черви (ришта, аскариды, трихина), плоские черви (цепни, двуустки, ремнецы).

Имеются паразиты *облигатные* и *факультативные*. Первые ведут исключительно паразитический образ жизни и без хозяина выжить не могут. К ним относятся многие паразитические черви из классов Trematoda и Cestoda. Факультативные паразиты могут питаться и мертвыми остатками организмов, т.е. ведут свободный образ жизни. Однако при некоторых условиях они пере-

ходят к паразитизму. Например, лямблия обитает в пищеварительном тракте человека и прикрепляется к стенке кишечника. Обычно она ведет себя как сожитель, не причиняющий вреда хозяину (явление комменсализма), но при ослабленном иммунитете у человека развивается лямблиоз, выражающийся в общей интоксикации организма.

Возможны два типа паразитизма: *временный* и *стационарный* (или постоянный). В первом случае паразит проводит на теле хозяина лишь то время, которое необходимо для питания (комары, слепни, пиявки и др.). Типичный пример такого паразитизма – кровососание на позвоночных. Стационарные паразиты всю свою жизнь или же определенный ее период проводят на хозяине, оставаясь там и после питания, или же обитают внутри хозяина (эндопаразиты). Типичные примеры – вши, блохи, мухи-кровососки, сбрасывающие крылья после достижения жертвы.

Паразиты могут иметь одного хозяина (специфические) и нескольких. Например, свиной цепень имеет только одного окончательного хозяина – человека. Многие виды блох и вшей являются специфическими и паразитируют на определенных хозяевах.

Клептопаразитизм (от греч. «klepto» – ворую) – это насильственное присвоение одной особью корма, добытого другой особью, реже овладение кормом в присутствии владельца. Он широко распространен среди рыб, птиц и млекопитающих, реже – у насекомых. Вариант жесткого клептопаразитизма получил название «пиратства». Давление пиратства может быть очень сильным: настойчивые пираты могут поставить популяцию вида-поставщика на грань краха. Например, гиены похищают до 25% добычи у африканских диких собак, что вынуждает их увеличивать время охоты с 3 до 12 ч в сутки и приводит к истощению и сокращению популяций, обитающих вместе с гиенами на открытой местности.

Гнездовой паразитизм свойственен некоторым позвоночным животным. Обыкновенная кукушка откладывает свои яйца в гнезда более 100 видов птиц, преимущественно мелких воробьиных. Птенцы паразитического вида вылупляются быстрее, чем птенцы хозяина. Вылупившийся кукушонок выталкивает яйца и птенцов своих хозяев и получает всю пищу от приемных родителей.

В природе встречаются случаи так называемого *инквилинизма* (от лат. «inquilinus» – пришелец, арендатор, жилец), при котором животное использует укрытие, сделанное хозяином, а также запасы его пищи, предварительно убивая и съедая хозяина. Здесь хищничество сочетается с подобием паразитизма. Так, личинки некоторых ос-наездников сначала высасывают личинку-галлообразователя, а потом питаются стенками самого галла. Аналогичным образом самки некоторых муравьев проникают в гнезда других видов, убивают находящихся там самок и замещают их. Такое гнездо с чужой самкой живет не более двух лет, пока сохраняются рабочие гнезда-хозяина. Некоторые мухи откладывают яйца в раковины моллюсков, затем их личинка питается тканями моллюска и превращается в пупарий, используя раковину как убежище.

Форма паразитизма, при которой одна популяция использует другую для обеспечения собственной жизнедеятельности, называется *рабовладельчеством*.

Так, муравьи-амазонки похищают личинок и куколок из других муравейников, выводят из них взрослых насекомых, которые выполняют работы по уходу за потомством хозяев, а также по уходу и достройке жилища.

Есть еще одна категория паразитов – это *паразитоиды*, организмы, во взрослом состоянии близкие по размерам к хозяину, развивающиеся на личиночной стадии в организме хозяина и приводящие к его гибели или кастрации. Яйца они откладывают в других насекомых (на ранних стадиях их развития), а выходящие из них личинки в конце своего пребывания в организме хозяина вызывают его гибель.

Среди растений встречаются полные паразиты и полупаразиты. Особой формой паразитизма отличаются деревья-душители (фикусы). Паразиты встречаются в основном среди грибов и бактерий, и в меньшей степени они распространены среди цветковых растений. Известны некоторые паразитические водоросли. Совсем нет паразитов среди мхов, папоротников, голосеменных. Растения паразитируют в основном на растениях, но некоторые (главным образом бактерии, отчасти грибы) также на животных и человеке, например энтомофторовые грибы – на мухах, патогенные грибки – на коже человека.

У растений-эктопаразитов большая часть тела находится вне хозяина, а в него внедряются присоски (гаустории). У растений-эндопаразитов почти все тело помещается внутри тканей хозяина, наружу выходят лишь органы размножения. Классический пример – виды рода *Rafflesia*, у которых вегетативное тело – это нити, напоминающие гифы гриба, погруженные в ткани питающего растения; снаружи развиваются лишь огромные (до 1 м в диаметре) цветки. У многих паразитических грибов тело находится в межклетниках высшего растения, а в клетки внедряются гаустории. К эктопаразитам можно отнести и некоторые виды мучнисторосяных грибов.

Поскольку растения-паразиты питаются за счет хозяина, они утратили способность к фотосинтезу, что привело к утрате хлорофилла (у некоторых заразах удастся обнаружить лишь его следы). В эволюционном ряду растений-паразитов по мере усиления паразитических свойств сокращается ферментный аппарат, остаются лишь специализированные ферменты, позволяющие паразитировать на узком круге хозяев. Такая биохимическая специализация послужила основой строгой избирательности многих паразитов по отношению к растениям-хозяевам.

Явления *сверхпаразитизма* (существование паразита на паразите) в растительном мире довольно редки. К ним относятся, например, случаи поселения одного вида омелы (*Viscum moniliforme*) на другом (*V. orientate*) в лесах тропической Индии.

10.1.8. Взаимоотношения растений и животных

Отношения растений и животных в сообществах очень разнообразны. Зеленые растения представляют первый трофический уровень – первичных продуцентов органического вещества, за счет которых живут организмы второго трофического уровня – фитофаги (многие организмы, в том числе животные). Поэтому наиболее прямая и ощутимая форма влияния животных на растения –

потребление растительной массы в пищу. В начале практически любой трофической цепи находится зеленое растение.

Растительноядные животные обычно питаются определенными растениями: или одним видом (монофаги), или группой близких видов (олигофаги). Реже встречаются фитофаги многоядные (полифаги). Монофагами очень часто являются различные беспозвоночные, в частности насекомые. Среди них есть виды, специализирующиеся исключительно на питании одним видом растения, без которого их жизненный цикл может прерваться.

Влияние, оказываемое растительноядными животными на популяции растений, различается в зависимости от того, поедают ли они растения целиком или же объедают только отдельные их части. Виды растений, часто повреждающиеся животными-фитофагами, обладают определенными защитными приспособлениями и реакциями. Защитой от поедания служат различного рода выросты, колючки, опушение и т.д.

Такие растительные яды, как гиперин, дигиталис, кураре, стрихнин и никотин, могут справиться с большинством растительноядных животных. Например, у мухомора вырабатывается целая группа отравляющих веществ: мускарин, мускаридин, холин, бетаин, путресцин, буфотенин, иботеновая кислота; у белокрыльника ядовиты все органы, которые содержат сапонины и ароин.

Одним из видов защитных реакций растений относится их способность быстро восстанавливаться после поедания фитофагами. После вспышек массового размножения насекомых у многих древесных растений трогаются в рост спящие почки, что позволяет восстановиться некоторой части фотосинтезирующей биомассы. У трав широко распространено отрастание вегетативных органов после их стравливания, причем во многих местах образуются розеточные побеги. К физиологическим ответным реакциям на поедание можно отнести увеличение фотосинтетической активности листьев, оставшихся несъеденными, что позволяет растениям сохранить общую продуктивность фотосинтеза. Деревья при повреждении их стволов ксилофагами образуют защитные ткани (калусы), выделяют смолы и камеди; это одновременно и закупоривание раны, и способ защиты от дальнейшего проникновения вредителей.

Однако животные в растительных сообществах – это необходимость. Она возникает в связи с тем, что животные-фитофаги являются одним из естественных звеньев потока энергии и круговорота веществ. При потреблении значительного количества фитомассы во время вспышек размножения насекомых-фитофагов резко ускоряется процесс минерализации органического вещества и, соответственно, его возврат в биологический круговорот. Важная сторона деятельности животных состоит также в перераспределении органических остатков по территории; без их участия они распределялись бы гораздо менее равномерно.

Влияние выпаса диких копытных (антилоп, тарпанов) сыграло важную роль в формировании степной растительности, примерно так же, как огромные стада бизонов – в формировании растительного покрова североамериканских прерий. Об этом свидетельствуют многолетние опыты, проведенные в степном заповеднике «Аскания Нова». На огражденных и невыпасаемых участках нака-

пливался степной войлок, ухудшались водный режим и аэрация почвы, что привело к затрудненному возобновлению и выпадению характерных и ценных степных растений, а затем к деградации степного травостоя. Очевидно, выпас в небольших дозах – это естественный и необходимый фактор, поддерживающий существование степной растительности.

Разнообразные связи охватывают растения и животных, которые либо опыляют растения, либо переносят их семена. Некоторые экологи говорят о подобных взаимоотношениях как о мутуализме. Однако такие зависимости не являются мутуалистическими в обычном смысле, т.к. в этих случаях нет тесной и непрерывной совместной связи особей двух видов. С другой стороны, два вида могут быть некоторым образом зависимы один от другого и адаптированы друг к другу. Многие удивительные приспособления в отношении цвета, формы и предлагаемой пищи (нектар или пыльца) цветков растений связаны с поведением опыляющих их животных. В тропиках многие из этих адаптации в высшей степени специализированны.

Животные играют немаловажную роль в распространении плодов, семян, спор растений. Явление зоохории имеет определенные экологические закономерности и зависит от местообитания растения и характера его контактов с животным-переносчиком. Произрастающие на открытых местах растения чаще образуют эпизоохорные семена и плоды, разносимые на поверхности тела животного. Такие плоды и семена имеют различные приспособления для закрепления и удержания (крючки, выросты, шипы, прицепки и т.д.). В кустарниковом ярусе лесов, где обитает много птиц, преобладают эндозоохорные виды, чьи плоды и семена имеют яркую окраску, привлекающий птиц сочный околоплодник и потому охотно поедаются и распространяются птицами. Таковы плоды лесных кустарников: бересклетов, боярышников, шиповника, калины, тиса. Плотная механическая ткань защищает семена от повреждений, поэтому они проходят пищеварительный тракт животных.

§ 11. Экологические ниши и жизненные формы

11.1. Экологическая ниша

Термин «ниша» введен Дж. Гриннелом (1914) с целью обозначения самой мелкой единицы распространения, в пределах которой данный вид удерживают его структурные и инстинктивные ограничения. Он подразумевал, что ниши разных видов не перекрываются. Уточненное формальное и потенциально количественное определение этого термина дано Дж. Хатчинсоном (1957), который первым сформулировал это понятие как представление обо всей сумме связей организма данного вида с абиотическими условиями среды и другими видами живых организмов. Позднее Ю. Одум (1959) определил экологическую нишу как «положение, или статус, организма в сообществе и экосистеме, вытекающее из его структурных адаптаций, физиологических реакций и специфического поведения (унаследованного и/или приобретенного)». Он подчеркивал, что «экологическая ниша организма зависит не только от того, где тот живет,

но и от того, что он делает». Место, где организм живет или где его можно встретить, называется *местообитанием*. По образному выражению Ю. Одума, местообитание – это «адрес» организма, а ниша – его «профессия». В современном понимании *экологическая ниша* – это совокупность всех факторов среды, в пределах которых возможно существование вида в природе.

Дж. Хатчинсон подразделил видовую нишу на *фундаментальную*, которая охватывает все множество оптимальных условий, в которых данный вид может обитать в отсутствие врагов, и *реализованную* – фактический комплекс условий, в которых вид обычно существует. Фундаментальную нишу иногда называют *преконкурентной*, или *потенциальной*, а реализованную – *постконкурентной*, или *фактической*, нишей. Реализованная ниша как бы вложена в фундаментальную: она почти всегда меньше фундаментальной из-за наличия самых разнообразных биотических взаимодействий, приводящих к тому, что в некоторых конкретных местообитаниях данный вид не может существовать, хотя условия в них и не выходят за пределы фундаментальной ниши.

Большинство организмов не обитает в своей потенциально фундаментальной нише, а вследствие взаимоотношений с другими организмами занимает меньшую по размерам реализованную нишу. Главными взаимоотношениями обычно считают хищничество и конкуренцию. Последняя связана с теорией ниши через концепцию перекрывания ниши. Виды склонны частично разделять между собой свои фундаментальные ниши, и в результате на один и тот же ресурс одновременно претендуют две и более популяции. По терминологии Дж. Хатчинсона, «гиперпространство» ниш одних видов включает в себя также части «гиперпространств» других видов, т.е. они перекрываются друг с другом. Если перекрывание незначительно или ресурсы более чем достаточны, то виды с перекрывающимися нишами могут сосуществовать в практически раздельных и почти фундаментальных нишах. В перекрывающихся частях любых двух ниш может произойти конкурентное исключение. Перекрывание ниш происходит тогда, когда две организменные единицы используют одни и те же ресурсы или другие переменные среды. По терминологии Хатчинсона это означает, что каждый n -мерный гиперобъем включает в себя часть другого или что некоторые точки двух множеств, которые составляют их реализованные ниши, идентичны. Перекрывание считается полным, если две организменные единицы характеризуются идентичными нишами; если две ниши полностью различны, то перекрывания не наблюдается. Обычно ниши перекрываются только частично, при этом одни ресурсы являются общими, а другие используются исключительно одной или другой организменной единицей.

Т. Шенер (1974) проанализировал 81 случай совместного обитания близких видов животных. Он показал, что трех, а нередко и двух факторов бывает достаточно для разделения ниш сосуществующих видов. Правда, используемые Т. Шенером «факторы» (местообитание, пища, время активности) сами по себе обобщают целый ряд более элементарных биотических и абиотических показателей среды или взаимоотношений организмов со средой (Гиляров, 1990). По подсчетам Шенера, наиболее часто наблюдается расхождение видов в пространстве, реже – по пище, а наиболее редко – по времени активности. В евро-

пейских лесах насекомоядные птицы, питаясь на одном дереве, избегают конкуренции за счет разного характера поиска пищи: поползши при быстром осмотре дерева схватывают всех попавших насекомых, пищухи очень тщательно осматривают все трещинки деревьев.

11.2. Жизненные формы растений и животных

Сочетание экологической адаптивной характеристики с рядом морфологических признаков приводит нас к представлению о жизненной форме. Жизненные формы сначала были выделены у растений. Еще Теофраст классифицировал растения, выделяя среди них деревья, кустарники, полукустарники и травы. Термин «жизненная форма» был впервые употреблен в 1884 г. датским ботаником Е. Вармингом, который понимал под этим «форму, в которой вегетативное тело растения находится в гармонии с внешней средой в течение всей его жизни, от колыбели до гроба, от семени до отмирания». Первое определение жизненных форм было разработано в начале девятнадцатого века, когда Александр Гумбольдт создал первую классификацию экологических типов растений, основываясь на конвергентном подобию, возникающем благодаря сходной роли в биоценозах различных ландшафтов.

Жизненная форма – это сходная морфоэкологическая организация (габитус) группы организмов на любой фазе жизненного цикла с разной степенью родства, отражающая характерные черты их образа жизни в определенной экосистеме и возникающая в результате параллельной и конвергентной эволюции под влиянием сходных факторов естественного отбора (Шарова, 1987). Система жизненных форм классифицирует не сами организмы, а их адаптации или системы адаптации. Понятия «экологическая ниша» и «жизненная форма» отличаются друг от друга как «рабочее место» и «реально работающий на этом месте» (Чернышев, 1996).

Наиболее часто применяется иерархический тип классификации жизненных форм, в которых имеется несколько рангов подразделений. Как правило, порядок этих рангов выбирается произвольно, в зависимости от того, что считает автор классификации более существенным.

11.2.1. Жизненные формы растений.

В 1903 г. датский ботаник Кристен Раункиер предложил систему классификации растений, основанную на положении их почек возобновления, и обнаружил, что распространение главных выделенных им категорий хорошо совпадает с распределением климатических условий. Раункиер различал пять основных жизненных форм.

Фанерофиты (от греч. «фанерос» – видимый) – растения, у которых почки возобновления расположены высоко над землей. Сюда принадлежат главным образом деревья и кустарники. Раункиер весьма подробно подразделил эту группу, выделив 15 подтипов по признакам размеров, длительности жизни листьев и степени защищенности почек возобновления. Отдельно выделен подтип стеблесуккулентных фанерофитов (древесные кактусы, молочаи и др.). В группу фанерофитов отнесены также растения совсем иной морфологии и биологии,

но подходящие под определение фанерофитов по пространственному положению почек возобновления (эпифиты, растущие на деревьях и кустарниках).

Хамефиты (от греч. «хаме» – приземистый, карликовый) – невысокие растения с почками возобновления на зимующих побегах, расположенных вблизи поверхности земли (реже на поверхности). Зимуют они под защитой снежного покрова (а в более теплых областях почки частично укрываются отмершими частями растений). Среди хамефитов есть кустарнички с вечнозелеными (брусника, вороника, линнея) или опадающими (черника, голубика) листьями, а также полукустарнички, у которых в неблагоприятный период отмирают не только листья, но и части побегов; особенно много таких видов в средиземноморском климате, где отмирание части побегов происходит в засушливый период. К группе хамефитов относятся и некоторые травянистые растения, сохраняющие на зиму лежащие или приподнимающиеся побеги с почками на их концах и в пазухах отмерших листьев.

Гемикриптофиты (от греч. «криптос» – тайный) – травянистые многолетники, у которых надземные органы (или их большая часть) в конце вегетации отмирают, а почки возобновления находятся на уровне почвы и защищены собственными отмершими листьями, листовенной подстилкой и снегом. Морфологически эта группа довольно разнообразна: у одних видов имеются несколько удаленные от основания воздушные побеги с почками, зимующие при благоприятных условиях, а также надземные или подземные столоны. У других растений листья собраны в виде розетки у основания побега (к примеру, одуванчик, росьянка, примула).

У **криптофитов** почки возобновления располагаются под землей (геофиты) или на дне водоемов (гидрофиты). Геофиты – травянистые многолетники, имеющие зимующие почки на подземных органах. По характеру подземных органов различают луковичные геофиты (тюльпаны, луки, пролески, гусиный лук и др.), клубневые (цикламен, хохлатка, чистяк и др.), корневищные (ландыш, кипрей и др.), корневые (многие сорняки). Углубление в почву наиболее уязвимых частей растения служит весьма эффективной защитой, как от холодного, так и от засушливого периода. Этим объясняется широкое распространение геофитов в различных климатических условиях. К этой группе относятся многие лесные травы, весенние эфемероиды степей, пустынь, листовенных лесов (многолетники с коротким циклом вегетации и длительным летним покоем). Запасание значительных количеств питательных веществ в подземных органах дает возможность быстро возобновить развитие весной, а для эфемероидов – возможность стремительного роста и начала цветения в очень ранние сроки, когда температурные условия для фотосинтеза еще мало благоприятны. Гидрофиты – водные растения с плавающими или погруженными листьями, отмирающими на зиму; почки возобновления зимуют на дне водоема, на многолетних корневищах (кувшинки, кубышки) или в виде турионов, опускающихся на дно осенью и всплывающих к весне (водокрас, ряски, рдесты и др.).

Терофиты (от греч. «терос» – лето). К этой группе относят растения, переживающие неблагоприятный период в виде семян или спор. Важнейшая адаптивная черта этой жизненной формы – способность быстро проходить го-

личный цикл развития от семени до семени, используя благоприятные сезонные экологические ниши, иногда весьма кратковременные. Во многих отношениях семена (споры) представляют наиболее надежный способ переживания неблагоприятного сезона, поскольку они снабжены защитой как морфологической (плотные наружные покровы), так и физиологической (состояние покоя, исключающее возможность несвоевременного прорастания даже при случайном кратковременном возврате благоприятных условий). Эфемеры известны не только в аридных, но и в достаточно увлажненных районах, где они встречаются в местообитаниях с очень коротким периодом, благоприятным для вегетации.

Система жизненных форм Раункиера далеко не универсальна. Выявлено много растений, которые не «вписываются» в эту систему. Особенно значительное количество таких отклонений зафиксировано в тропиках, поскольку в этих местах отсутствуют сезонные понижения температур, от которых требовалось бы защищать почки возобновления: температура в течение года настолько постоянна, что ее годовые колебания, как правило, не превышают суточных.

11.2.2. Жизненные формы животных

В отличие от экологии растений в экологии животных система жизненных форм разработана гораздо лучше. А.Н. Формозов на основе среды обитания млекопитающих выделил следующие адаптивные типы: 1) наземные формы, 2) подземные (землерои), 3) древесные, 4) воздушные и 5) водные. Между типами есть переходы. Общая для насекомых общая классификация была предложена В.В. Яхонтовым (1969). В ней за основной критерий принято местообитание насекомых. Он различал 7 основных категорий жизненных форм, каждая из которых в свою очередь делится соответственно специализации вида: 1) геобионты – обитатели почвы; 2) эпигеобионты – насекомые, живущие на поверхности почвы; 3) герпетобионты – насекомые, живущие среди растительных и других органических остатков на поверхности почвы (очевидно, что насекомые, относящиеся к этой категории, являются или геобионтами, или эпигеобионтами); 4) хортобионты – обитатели травяного покрова; 5) тамнобионты – обитатели кустарников и дендробионты – обитатели деревьев могут рассматриваться из-за сходства приспособлений как одна жизненная форма; 6) ксилобионты – обитатели отмершей древесины; 7) гидробионты – водные насекомые.

В пределах каждой категории В.В. Яхонтов различал равноценные по рангу жизненные формы. Так, среди эпигеобионтов он выделял, в частности, псаммобионтов, живущих на поверхности песка, петробионтов, заселяющих каменистые участки, и галобионтов – обитателей засоленных участков. Среди хорто-, тамно- и дендробионтов он различал эндо- и эктобионтов, т.е. насекомых, живущих внутри растительных тканей или на поверхности растений. Таким образом, в данной классификации используются только два ранга признаков.

Кроме этой классификации жизненных форм были разработаны и другие для многих отрядов или семейств: поденок, личинок стрекоз, саранчовых, ногохвосток, жуков-чернотелок, муравьев, личинок и имаго комаров-галлиц, личинок двукрылых, личинок и имаго журилиц и др. В ряде случаев классифици-

руют насекомых, не принадлежащих к какому-либо одному таксону, но объединенных местообитанием или питанием.

Система жизненных форм саранчовых была разработана Г.Я. Бей-Биенко (Андрианова, 1970). Саранчовые как целая группа насекомых в отряде прямокрылых характеризуются фитофагией, многоядностью и тесной зависимостью в распределении по территории от растительного покрова. Специфические свойства саранчовых ярко проявляются в выборе ими местообитания. Поскольку густота растительного покрова определяет микроклимат данного участка территории, то система была связана именно с ним. Было выделено несколько жизненных форм.

I класс. Обитатели растений, или фитофилы.

1) Обитатели толщи травяного покрова;

2) Обитатели кустарников и деревьев.

II класс. Обитатели поверхности почвы, или геофилы.

1) Открытые геофилы (обитатели открытых участков на поверхности почвы) Среди них могут быть специализированные псаммобионты (предпочитающие песчаные участки), приспособленные к жизни и передвижению на рыхлых песках, а также петробионты – обитатели каменистого субстрата.

2) Скрытоживущие геофилы (герпетобионты) – обитатели поверхности почвы, покрытой растительным покровом, опавшей листвой и другими растительными остатками. Особенность этих саранчовых – жизнь в затененных местах и требовательность к влаге.

Приведенные выше жизненные формы саранчовых охватывают только наиболее типичные и резко выраженные случаи. Между ними возможны разнообразные переходы. Г.Я. Бей-Биенко отмечает консервативность жизненной формы, устойчивость. Однако это наследственно закрепленное свойство не закрывает путей для дальнейшего развития и приспособления вида и даже выработки признаков новой жизненной формы. Необходимость морфоэкологической перестройки вида возникает при его расселении и проникновении в другие зоны, что ведет к изменению характера местообитаний.

§ 12. Трофическая структура биоценозов

Важнейший вид взаимоотношений между организмами в биоценозе, фактически формирующий его структуру, – это пищевые связи. Основная функция биоценозов – поддержание круговорота веществ в биосфере – базируется на этих связях. При всем многообразии видов, входящих в состав ценоза, каждое сообщество включает представителей трех принципиальных экологических групп организмов – продуценты, консументы и редуценты.

12.1. Пищевые сети и уровни

Любое сообщество можно представить в виде пищевой сети, которая является схемой всех трофических связей между видами, входящими в его состав. Пищевая сеть обычно состоит из нескольких пищевых цепей. *Пищевая цепь* –

это последовательность организмов, в которой каждый из них съедает или разлагает другой. Она представляет собой путь движущегося через живые организмы однонаправленного потока поглощенной при фотосинтезе малой части солнечной энергии. В итоге эта энергия возвращается в окружающую природную среду в виде низкоинтенсивной тепловой энергии. По ней также движутся питательные вещества от одного трофического уровня к другому. Такие уровни образуются популяциями нескольких видов, которые объединены местом в общей системе круговорота веществ и потока энергии. Совокупность трофических уровней образует целостную трофическую структуру биоценоза.

Практически в любом, за редкими исключениями, биоценозе выделяют несколько трофических уровней. Первый уровень, или уровень первичной продукции, представлен *первичными продуцентами*, или *автотрофами*. На этом уровне утилизируется внешняя энергия и создается масса органического вещества. К продуцентам относятся растения, обладающие хлорофиллом, т.е. способные создавать органику. В наземных сообществах такой синтез осуществляют в основном цветковые и голосеменные растения, вспомогательную роль играют папоротникообразные и мхи. В водной среде в роли основных организмов-продуцентов выступают планктонные микроводоросли (диатомовые, зеленые и др.), а также небольшое количество макроводорослей; в пресных водах – также небольшое количество цветковых растений.

Потребители первичной продукции образуют обычно не более 3–4 трофических уровней. *Первичными консументами*, т.е. потребителями продуцентов, являются в основном фитофаги (растительноядные животные). Существует и небольшое количество паразитических форм, которые питаются растениями. К ним относятся растения-паразиты и животные – паразиты растений (нематоды). В наземных сообществах фитофагами являются насекомые, грызуны, птицы, копытные; в водной среде – мелкие ракообразные, моллюски, ряд позвоночных (игуаны, личинки земноводных, рыбы и др.). *Вторичные консументы* питаются фитофагами, т.е. сами являются зоофагами. Они относятся к самым разным систематическим группам. К *третичным консументам* принадлежат плотоядные, которые в свою очередь питаются вторичными консументами. Это могут быть паразиты или сверхпаразиты. Некоторые экологи (Р. Дажо) к данному уровню относят хищников, которые активно охотятся на добычу, другие (И.А. Шилов) относят таких животных к вторичным консументам, но выделяют их в отдельный подуровень.

Однако в ряде случаев бывает довольно трудно отнести тот или иной вид к какому-либо трофическому уровню. Дело осложняется тем, что организм может потреблять не только продуцентов, но и консументов. Многие плотоядные в тех случаях, когда их обычная добыча труднодоступна, питаются плодами и другими частями растений. Некоторые плотоядные поедают как других плотоядных, так и растительноядных. Например, для совы не имеет значения, съест ли она растительноядную полевку или плотоядную землеройку. Некоторые растения, в частности насекомоядные должны быть отнесены ко вторичным консументам. С другой стороны, эти же растения нормально фотосинтезируют и являются продуцентами. Обычно считают, что такие организмы представля-

ют сразу несколько трофических уровней, а их участие в каждом из них пропорционально составу их диеты.

Не менее важным звеном любой пищевой сети являются *деструкторы*, или *редуценты*. Это организмы, разлагающие органические вещества. В основном они представлены микроорганизмами (бактериями, грибами), поселяющимися в трупах, экскрементах и постепенно их разрушающие. Благодаря их деятельности происходит возврат элементов в фонд питательных веществ. Грибы в основном принимают участие в разложении клетчатки, бактерии – в разрушении животной органики.

Обычно пищевые цепи начинаются с первичного продуцента – зеленого растения. Они могут быть как короткими, так и более длинными. Такие цепи, связанные с синтезом и трансформацией органического вещества в трофических сетях, относятся к так называемым «цепям выедания», или «пастбищным цепям». Существует и другой тип – *детритные цепи*, или «цепи разложения», когда консументами выступают детритоядные организмы, относящиеся к разным систематическим группам. Это могут быть и позвоночные (птицы и млекопитающие-падальщики), и мелкие беспозвоночные (некоторые ракообразные, дождевые черви, жуки, микроартроподы и др.), бактерии, грибы.

Детритные цепи начинаются с особой группы консументов – сапрофагов, разлагающих мертвую органику. В большинстве случаев деятельность всех групп организмов отличается хорошей согласованностью. Дело в том, что каждый из сапрофагов разлагает погибшую органику до определенного момента, который лимитируется его возможностями (типом питания). Так, крупные беспозвоночные разрушают ее механически, разделяя на отдельные мелкие части, затем в дело вступают другие деструкторы, которые способствуют превращению сложных органических веществ в простые.

С точки зрения использования энергии детритоядные организмы не слишком сильно отличаются от консументов других типов. Основная масса деструкторов в наземных биоценозах сосредоточена в подстилке и в почве. Более 90% чистой первичной продукции леса потребляется детритоядными организмами и только 10% растительноядными. Питание детритоядных организмов находится в обратной зависимости от перевариваемости свежей пищи, поэтому в планктонных водных сообществах детритоядные организмы играют менее важную роль, чем в наземных.

Пастбищные и детритные цепи представлены в биоценозах чаще всего одновременно, но обычно доминирует одна из них. Как правило, в водных экосистемах преобладает первый тип, а в наземных – второй. Но в ряде случаев в водной среде может присутствовать только детритный путь. Это относится к специфическим условиям, таким, как абиссаль. Зона морского дна на глубинах 3000–6000 м характеризуется полным отсутствием света, и жизнь существует только за счет органического вещества, поступающего из поверхностных слоев океана в виде фекалий и остатков умерших животных (так называемый «дождь трупов»), а вблизи континентального склона еще и за счет сноса растительных и животных остатков с богатых жизнью мелководий.

12.2. Экологические пирамиды

Если представить пищевую цепь в виде расположенных один на другом прямоугольников равной высоты, длина которых пропорциональна числу особей (биомассе, энергии) в каждом трофическом уровне, то получается пирамида. Она довольно наглядна и называется *экологической пирамидой*. Различают *пирамиды численности* (отражают численность отдельных организмов), *биомасс* (характеризуют общую сухую массу, калорийность или другую меру общего количества живого вещества) и *энергии* (показывают величину потока энергии на отдельных трофических уровнях). Пирамиды тем выше, чем больше трофических уровней включает данная цепь.

Пирамида чисел была введена Ч. Элтоном в 1927 г. Пирамида численности может быть обращена как вершиной вверх, если число особей при переходе от первого трофического уровня к последнему уменьшается, так и вершиной вниз. Она зависит от размеров продуцентов: малые размеры у фитопланктона или травянистых растений или большие у деревьев.

Пирамиды численности не очень показательны, и, кроме того, численность на разных уровнях может так различаться, что становится трудно изобразить все сообщество в одном масштабе. Паразиты, комары, муравьи и другие обычно более многочисленны, чем организмы, на которых они кормятся, несмотря на то, что все вместе они весят меньше, чем их хозяева или их жертвы. Поэтому более показательны пирамиды биомассы. Если организмы трофических уровней не слишком различаются по размерам, то получается правильная пирамида. Если же организмы низших уровней в среднем значительно меньше организмов высших уровней, то получается обращенная пирамида. Такие пирамиды характерны для водных экосистем: фитопланктон в сумме весит больше своих потребителей (зоопланктона) только во время высокой продуктивности («цветение»). В морях обычно масса фитофагов (рыб, моллюсков и др.) гораздо выше биомассы продуцентов (фитопланктона).

Пирамиды чисел и биомассы отражают только «урожай на корню» на данном трофическом уровне, т.е. количество в данный момент, а не скорость оборота. Из-за отсутствия размерности времени эти пирамиды могут быть перевернутыми. В отличие от них пирамида энергии всегда с широким основанием, т.е. прямая пирамида. На форму этой пирамиды не влияют изменения размеров и интенсивности метаболизма особей. Она дает наиболее полное представление о функциональной организации сообществ.

Главный источник энергии – Солнце. Из всего спектра солнечного излучения, достигающего Земли, только около 40% составляет фотосинтетически активная радиация (ФАР) с длиной волны 380–710 нм. Растения в процессе фотосинтеза усваивают лишь до 0,8–1% ФАР. При дальнейших переходах энергии с одного трофического уровня на другой существуют определенные закономерности. Продуктивность каждого уровня ограничивается продуктивностью уровня, непосредственно ему предшествующего. Поскольку растения и животные расходуют часть энергии на поддержание своего существования, все меньше и меньше энергии передается в результате процессов роста и размножения каждому из вышележащих трофических уровней. От 30 до 70% энергии

света, ассимилированной растением, расходуется им самим на поддержание своего существования. Животные ведут более активный образ жизни, чем растения, и расходуют еще большую часть ассимилированной ими энергии. Р. Линдеман (1942) сформулировал *закон пирамиды энергий*, или *правило 10%*: с одного трофического уровня экологической пирамиды переходит на другой, более высокий ее уровень (по «лестнице» продуцент – консумент – редуцент), в среднем около 10% энергии, поступившей на предыдущий уровень экологической пирамиды. Обратный поток, связанный с потреблением веществ и продуцированием верхним уровнем экологической пирамиды энергии для более низких ее уровней (например, от животных к растениям), намного слабее – не более 5% (и даже 0,25%) от общего ее потока, поэтому говорить о круговороте энергии внутри биоценоза не приходится. Правило 10% ограничивает количество трофических уровней в биоценозе – обычно оно не превышает 4–5. Относительное количество энергии, передающейся от одного трофического уровня следующему, называется *экологической эффективностью сообщества*, или *эффективностью пищевой цепи*.

Пирамиды энергий позволяют не только сравнивать различные биоценозы, но и выявлять относительную значимость популяций в пределах данного сообщества. Они являются наиболее полезными из трех типов экологических пирамид, однако получить данные для их построения труднее всего.

12.3. Биологическая продуктивность биоценозов

Продуктивность – наиболее важный показатель природных сообществ. Скорость создания органического вещества называется *биологической продукцией*, а масса тела живых организмов – *биомассой*. Следовательно, биологическая продукция экосистем – это скорость создания в них биомассы. Органическая масса, создаваемая растением за единицу времени, – *первичная продукция сообщества*. *Валовая первичная продуктивность* – общая скорость фотосинтеза, включая те органические вещества, которые за время измерений были израсходованы на дыхание. Чаще ее выражают как количество сухого органического вещества в $\text{г/м}^2 \cdot \text{год}$, или как энергию в $\text{ккал/м}^2 \cdot \text{год}$. *Чистая первичная продуктивность* – скорость накопления органического вещества в растительных тканях после вычета расходов на дыхание. Человек и другие животные могут пользоваться только чистой первичной продукцией. Первичная продуктивность находится главным образом под воздействием ограничивающих факторов – наличия воды и питательных веществ, интенсивности солнечной энергии, а также способности экосистем использовать имеющиеся вещества. Продукция животных или других консументов носит название *вторичной продукции*. Во всех определениях термины «продуктивность», «продукция», «скорость продуцирования» являются синонимами.

Количество энергии, поступающей за год в определенную местность, варьирует в зависимости от широты этой местности и от облачного покрова. Местности, расположенные в умеренном поясе, обычно получают от $2 \cdot 10^5$ до $2 \cdot 10^6$ $\text{ккал/м}^2 \cdot \text{год}$, что составляет от 2 до 20% солнечной постоянной. Только половина этой световой энергии может быть ассимилирована растениями; дру-

гая ее половина лежит за пределами спектра поглощения растительных пигментов. Общая первичная продуктивность всего земного шара за год составляет $162 \cdot 10^{15}$ г (около $730 \cdot 10^{15}$ ккал), из которых две трети дают наземные местообитания. Качество пищи и распределение энергии для обеспечения различных функций организмов определяет характер потока энергии через сообщество. Наиболее сильные различия в этом отношении существуют между водными и наземными средами, что обусловлено глубокими различиями в приспособлениях организмов к каждой из этих сред.

12.3.1. Продуктивность наземных экосистем

Для создания продукции сообществами суши необходимы вода, свет, углекислый газ и несколько основных элементов почвенного питания. Углекислый газ обычно доступен в количестве около 0,03% от состава газов атмосферы. Количественный, качественный состав света и продолжительность светового дня варьируют в зависимости от географической широты, высоты над уровнем моря и климатом. Первыми по значимости факторами, ограничивающими продуктивность наземных систем, обычно выступают влажность и температура, вторыми – обеспечение минеральными элементами.

Поскольку для поглощения CO_2 устьица наземных растений должны быть открытыми, необходимо много воды для транспирации, что ведет к потерям. Вода необходима растениям также и как часть протоплазмы, и для поддержания метаболизма, включая и фотосинтез, однако большая часть поглощенной растениями воды все же теряется на транспирацию.

В экосистемах умеренных и арктических областей низкие зимние температуры и длинные ночи сокращают продуктивность. В умеренном климате леса продуцируют от 1200 до 1500 г/м² в год. Несколько меньше продуцируют многие леса холодных и сухих местообитаний. В последнем случае сказывается недостаток влаги, который ограничивает продукцию растений, несмотря на значительную световую радиацию и высокую температуру. Такие условия характерны для степей, полупустынь и пустынь. Степи умеренной зоны расположены там, где выпадает промежуточное между пустынями и лесами количество осадков (250–750 мм). Пустыни встречаются в тех областях, где в год выпадает меньше 250 мм осадков. Чистая годовая первичная продукция составляет в пустынях около 200 ккал/м².

Тропические леса производят до 3000 г/м² в год первичной продукции, а в некоторых случаях этот уровень превышает. Благоприятное сочетание интенсивного солнечного света, тепла и обилия дождей делают тропики наиболее продуктивной наземной экосистемой. Такие леса распространены в Южной и Центральной Америке, в Африке; обширная полоса дождевых лесов простирается от Юго-Восточной Азии через Индонезию в направлении к северо-восточной Австралии. Деревья обычно высокие, многие с контрфорсами при основании; число видов очень значительное. Встречаются древовидные папоротники и крупные деревянистые лианы, многочисленны эпифиты. Хорошо развит верхний ярус в отличие от лесов умеренной зоны. Нижние ярусы тропических лесов довольно редкие из-за нехватки солнечного света (это препятству-

ет развитию наземной растительности) и легко проходимы. Максимальная высота деревьев примерно 30–40 м. Животные (особенно беспозвоночные) в таких лесах чрезвычайно многообразны и значительно различаются по окраске и размерам.

Экосистемы болот и маршей находятся на грани между наземными и водными местообитаниями, а по продуктивности растений соответствуют тропическим лесам. Растения, обитающие на маршах, высокопродуктивны, так как их корни постоянно находятся под водой, а листья – на свету и в воздухе. Кроме того, они в изобилии снабжаются питательными веществами, потому что смыаемый в марши детрит быстро разлагается бактериями. Болота занимают около 2% поверхности Земли, однако по существующим оценкам здесь содержится от 10 до 14% углерода. Некоторые болотные почвы содержат до 20% углерода по массе. Несмотря на малую площадь болот, аэробно-анаэробная стратификация в болотных осадках (включая марши) очень важна, что объясняется ролью, которую играют эти осадки в глобальных круговоротах серы, азота, фосфора и углерода.

Продуктивность агроценозов в отдельных зонах обычно несколько ниже продуктивности естественной растительности в той же области. С одной стороны, это связано с ежегодной вспашкой (весной и осенью) – т.е. в это время они не продуцируют, тогда как ненарушенные местообитания продолжают создавать продукцию. С другой стороны, сельскохозяйственные угодья обычно монокультурны (редко на полях высаживают 2 или 3 вида одновременно) и один вид растений не может использовать ресурсы, предоставляемые средой, столь же эффективно, как смесь видов с различными экологическими потребностями. Чистая первичная продукция выращиваемых в умеренной зоне зерновых культур (пшеница, кукуруза, овес), сена и картофеля колеблется от 250 до 500 г/м² в год; продуктивность сахарной свеклы обычно вдвое выше.

12.3.2. Продуктивность водных экосистем

В наземных экосистемах некоторая часть энергии быстро рассеивается, делая тем самым перенос энергии от одного уровня к другому относительно неэффективным; остальная же энергия в течение длительного времени хранится в растениях (в основном в виде опорных тканей) и в почве (в виде органического детрита). В водных экосистемах энергия течет быстро и весьма эффективно переносится от одного трофического уровня к другому, что создает возможность для образования длинных пищевых цепей.

Мы уже говорили, что на суше от обилия воды во многом зависит уровень продуктивности. Поэтому можно ожидать, что продуктивность водных сообществ должна быть высокой. Однако в большинстве случаев этого не наблюдается. Открытый океан – это пустыня, где нет недостатка в воде, но есть другой недостаток – небольшое количество минеральных питательных веществ. Это ограничивает продуктивность практически на один порядок по сравнению с продуктивностью лесов умеренной зоны. В зонах апвеллинга (где питательные вещества выносятся на поверхность из глубины моря вертикальными течениями) и континентального шельфа (где происходит активный обмен между

донными осадками и поверхностными водами) продукция выше, составляя в среднем соответственно 500 и 360 г/м² в год. Продукция мелководных эстуариев, коралловых рифов и прибрежных зарослей водорослей приближается к продукции соседних наземных местообитаний. Высокопродуктивны также акватории, окружающие Антарктику, воды близ экватора в Тихом океане, моря вдоль западных берегов континентов, где течение, направленное к экватору благодаря действию сил Кориолиса выносит минеральные вещества от берега. Экосистемы пресных вод имеют достаточно широкий диапазон продукции. Наивысшая продуктивность отмечается на границе суши и воды: в определенных сырых или водных сообществах суши и в некоторых прибрежных и мелководных сообществах водных экосистем.

Одним из наиболее дефицитных элементов минерального питания в водах открытого океана является фосфор. Азот может быть еще более дефицитным в некоторых участках открытого моря и в прибрежных водах; в определенных местах и в определенное время могут оказаться лимитированными и другие элементы. Однако у этих других элементов, включая и азот, если они содержатся в доступной для фитопланктона форме водорастворимых соединений, до некоторой степени проявляется тенденция или присутствовать в концентрации менее критического уровня для фосфора, или снижать свое содержание в освещенной зоне параллельно снижению концентрации фосфора.

Речные и озерные экосистемы – основные водные биомы, находящиеся на суше. Вдоль рек (лотических систем) происходят изменения метаболизма сообщества, биотического разнообразия и размера частиц от истоков до устья. Они имеют биоту, отличающуюся от таковой озер. Планктон в большинстве рек и ручьев слабо выражен, а донные сообщества различаются между собой в зависимости от скорости течения воды и характера дна. В условиях илистого дна распространены двустворчатые моллюски, личинки мелких двукрылых насекомых. Большим разнообразием отличаются стоячие (лентические) водоемы, в частности озера. В зависимости от климата региона, размера водоема и его обеспеченности питательными веществами озера чрезвычайно разнообразны. Характерной чертой озер является четкая зональность и стратификация (летом и зимой, что вызывается нагреванием и охлаждением воды). На основе продуктивности озера часто подразделяются на олиготрофные и эвтрофные. В последнем случае озера еще называются «кормными» (высокопродуктивные), однако в хозяйственном использовании они менее предпочтительны. Это связано с процессом *эвтрофикации*, который представляет собой повышение первичной продукции водоема. С одной стороны, это нормальный процесс, с другой – при чрезмерном поступлении биогенных элементов (азота, фосфора) происходит ухудшение кислородных условий, возникает «цветение» фитопланктона и, в конечном счете, это приводит к заморам рыб и других гидробионтов.

В водах умеренной зоны выявлены годовые циклы продуктивности. Они связаны с понижением интенсивности света (соответственно и понижением продуктивности) в зимний период и повышением перемешивания вод в весенний период (как следствие, повышение продуктивности). Периоды усиления циркуляции вод выражены также во многих тропических морях. Возрастающая

стратификация и ускорение процессов опускания планктона снижают продуктивность в условиях тропических морей, в то время как низкая освещенность и низкие температуры в зимнее время уменьшают продуктивность в условиях умеренной зоны.

§ 13. Пространственная структура биоценозов

Живое население распадается на ряд различной величины территориальных группировок (биоценозов). Каждый биоценоз в свою очередь имеет определенное строение – вертикальное (слоистое) и состоит из группировок (синузий), и горизонтальное (мозаичность). Первую систему деления биосферы на соподчиненные зоны жизни дал Р. Гессе в 1925 г. В качестве наиболее крупного подразделения он выделил биоциклы: суша, морские водоемы и пресные воды. Они подразделяются на биохоры – крупные пространственные участки биоцикла, охватывающие серию однородных ландшафтных систем (пустыня, тундра и т.п.). Позднее этот термин был практически полностью вытеснен введенным Л.С. Бергом (1931) понятием «ландшафтная зона». Пространственным границам биоценоза соответствует понятие «биотоп» – подразделение биохора (ландшафтной зоны), характеризующееся единым типом растительного покрова (фитоценоза).

13.1. Вертикальная структура

Особенности вертикальной структуры выражаются в специфике видового состава, смене доминирующих видов, показателях биомассы и продукции. В водных экосистемах крупномасштабная вертикальная структура задается в первую очередь внешними факторами (температурой, освещенностью, гидростатическим давлением, газовым режимом, рельефом дна, трофическими условиями и др.). Своеобразие многих водных систем заключается в их подвижности. Перемещаясь, вода морских течений и океанских круговоротов, озер и других водоемов увлекает большинство находящихся в них организмов.

В зависимости от совокупности указанных факторов различают несколько зон водоемов. В морских и пресных водоемах для населенного организмами дна принято название бенталь, для толщи воды – пелагиаль. В каждой из них выделяют отдельные зоны: в бентали – супалитораль (зону заплеска и штормовых волн), литораль (приливо-отливная зона), сублитораль (зона шельфа до 200–500 м), батиаль (континентальный склон от 200–500 до 3000 м), абиссаль (океаническое ложе на глубине 3–6 км), ультраабиссаль (6–11 км). Кроме этих зон выделяют еще несколько промежуточных. В пелагиали морских водоемов выделяют эпипелагиаль (глубина 0–200 м), мезопелагиаль (200–1000 м) и глубоководную, с подзонами. В эпипелагиали благодаря оптимальным условиям (значительная световая радиация, хорошие кислородные условия и др.) организмы потребляют обильно развивающийся фито- и зоопланктон, в более глубоких водных слоях жизнь возможно только за счет органического вещества верхних слоев.

В наземных экосистемах основной фактор, создающий вертикальную структуру, имеет биологическую природу и связан с расчленением растительных сообществ на высоте. Особенно четко это выражено в лесных фитоценозах, вертикальная структура которых выражена в виде *ярусности*. Впервые она была обнаружена и описана Кернером в 1863 г., который выделил в еловом лесу три яруса: древесный, образованный елью, травяной из папоротников и моховой. С позиций биоценологии ярус – это сложная материально-энергетическая система, на базе которой дифференцируются ряд элементарных вертикальных слагаемых. Ярусы отличаются высотой и мощностью горизонтов, к которым они приурочены. Например, в лесах высота древесного яруса может достигать 10 и более метров, а мохового покрова – только несколько сантиметров.

Наиболее четко ярусность прослеживается в лесах умеренной зоны, образованных растениями разных жизненных форм. Здесь обычно можно выделить 4 яруса. Верхний ярус представлен древесными породами, далее следуют ярусы кустарников, кустарничков и трав и наземный моховой покров. В разных типах леса эта схема выражена неодинаково. В некоторых из них можно различить два древесных яруса: первый образован деревьями первой величины, а второй – меньшими по высоте деревьями второй и третьей величины, при этом вместо кустарникового яруса обычно выделяют ярус подлеска, который образован кустарниками и молодыми деревьями первых ярусов. Существуют и межъярусные растения, например лианы, эпифиты, произрастающие на стволах и ветвях деревьев.

Подобно тому как разные виды растений адаптировались к разному положению на этом вертикальном градиенте, так и разные виды животных в лесу также занимают неодинаковые высотные уровни. Одни группы видов птиц, например, могут питаться и гнездиться около земной поверхности, другие – в кронах кустарников и маленьких деревьев ниже верхнего яруса, третьи – в самом верхнем пологе. Существуют и виды, которые могут использовать несколько ярусов: гнездиться на земле, кормиться на деревьях (пеночки) или наоборот (дрозды, зарянки).

Ярусность выражена и в травянистых фитоценозах, определяя и вертикальную дифференциацию распределения животных и микроорганизмов в наземной части сообщества. Например, разные виды членистоногих встречаются на разных уровнях: обитатели травостоя – филлобий (личинки бабочек, некоторые клопы-фитофаги, пауки и др.), мохового яруса – бриобий (многоножки), поверхностного слоя почвы – герпетобий (стафилины, жужелицы и др.). Другие животные встречаются в определенных горизонтах почвы – геобий.

13.2. Горизонтальная структура

Мозаичность – неоднородность горизонтального сложения – свойственна большинству сообществ. Она реализуется в виде неравномерного распространения популяций отдельных видов по площади. Мозаичность обусловлена особенностями биотопов (неодинаковостью почвенно-грунтовых условий, микроклимата и т.п.), с другой стороны – взаимоотношениями отдельных видов как внутри их популяции, так и между собой. Кроме того, она может возникнуть и

по вине человека (выборочная рубка, кострища и т.п.). Выделяют несколько типов мозаичности в зависимости от причин (Работнов, 1978): 1) эдафотопическая (связана с неоднородностью микробиотопы); 2) эпизодическая (обусловлена случайностью в распределении зачатков растений и в приживании их всходов); 3) ценобиотическая (вызвана взаимодействиями видов); 4) клоновая (связана с близким произрастанием клонов, образующихся в результате вегетативного размножения); 5) зоогенная (вызвана деятельностью животных); 6) антропогенная (результат деятельности человека); 7) экзогенная (обусловлена воздействием внешних по отношению к фитоценозу факторов, например ветра, воды).

На основе воздействий формируются разного рода группировки, в которых видовые популяции связаны между собой более тесными функциональными отношениями, чем с остальной частью биоценоза. В наземных фитоценозах эти группировки, которые рассматривают как комплексные части ценоза, называют *парцеллами*. Различия в средообразующем влиянии растений и связанное с ними возникновение мозаичности особенно отчетливо проявляется в лесах. Роль отдельных видов деревьев в формировании мозаичности различается: в смешанных лесах она наиболее выражена, чем только в хвойных или лиственных лесах. В смешанных лесах можно различить основные типы парцелл, занимающих преобладающую часть соответствующего фитоценоза и определяющих в основном его внешний облик, и дополняющие, которые обычно распространены на небольшой площади.

Парцеллярные группировки выделяют и в популяциях животных. На основе сложной внутренней структуры биоценоза популяции, входящие в его состав, вступают во взаимоотношения, не имеющие прямого отношения к трофическим связям. Таковы, например, топические, фабрические и форические связи, о которых речь шла ранее.

13.3. Видовая структура

Помимо вертикальной и горизонтальной структуры биоценозы характеризуются определенным набором видов. Общее число видов в биоценозе обычно называют «видовым богатством» или чаще «плотностью видов». Оба эти понятия представляют единое понятие *видового разнообразия*. *Обилие* – это число особей на единицу площади или объема, это только один из способов оценки относительной значимости разных видов в сообществе. Увеличение видового разнообразия сообществ обусловлено несколькими причинами: 1) широким диапазоном имеющихся ресурсов; 2) небольшой шириной экологических ниш слагающих сообщество видов; 3) высоким уровнем перекрывания экологических ниш; 4) значительной доступностью пищевых ресурсов.

Предложено много индексов видового разнообразия. Для вычисления этого показателя (d) часто используют формулы:

$$d_1 = S - 1 / \log N; \quad d_2 = S / \sqrt{N}; \quad d_3 = S / 1000,$$

где N – число особей, S – число видов.

Мерой сложности видовой структуры служат наиболее широко употребляемые информационные индексы Шеннона и Симпсона.

$$\text{Индекс Шеннона} \quad H = - \sum_{i=1}^m (n_i/N) \log_2 (n_i/N),$$

$$\text{Индекс Симпсона} \quad c = [\sum n(n-1)] / [N(N-1)],$$

где N – общее количество элементов в биоценозе (число особей в пробе), n – количество элементов данной группы (или численность того или иного встреченного вида), m – число групп. Индекс Симпсона показывает «концентрацию» доминирования, т.к. его величина тем больше, чем сильнее доминирование одного или немногих видов. Он придает обычным видам больший вес. Индекс Шеннона придает больший вес редким видам и лучше подходит для целей сравнения в тех случаях, когда исследователя не интересуют компоненты разнообразия по отдельности. Этот индекс не зависит от величины пробы.

Сообщества с одинаковой плотностью видов нередко различаются в другом отношении: в одних сообществах представлено несколько очень многочисленных видов и большое количество редких видов, а в других – массовые виды отсутствуют, но многие из имеющихся характеризуются умеренным обилием. Те виды, которые представлены в сообществе наибольшим числом особей и биомассой, называются *доминантными*, или *видами-эдификаторами*. Несколько уступающие им по своей количественной представленности называются *субдоминантными*, остальные – *второстепенными* и совсем редкие – *случайными*. Оценка значения вида в биоценозе зависит от выбора показателя количественной представленности: вид может оказаться доминантом по биомассе, но субдоминантом – по численности. Доля доминантного вида в биоценозе обычно напрямую зависит от видового разнообразия биоценоза. К примеру, в Азовском море доля таких видов в биоценозах с массой более 70 г/м² составляет 69–99%, а тех, где биомасса ниже, – не превышает 62%.

§ 14. Устойчивость и развитие биоценозов

Устойчивость – это свойство, внутренне присущее системе, которое позволяет ей выдерживать изменения, создаваемые внешними воздействиями, или сопротивляться им. К. Мебиус и Г.Ф. Морозов сформулировали *правило взаимоприспособленности*, согласно которому виды в биоценозе приспособлены друг к другу настолько, что их сообщество составляет внутренне противоречивое, но единое и взаимно увязанное целое. Иными словами, в естественных биоценозах не существует «вредных» и «полезных» организмов, там все служат друг другу и взаимно приспособлены.

В то же время изменения, которые могут возникнуть в биоценозах, по-разному влияют на их устойчивость. Так, если один вытеснит другого, то суще-

ственных изменений в биоценозе не произойдет. В случае потерь редких и малочисленных видов также до определенного времени не меняются основные биоценотические связи. Тем не менее, видовой состав сообществ постепенно беднеет, а устойчивость слабеет. Такой ослабленный, обедненный биоценоз может разрушиться незаметно по каким-либо причинам. Таким образом, основа устойчивости биоценоза – это его сложный видовой состав.

В тех случаях, когда из состава биоценоза выпадают основные виды-средообразователи, это ведет к разрушению всей системы и смене сообществ. Любой биоценоз зависит от своего биотопа и, наоборот, всякий биотоп находится под влиянием биоценоза. Поскольку климатические, геологические и биотические факторы подвержены изменениям, развитие, или динамика биоценозов оказывается просто неизбежным. Однако в каждом конкретном случае оно протекает с разной скоростью. Влияние, которое биотоп оказывает на биоценоз, называется *акцией*. Проявляясь весьма разнообразно, например, через влияние климата, она способна вызвать самые разные последствия: морфологические, физиологические и экологические адаптации, сохранение или исчезновение видов, а также регуляцию их численности. Результаты действия биотопа, точнее экологических факторов, ему присущих, довольно многогранны. Влияние, оказываемое в свою очередь биоценозом на биотоп, называется *реакцией*. Последняя может выражаться в разрушении, созидании или изменении биотопа. Например, мхи и лишайники, поселяясь на горных породах, постепенно их разрушают; роющие животные, черви и термиты изменяют поверхности почвы. Напротив, созидательная реакция в наземных условиях выражается в накоплении животных (трупы) и растительных (опавшие листья) остатков, которые благодаря гниению постепенно превращаются в перегной. Результатом созидательных реакций является торф, гуано. Биоценозы преобразуют местный климат, создавая микроклимат.

Уровень воздействия климатических факторов можно оценить на примере тех изменений, которые произошли в Европе во время ледниковых и межледниковых периодов. Тогда, в четвертичный период, при максимальном наступлении ледника Средняя Европа представляла собой тундру с карликовыми ивами, дриадами и камнеломками, а вся флора умеренного климата была вытеснена на крайний юг. Фауна включала мамонтов, волосатых носорогов, овцебыков и мелких грызунов. Потепление, которое произошло в межледниковые периоды, способствовало возвращению теплолюбивых организмов в Европу (например, лев, бегемот, слон).

Ознакомимся с рядом правил и принципов, которые помогут более глубоко понимать причин устойчивости природных систем различной сложности. *Правило внутренней непротиворечивости*: в естественных экосистемах деятельность входящих в них видов направлена на поддержание этих экосистем как среды собственного обитания. Согласно этому правилу, виды в естественной природе не могут разрушать среду своего обитания, так как это вело бы их к самоуничтожению. Напротив, деятельность растений и животных направлена на создание (поддержание) среды, пригодной не только для их жизни, но и потомства.

Принцип системной дополнительности: подсистемы одной природной системы в своем развитии обеспечивают предпосылку для успешного развития и саморегуляции других подсистем, входящих в ту же систему.

Закон экологической корреляции: в экосистеме, как и в любом другом целостном природно-системном образовании, особенно в биотическом сообществе, все входящие в него виды живого и абиотические компоненты функционально соответствуют друг другу. Выпадение одной части системы (например, уничтожение какого-либо вида) неминуемо ведет к исключению всех тесно связанных с этой частью системы других ее частей. Понимание закона экологической корреляции особенно важно в аспекте сохранения видов живого; они никогда не исчезают изолированно, т.е. в одиночку, но всегда взаимосвязанной группой.

Взаимозаменяемость видов. Хотя полностью похожих друг на друга видов не существует, многие из них, имеющие сходные экологические требования и функции, способны перекрываться. Такие виды обычно заменяют друг друга в близких сообществах, например, разные виды пихты и елей в темнохвойных таежных лесах или разные виды насекомых-опылителей на лугах. Как следствие, в случае частичного перекрывания экологических ниш многих видов выпадение или снижение активности одного из них не опасно для экосистемы в целом, так как его функцию готовы взять на себя оставшиеся.

Регуляторные свойства. Ранее отмечалось, что одним из основных условий существования сложных систем служит их способность к саморегуляции, которая возникает на основе обратных связей. Принцип отрицательной обратной связи состоит в том, что отклонение системы от нормального состояния приводит в действие такие присущие ей механизмы, которые «пытаются» вернуть ее в норму. Рост плотности популяции выше определенного уровня в свою очередь так изменяет связи внутри вида, что снижается его воспроизводительная способность или усиливается рассредоточение особей в пространстве.

Надежность обеспечения функций. Главные функции биоценоза в экосистеме, такие как создание органического вещества, его последующее разрушение и регуляция численности видов, обеспечиваются множеством видов организмов, которые в своей деятельности «подстраховывают» друг друга. Например, разложение целлюлозы – компонента растительных тканей – могут осуществлять самые различные организмы: специализированные бактерии, различные виды грибов, личинки насекомых, дождевые черви и т.д.

§ 15. Динамика экосистем

Циклический тип изменения сообществ отражает суточную, сезонную и многолетнюю периодичность внешних условий и проявления эндогенных (внутренних) ритмов организмов. В любом естественном биоценозе имеются группы организмов, активность жизни которых приходится на разное время суток. Поэтому в составе и соотношении отдельных видов биоценоза происходят периодические изменения, так как ряд организмов на определенное время вы-

ключаются из него. При этом суточную динамику биоценоза обеспечивает не только животное, но и растительное население.

Суточная динамика биоценозов преимущественно связана с ритмами природных явлений и характеризуется строгой периодичностью. При сезонной динамике имеют место более существенные отклонения в биоценозах, определяемые биологическими циклами организмов, которые зависят от сезонной цикличности природных явлений. Смена времен года существенно влияет на жизнедеятельность растений и животных (периоды цветения, плодоношения, активного роста, осеннего листопада и зимнего покоя у растений; спячка, зимний сон, диапауза и миграции у животных).

Нормальным явлением в жизни любого биоценоза выступает и многолетняя изменчивость. Она обусловлена изменением по годам метеорологических условий (климатических флуктуации) или других внешних факторов, которые влияют на сообщество (например, разливы рек). Кроме этого, многолетняя периодичность часто бывает связана с особенностями жизненного цикла растений-эдификаторов, с повторением массовых размножений животных, насекомых или патогенных для растений микроорганизмов.

Поскольку характер суточных и сезонных изменений более или менее постоянен в течение длительного периода времени (столетий и даже тысячелетий), исторически сформировались механизмы, которые приводят сообщество в целом в соответствие с периодической изменением условий обитания.

Поступательные изменения в сообществе приводят в конечном счете к смене этого сообщества другим, с иным набором господствующих видов. Причиной подобных смен могут быть внешние по отношению к биоценозу факторы, длительное время воздействующие в одном направлении, например иссушение болотных почв.

Сукцессия и климакс экосистем. Изменение внешних условий среды влияет на некоторые виды неблагоприятно, другие же виды могут от этого, наоборот, выиграть. Подчас изменившиеся условия позволяют включиться в экосистему новым видам. В целом происходит так называемая *сукцессия* – последовательная необратимая смена биоценозов, преемственно возникающих на одной и той же территории в результате влияния природных факторов или воздействия человека.

Различают первичные и вторичные сукцессии. *Первичной* сукцессией называется процесс развития и смены биоценозов на незаселенных ранее участках, начинающийся с колонизации последних. Известный пример – постепенное обрастание голых скал с развитием в конечном итоге на ней леса. *Вторичная* сукцессия происходит на месте сформировавшегося ранее биоценоза после его нарушения по какой-либо причине (пожар, вырубка леса, засуха и т.п.). В современных условиях вторичные изменения наблюдаются повсеместно.

Сукцессия завершается стадией, когда все виды экосистемы, размножаясь, сохраняют, однако, относительно постоянную численность и дальнейшей смены ее состава не происходит. Такое равновесное состояние называют *климаксом*, а экосистему – климаксовой. В такой экосистеме существует равновесие между связанной ею энергией и энергией, затрачиваемой на под-

держание жизнедеятельности своих компонентов. Таким образом, климаксовый биоценоз находится в состоянии гомеостаза. В разных абиотических условиях формируются различные климаксовые экосистемы. В сухом и жарком климате это будет пустыня; в жарком, но влажном – тропические леса.

Обычно при сукцессиях изменения происходят постепенно: это более или упорядоченный процесс замещения одних видов другими. Однако возможны и внезапные изменения, которые вызывают популяционный взрыв некоторых видов за счет гибели многих других. В таких случаях приходится говорить уже не о сукцессии, а об экологическом нарушении. Последнее возникает, например, в результате сброса богатых биогенами сточных вод в естественные водоемы, что вызывает бурный рост некоторых водорослей. Иногда изменения могут быть столь резкими, что практически ни один исходный компонент экосистемы не сохраняется, и тогда наступает ее гибель. Впоследствии на освободившемся месте могут поселиться другие виды, которые способны выдержать новые условия, т.е. фактически начинается новая сукцессия. При этом важно подчеркнуть, что, если не считать землетрясений, извержений вулканов и других катастроф, естественные изменения экосистем обычно протекают медленно, по типу сукцессии. В то же время вмешательство человека, в частности военные действия, бывает подчас настолько внезапным и глубоким, что может привести к гибели экосистем.

По другой классификации, рассматривающей результат и процессы, протекающие в системе, сукцессии подразделяются на *конструктивные*, в течение которых в данном биотопе постепенно накапливается до определенного уровня биомасса, и *деструктивные* (или деградационные), при которых постепенно разрушается накопленная ранее биомасса, превращаясь в неорганические соединения.

Конструктивные сукцессии наблюдаются на примере биоценоза в целом, деструкция же больше приурочена к ярусу подстилки, где идет разрушение растительного опада, или же охватывает отдельные микроучастки (гниение ствола дерева, разложение трупа, экскрементов).

Деструктивная сукцессия происходит сравнительно быстро – в течение нескольких месяцев или лет. Время, необходимое для минерализации и гумификации хвойного и лиственного опада в умеренном климате, равно примерно 9–12 годам. Любая мертвая органика используется микроорганизмами или животными-детритофагами (Бигон и др., 1989). Членистоногие играют существенную роль в этом процессе, механически измельчая субстрат и пропуская его сквозь кишечник, где он вместе с бактериальной и грибной флорой обрабатывается пищеварительными ферментами. Так как в подобных последовательных сменах участвуют гетеротрофы, деструктивную сукцессию часто называют *гетеротрофной*. В конце концов, она завершается полным потреблением и минерализацией определенного ресурса.

Эволюционная сукцессия. В результате естественного отбора различные виды организмов все более приспособляются к сосуществованию с хищниками и паразитами, к климатическим условиям и другим биотическим и абиотическим факторам. Однако ни один вид, за исключением человека, не способен

предвидеть будущие изменения среды, а тем более подготовиться к ним. Как следствие, при резком изменении любого абиотического или биотического фактора (например, при похолодании или интродукции нового вида) вид, плохо приспособленный к новым условиям, ожидает один из трех вариантов: миграция, адаптация или вымирание.

В том случае, когда одни виды вымирают, а выжившие особи других размножаются, адаптируются и изменяются под действием естественного отбора, говорят об эволюционной сукцессии. Это означает, что в разные периоды своей истории Земля была населена разными существами, что доказывается обнаруженными ископаемыми остатками растений и животных.

Известно, что первое условие адаптации – выживание и размножение хотя бы нескольких особей в новых условиях. Это обусловлено двумя факторами: разнообразием генофонда вида и степенью изменения среды. Если генофонд весьма разнообразен, т.е. включает много аллелей, то даже при сильных изменениях среды некоторые особи сумеют выжить. Напротив, при низком разнообразии генофонда, малейшие колебания внешних условий могут вызвать вымирание вида, так как аллелей, позволяющих особям противостоять неблагоприятным условиям среды, может и не найтись.

С другой стороны, степень изменения окружающей среды важна ничуть не меньше. Если она малозаметна, большинство видов сумеет приспособиться и выжить. При этом, чем резче изменения, тем большее разнообразие генофонда потребуется для выживания. Можно представить себе даже такие катастрофические изменения (например, в случае ядерной войны), что не выживет ни один вид. Отсюда следует весьма важный принцип: выживание вида обеспечивается его генетическим разнообразием и слабым воздействием внешних условий.

К генетическому разнообразию и изменению среды можно добавить еще один фактор – географическое распространение. При этом чем шире распространен вид, тем, как правило, больше его генетическое разнообразие, и наоборот. Помимо этого при достаточно обширном ареале некоторые его участки могут оказаться удаленными или изолированными от районов, где нарушались в худшую сторону условия существования. Тогда на этих участках вид сохранится, даже если исчезнет из других мест. Если в новых условиях часть особей выжила, восстановление популяции и ее дальнейшая адаптация будут определяться, прежде всего, скоростью воспроизведения, поскольку изменение признаков происходит только путем отбора в каждом поколении. Так, пара насекомых обычно дает несколько сотен потомков, которые проходят весь жизненный цикл за несколько недель. Следовательно, скорость воспроизведения здесь в тысячи раз выше, чем у птиц, которые способны выкормить 2–6 птенцов в год, а значит, и одинаковый уровень приспособленности к новым условиям разовьется во столько же раз быстрее. Именно поэтому насекомые быстро адаптируются и приобретают устойчивость к применяемым против них пестицидам, тогда как другие виды от этих обработок погибают.

§ 16. Моделирование

В сложных системах, к которым относятся популяции и сообщества, возникает большое количество взаимосвязей, сила и постоянство которых непрерывно меняются. Одни и те же внешние воздействия нередко приводят к различным, а иногда и к противоположным результатам. Это зависит от состояния, в котором находилась система в момент воздействия. На действие конкретных факторов предвидеть ответные реакции системы можно только через сложный анализ существующих в ней количественных взаимоотношений и закономерностей. Поэтому широкое распространение в экологии получило моделирование, особенно при изучении и прогнозировании природных процессов.

Термин «*модель*» имеет целый ряд смысловых значений:

- 1) физическое (вещественно-натуральное) или знаковое (математическое, логическое) упрощенное подобие реального объекта, явления или процесса;
- 2) уменьшенное подобие реального объекта. Различают действующую модель и только имитирующую форму чего-то (макет);
- 3) схема, изображение или описание какого-либо явления или процесса в природе и обществе.

В экологии под *моделью* часто понимается материальный или мысленно представляемый объект, который в процессе исследования замещает объект-оригинал, и его непосредственное изучение дает новые знания об объекте-оригинале. Модель неизбежно упрощает действительность и в то же время показывает особенно ярко элементы и связи. Хорошо построенная модель, как правило, дает новые знания об объекте-оригинале. Это, безусловно, очень важное свойство, стимулирующее развитие методов моделирования.

Моделирование – метод исследования сложных объектов, явлений и процессов путем их упрощенного имитирования (натурного, математического, логического). Основывается на теории подобия (сходства) с объектом-аналогом. Существует несколько приемов моделирования, которые можно условно разделить на две большие группы: материальное и идеальное моделирование.

К *материальным* относятся такие способы моделирования, при которых исследование ведется по модели, воспроизводящей основные геометрические, физические, динамические и функциональные характеристики изучаемого объекта. Из разновидностей материального моделирования выделяют *физическое* и *аналоговое* моделирование. *Физическим* принято называть моделирование, при котором реальному объекту противопоставляется его уменьшенная (реже увеличенная) копия, допускающая лабораторное исследование и позволяющая переносить установленные свойства на реальный объект с помощью теории подобия. Типичный пример физического моделирования – исследование уменьшенной копии летательного аппарата в аэродинамической трубе. При создании крупных проектов, таких, как строительство ГЭС, связанных с изменениями окружающей природной среды вначале строятся уменьшенные модели уст-

роЙств и сооружений, на которых исследуются процессы, происходящие при заранее запрограммированных воздействиях. *Аналоговое* моделирование основано на аналогии процессов и явлений, имеющих различную физическую природу, но описываемую формально (одними и теми же математическими уравнениями, логическими схемами и т.п.). Типичный пример – изучение механических колебаний с помощью электрической схемы. Другой пример – макет системы кровообращения, на котором стрелочками изображены направления движения крови.

По своей сути материальное (предметное) моделирование является экспериментальным. От него принципиальным образом отличается *идеальное* моделирование, которое основано не на материальной аналогии, а на аналогии идеальной (мыслимой). Идеальное моделирование носит теоретический характер. Важнейшим его видом является математическое моделирование, при котором исследование объекта осуществляется посредством модели, сформулированной на языке математики и с использованием тех или иных математических методов. Классический пример математического моделирования – описание и исследование основных законов механики И. Ньютоном средствами математики.

В последнее время среди видов моделей в экологии все большее значение приобретают идеальные: математические, кибернетические, имитационные, графические модели.

Суть *математического моделирования* заключается в том, что с помощью математических символов строится абстрактное упрощенное подобие изучаемой системы. Далее, меняя значение отдельных параметров, исследуют, как поведет себя данная искусственная система, т. е. как изменится конечный результат. Математические модели, строящиеся с применением ЭВМ, называют *кибернетическими*. Исследования, в которых ЭВМ играет важную роль в самом процессе построения модели и проведения модельных экспериментов, получили название *имитационного моделирования*, а соответствующие модели – имитационных. *Графические модели* представляют блоковые схемы или раскрывают зависимость между процессами в виде таблицы-графика. Графическая модель позволяет конструировать сложные эко- и геосистемы.

В настоящее время все существующие математические модели принято делить на следующие классы: *детерминистские*, *вероятностные* и *имитационные* модели. К детерминистским моделям относят такие, в рамках которых задаются некоторые детерминистские законы и которые содержат относительно небольшое число уравнений. К вероятностным моделям относят такие, в которых законы носят стохастический (вероятностный) характер. Наконец, к имитационным моделям относят такие, которые включают большое число уравнений и которые могут включать законы как детерминистские, так и стохастические. Это разделение носит условный характер. Провести четкую границу между имитационными моделями и вероятностными (или детерминистскими) нельзя. Имитационные модели не предназначены для аналитического исследования и по своему построению являются «машинными».

Детерминистские модели предназначены в основном, для анализа возможных режимов, возникающих в экосистемах при тех или иных законах взаи-

модействия особей в популяциях. Относительно небольшое число уравнений позволяет проводить аналитические исследования возникающих режимов и осуществлять их сопоставление с реальными данными.

В рамках детерминистских моделей предполагается, как правило, что численность популяции является величиной нецелочисленной (когда модель построена в виде системы рекуррентных уравнений) или даже непрерывной (когда, в частности, модель построена в виде системы обыкновенных дифференциальных уравнений). Это довольно странное приближение действительности (все-таки численность любой популяции в каждый момент времени является величиной целочисленной) тем не менее имеет право на существование, но только в единственном случае: мы заранее предполагаем, что наши детерминистские уравнения описывают динамику среднего числа особей в популяции. По охвату территории все модели могут быть: *локальными, региональными и глобальными*.

В построении математических моделей сложных природных процессов выделяются следующие этапы.

1. Реальные явления, которые планируется смоделировать, тщательно изучают: должны быть выявлены главные компоненты и установлены законы, определяющие характер взаимодействия между ними. Если неясно, как связаны между собой реальные объекты, построение адекватной модели невозможно. На данном этапе нужно сформулировать вопросы, на которые ответ должна дать модель. Прежде чем строить математическую модель природного явления, надо иметь гипотезу о его течении.

2. Разрабатывается математическая теория, описывающая изучаемые процессы с необходимой деятельностью. На ее основе строится модель в виде абстрактных взаимодействий. Установленные законы должны быть облечены в точную математическую форму. Конкретные модели могут быть предоставлены в аналитической форме (системой аналитических уравнений) или в виде логической схемы машинной программы. Модель природного явления есть строгое математическое выражение сформулированной гипотезы.

3. Проверка модели – расчет на основе модели и сличения результатов с действительностью. При этом проверяется правильность сформулированной гипотезы. При значительном расхождении сведений модель отвергают или совершенствуют. При согласованности результатов модели используют для прогноза, вводя в них различные исходные параметры.

§ 17. Мониторинг и его виды

Всесторонний анализ окружающей среды предусматривает оценку ее экологического состояния и влияние на нее естественных и антропогенных воздействий. Состояние биосферы, непрерывно меняющееся под влиянием естественных факторов, обычно возвращается в первоначальное. Например, изменения температуры и давления, влажности воздуха и почвы происходят в пределах некоторых постоянных средних значений. Как правило, крупные экосисте-

мы под влиянием природных процессов изменяются чрезвычайно медленно. Существующие в мире экологические службы (гидрометеорологическая, сейсмическая, ионосферная и др.) проводят контроль за изменением этих процессов.

Изменение состояния биосферы под влиянием антропогенных факторов происходит в более короткие временные сроки. Поэтому с целью измерения, оценки и прогноза антропогенных изменений абиотической составляющей биосферы (в первую очередь загрязнений) и ответной реакции биоты на эти изменения, а также последующих изменений в экосистемах в результате антропогенных воздействий создана информационная система экологического мониторинга. *Мониторингом окружающей среды* называют регулярные, выполняемые по заданной программе наблюдения природных сред, природных ресурсов, растительного и животного мира, позволяющие выделить их состояния и происходящие в них процессы под влиянием антропогенной деятельности. Более конкретная формулировка определения мониторинга предложена Ю.А. Израэлем в 1974 г., в соответствии с которой под мониторингом состояния природной среды, и в первую очередь загрязнений и эффектов, вызываемых ими в биосфере, подразумевают комплексную систему наблюдений, оценки и прогноза изменений состояния биосферы или ее отдельных элементов под влиянием антропогенных воздействий. *Экологический мониторинг* – это система наблюдений, оценки и прогноза, позволяющая выявить изменение состояния окружающей среды под влиянием антропогенной деятельности.

Идея глобального мониторинга окружающей человека природной среды и сам термин «мониторинг» появились в 1971 году в связи с подготовкой к проведению Стокгольмской конференции ООН по окружающей среде (1972). Первые предложения по разработке такой системы были выдвинуты Научным комитетом по проблемам окружающей среды (СКОПЕ).

Экологический мониторинг является комплексным мониторингом биосферы. Он включает в себя контроль изменений состояния окружающей среды под влиянием как природных, так и антропогенных факторов. Основные задачи экологического мониторинга антропогенных воздействий:

- 1) наблюдение за источниками антропогенного воздействия;
- 2) наблюдение за факторами антропогенного воздействия;
- 3) наблюдение за состоянием природной среды и происходящими в ней процессами под влиянием факторов антропогенного воздействия;
- 4) оценка физического состояния природной среды;
- 5) прогноз изменения состояния природной среды под влиянием факторов антропогенного воздействия и оценка прогнозируемого состояния природной среды.

Мониторинг включает в себя следующие основные практические направления: наблюдение за состоянием окружающей среды и факторами, воздействующими на нее; оценку фактического состояния окружающей среды и уровня ее загрязнения; прогноз состояния окружающей среды в результате возможных загрязнений и оценку этого состояния.

Объектами мониторинга являются атмосфера (мониторинг приземного слоя атмосферы и верхней атмосферы); атмосферные осадки (мониторинг атмосферных осадков); поверхностные воды суши, океаны и моря, подземные воды (мониторинг гидросферы); криосфера (мониторинг составляющих климатической системы).

По объектам наблюдения различают: атмосферный, воздушный, водный, почвенный, климатический мониторинг, мониторинг растительности, животного мира, здоровья населения и т.д.

Существует классификация систем мониторинга по факторам, источникам и масштабам воздействия. *Мониторинг факторов воздействия* – мониторинг различных химических загрязнителей и разнообразных природных и физических факторов воздействия (электромагнитное излучение, солнечная радиация, шумовые вибрации). *Мониторинг источников загрязнений* – мониторинг точечных стационарных, точечных подвижных, пространственных источников.

По масштабам воздействия мониторинг бывает пространственным и временным. По характеру обобщения информации различают следующие системы мониторинга: *глобальный* – слежение за общемировыми процессами и явлениями в биосфере Земли, включая все ее экологические компоненты, и предупреждение о возникающих экстремальных ситуациях; *базовый (фоновый)* – слежение за общебиосферными, в основном природными, явлениями без наложения на них региональных антропогенных влияний; *национальный* – мониторинг в масштабах страны; *региональный* – слежение за процессами и явлениями в пределах какого-то региона, где эти процессы и явления могут отличаться и по природному характеру, и по антропогенным воздействиям от базового фона, характерного для всей биосферы; *локальный* – мониторинг воздействия конкретного антропогенного источника; *импактный* – мониторинг региональных и локальных антропогенных воздействий в особо опасных зонах и местах.

Классификация систем мониторинга может основываться и на методах наблюдения (мониторинг по физико-химическим и биологическим показателям, дистанционный мониторинг). *Химический мониторинг* – это система наблюдений за химическим составом (природного и антропогенного происхождения) атмосферы, осадков, поверхностных и подземных вод, вод океанов и морей, почв, донных отложений, растительности, животных и контроль за динамикой распространения химических загрязняющих веществ. Глобальной задачей химического мониторинга является определение фактического уровня загрязнения окружающей среды приоритетными высокотоксичными ингредиентами. *Физический мониторинг* – система наблюдений за влиянием физических процессов и явлений на окружающую среду (наводнения, вулканизм, землетрясения, цунами, засухи, эрозия почв и т.д.). *Биологический мониторинг* – мониторинг, осуществляемый с помощью биоиндикаторов (т.е. таких организмов, по наличию, состоянию и поведению которых судят об изменениях в среде). *Экобиохимический мониторинг* – мониторинг, базирующийся на оценке двух составляющих окружающей среды (химической и биологической). *Дистанционный мониторинг* – в основном, авиационный, космический мониторинг

с применением летательных аппаратов, оснащенных радиометрической аппаратурой, способной осуществлять активное зондирование изучаемых объектов и регистрацию опытных данных.

В зависимости от принципа классификации имеются различные системы мониторинга. Наиболее универсальным является комплексный экологический мониторинг окружающей среды.

Комплексный экологический мониторинг окружающей среды – это организация системы наблюдений за состоянием объектов окружающей природной среды для оценки их фактического уровня загрязнения и предупреждения о создающихся критических ситуациях, вредных для здоровья людей и других живых организмов. Различают мониторинг локальный, региональный и фоновый.

При проведении комплексного экологического мониторинга окружающей среды: а) проводится постоянная оценка экологических условий среды обитания человека и биологических объектов (растений, животных, микроорганизмов и т.д.), а также оценка состояния и функциональной целостности экосистем; б) создаются условия для определения корректирующих действий в тех случаях, когда целевые показатели экологических условий не достигаются.

Система комплексного экологического мониторинга предусматривает выделение объекта наблюдения; обследование выделенного объекта наблюдения; составление для объекта наблюдения информационной модели; планирование измерений; оценку состояния объекта наблюдения и идентификацию его информационной модели; прогнозирование изменения состояния объекта наблюдения; представление информации в удобной для использования форме и доведение ее до потребителя.

Основные цели комплексного экологического мониторинга состоят в том, чтобы на основании полученной информации:

1) оценить показатели состояния и функциональной целостности экосистем и среды обитания человека (т.е. провести оценку соблюдения экологических нормативов);

2) выявить причины изменения этих показателей и оценить последствия таких изменений, а также определить корректирующие меры в тех случаях, когда целевые показатели экологических условий не достигаются (т.е. провести диагностику состояния экосистем и среды обитания);

3) создать предпосылки для определения мер по исправлению возникающих негативных ситуаций до того, как будет нанесен ущерб, т. е. обеспечить заблаговременное предупреждение негативных ситуаций.

§ 18. Критерии оценки качества окружающей среды

Государственная экологическая экспертиза представляет собой систему государственных природоохранных мероприятий, направленных на проверку соответствия проектов, планов и мероприятий в области народного хозяйства и

природных ресурсов требованиям защиты окружающей среды от вредных воздействий.

Установление нормативов качества окружающей среды основывается на концепции критичности (пороговости) воздействий. *Порог вредного воздействия* – это минимальная доза вещества, при которой в биореципиенте (человеке, животном, растении) возникают изменения, выходящие за пределы физиологических и приспособительных реакций, или появляется скрытая (т.е. временно компенсированная) патология.

Токсикологическая характеристика технологических процессов требует обоснования рекомендаций по такому изменению производства, чтобы уменьшить количество вредных полупродуктов или побочных соединений или исключить их, и медико-технических требований к планированию производственных помещений, аппаратуре, санитарно-техническому оборудованию, в том числе очистному или рассеивающему, и – в случае необходимости – к индивидуальным средствам защиты. В основе этого лежит установление предельно допустимых концентраций вредных веществ в различных средах. *Предельно допустимая концентрация (ПДК)* – это максимальное количество вредного вещества в единице объема (воздуха, воды или других жидкостей) или веса (например, пищевых продуктов), которое при ежедневном воздействии в течение неограниченно продолжительного времени не вызывает в организме каких-либо патологических отклонений, а также неблагоприятных наследственных изменений у потомства. Для установления ПДК используют расчетные методы, результаты биологических экспериментов, а также материалы динамических наблюдений за состоянием здоровья лиц, подвергшихся воздействию вредных веществ.

В воздушной среде:

$ПДК_{p,z}$ – предельно допустимая концентрация вещества в воздухе рабочей зоны, $мг/м^3$. Эта концентрация при ежедневной (кроме выходных дней) работе в пределах 8 ч или другой продолжительности, но не более 41 ч в неделю, в течение всего рабочего стажа не должна вызывать в состоянии здоровья настоящего и последующего поколений заболеваний или отклонений, обнаруживаемых современными методами исследования в процессе работы. Рабочей зоной считается пространство высотой до 2 м над уровнем пола или площадки, на которой находятся места постоянного или временного пребывания работающих;

$ПДК_{m,p}$ – предельно допустимая максимальная разовая концентрация вещества в воздухе населенных мест, $мг/м^3$. Эта концентрация при вдыхании в течение 20 мин не должна вызывать рефлекторных (в том числе субсенсорных) реакций в организме человека;

$ПДК_{c,c}$ – предельно допустимая среднесуточная концентрация токсичного вещества в воздухе населенных мест, $мг/м^3$. Эта концентрация не должна оказывать на человека прямого или косвенного вредного воздействия при неограниченно продолжительном вдыхании.

В водной среде:

ПДК_в – предельно допустимая концентрация вещества в воде водоема хозяйственно-питьевого и культурно-бытового водопользования, мг/л. Эта концентрация не должна оказывать прямого или косвенного влияния на органы человека в течение всей его жизни, а также на здоровье последующих поколений и не должна ухудшать гигиенические условия водопользования;

ПДК_{в.р} – предельно допустимая концентрация вещества в воде водоема, используемого для рыбохозяйственных целей, мг/л;

Интегральные показатели для воды:

БПК – биологическая потребность в кислороде – количество кислорода, использованного при биохимических процессах окисления органических веществ (исключая процессы нитрификации) за определенное время инкубации пробы (2, 5, 20, 120 суток), мг О₂/л воды;

ХПК – химическая потребность в кислороде, определенная бихроматным методом, т.е. количество кислорода, эквивалентное количеству расходуемого окислителя, необходимого для окисления всех восстановителей, содержащихся в воде, мг О₂/л воды. По отношению БПК_п/ХПК судят об эффективности биохимического окисления веществ.

В почве:

ПДК_п – предельно допустимая концентрация вещества в пахотном слое почвы, мг/кг. Эта концентрация не должна вызывать прямого и косвенного отрицательного влияния на здоровье человека, а также на самоочищающую способность почвы;

ПДК_{пр} (ДОК) – предельно допустимая концентрация (допустимое остаточное количество) вещества в продуктах питания, мг/кг.

Если величина ПДК в различных средах не установлена, действует временный гигиенический норматив ВДК (ОБУВ) – временно допустимая концентрация (ориентировочно безопасный уровень воздействия) вещества. Временный норматив устанавливается на определенный срок (2–3 года).

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

Основной

- Андрианова Н.С. Экология насекомых. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1970. 160 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 1. 667 с. Т. 2. 477 с.
- Гиляров А.М. Популяционная экология. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1990. 191 с.
- Горышина Т.К. Экология растений. М.: Высш. школа, 1979. 368 с.
- Джефферс Дж. Введение в системный анализ: применение в экологии. М.: Мир, 1981. 256 с.
- Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 496 с.
- Зимов С.А., Чупрынин В.И. Экосистемы: устойчивость, конкуренция, целенаправленное преобразование. М.: Наука, 1991. 160 с.
- Ипатов В.С., Кирикова Л.А. Классификация отношений между растениями в сообществах // Ботан. журнал. 2000. Т. 85. № 7. С. 92–100.
- Кайданов Л.З. Генетика популяций. М.: Высш. шк., 1996. 320 с.
- Культиасов И.М. Экология растений. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1982. 379 с.
- Математические модели в экологии и генетике. М.: Наука, 1981. 176 с.
- Наумов Н.П. Экология животных. М.: Высшая школа, 1963. 620 с.
- Недорезов Л.В. Лекции по математической экологии. Новосибирск: Сибирский хронограф, 1997. 161 с.
- Одум Ю. Экология. В 2-х т. М.: Мир, 1986. Т. 1. 328 с. Т. 2. 376 с.
- Максимов А.А. Многолетние колебания численности животных, их причины и прогноз. Новосибирск. 1984. 249 с.
- Мэггаран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.
- Панов Е.Н. Поведение животных и этологическая структура популяций. М.: Наука, 1983. 424 с.
- Петросян Л.А., Захаров В.В. Введение в математическую экологию. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1986. 224 с.
- Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с.
- Работнов Т.А. Фитоценология. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1978. 384 с.
- Реймерс Н.Ф. Экология (теории, законы, правила, принципы и гипотезы). М.: Журнал «Россия Молодая», 1994. 367 с.
- Риклефс Р. Основы общей экологии. М.: Мир, 1979. 419 с.
- Семевский Ф.Н., Семенов С.М. Математическое моделирование экологических процессов. Л.: Гидрометеиздат, 1982. 280 с.
- Смит Дж. М. Модели в экологии. М.: Мир, 1976. 184 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 280 с.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 328 с.
- Чернова И.М., Былова А.М. Экология. М.: Просвещение, 1988. 272 с.
- Чернышев В.Б. Экология насекомых. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1996. 304 с.
- Шилов И.А. Экология. М.: Высш. шк., 1998. 512 с.
- Экология микроорганизмов / Под ред. А.И. Нетрусова. М.: Издательский центр «Академия», 2004. 272 с.
- Яблоков А.В. Популяционная биология. М.: Высш. шк., 1987. 303 с.

Дополнительный

Ахмедов Э.Г. Структура популяции безоарового козла в оптимальных местобитаниях // Редкие виды млекопитающих России и сопредельных территорий. М., 1999. С. 5–10.

Бакиев А.Г., Гаранин В.И., Литвинов Н.А., Павлов А.В., Ратников В.Ю. Змеи Волжско-камского края. Самара: Изд-во Самарского НЦ РАН, 2004. 192 с.

Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г., Рустамов А.К., Щербак Н.Н. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение, 1977. 415 с.

Беклемишев В.Н. Пространственная и функциональная структура популяций // Бюлл. МОИП, отд. биологии. 1960. Т. 65. № 2. С. 41–50.

Большаков В.Н., Кубанцев В.С. Половая структура млекопитающих и ее динамика. М.: Наука, 1984. 232 с.

Васильев В.П. Кариология рыб. М.: Наука, 1985. 370 с.

Васильев В.П., Васильева Е.Д., Осинцов А.Г. Эволюция диплоидно-триплоидно-тетраплоидного комплекса рода *Cobitis* (Cobitidae) // Гибридизация и проблема вида у позвоночных. М.: Изд-во МГУ, 1993. С. 6–33.

Вейнберг П.И. Многолетняя динамика численности, половой и возрастной структуры популяции дагестанского тура (*Capra cylindricornis* Blith, 1941) в Северо-Осетинском заповеднике // Бюлл. МОИП, отд. биол. 2002. Т. 107. Вып. 2. С. 14–21.

Викторов Г.А. Трофическая и синтетическая теории динамики численности насекомых // Зоолог. журн. 1971. Т. 50. № 3. С. 361 – 372.

Виноградов Г.М. О жизненных формах пелагических амфипод // Зоолог. журнал. 1988. Т. 67. Вып. 12. С. 1765–1775.

Воронов Н.П. К изучению фауны кротовых ходов // Зоолог. журнал. 1957. Т. 36. Вып. 10. С. 1530–1538.

Гиляров А.М. Современное состояние концепции экологической ниши // Успехи соврем. биологии. 1978. Т. 85. № 3. С. 431 – 446.

Гиляров А.М. Виды сосуществуют в одной экологической нише // Природа. 2002. № 11. С. 71–74.

Гудрич Д., Керли Л., Микуэлл Д. и др. Предварительный анализ системы индивидуальных участков амурского тигра в Сихотэ-Алинском заповеднике // Редкие виды млекопитающих России и сопредельных территорий. М., 1999. С. 89–97.

Дажо Р. Основы экологии. М.: Прогресс, 1975. 416 с.

Данциг Е.М. О биологических формах яблоневой запятовидной щитовки – *Lepidosaphes ulmi* (L.) (Homoptera, Coccoidea) // Зоолог. журнал. 1959. Т. 38. Вып. 6. С. 879–886.

Даревский И.С. Видообразование путем гибридизации у животных // Методы исследования в экологии и этологии. Пушино, 1986. С. 34–75.

Дгебуадзе Ю.Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука, 2001. 276 с.

Денисов В.В., Лозановская И.Н., Луганская И.А. и др. Экология. Ростов н/Д: Издательский центр «МарТ», 2002. 640 с.

Дылис Н.В., Уткин А.И., Успенская И.М. О горизонтальной структуре лесных биогеоценозов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1964. Т. 69. № 4. С. 65–72.

Евланов И.А. О структуре популяций гельминтов рыб // Журн. общей биологии. 1992. Т. 53. № 1. С. 84–91.

Жесткова И.А. Особенности биологии горного барана (*Ovis vignei*) Бадхыза // Редкие виды млекопитающих России и сопредельных территорий. М.: ИПЭЭ РАН, 1999. С. 128–138.

Жуйкова Т.В., Безель В.С., Позолотина В.Н. Демографическая структура *Taraxacum officinale* s. l. в условиях химического загрязнения среды // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 8. С. 103–111.

Загидуллина А.Т. Пространственная организация ценопопуляций *Pinus sylvestris* на вырубках разной давности // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 4. С. 86–95.

Зрянин В.А., Новоселова Н.А. Пригнздовые группировки растительности, складывающиеся под влиянием рыжих лесных муравьев (Hymenoptera, Formicidae) // Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах. Днепропетровск, ДНУ, 2003. С. 111–113.

Исаев Н.А., Ковцова М.В. Состояние запасов арктонорвежской трески в прибрежье Мурмана // Атлантическая треска: биология, экология, промысел. СПб.: Наука, 1996. С. 81–100.

Киселев В.Н. Основы экологии. Минск: Універсітэцкае, 1998. 367 с.

Козлов А.Т. О градации жизненных форм личинок ручейников // Доклады АН СССР. 1986. Т. 290. Вып. 4. С. 1020–1024.

Константинов А.С. Общая гидробиология. М.: Высшая школа, 1979. 480 с.

Криволицкий Д.А. Понятие «жизненная форма» в экологии животных // Журн. общей биологии. 1967. Т. 28. № 2. С. 153–162.

Куликов П.В., Филиппов Е.Г. Особенности становления микоризного симбиоза в онтогенезе орхидных умеренной зоны // Экология. 2001. № 6. С. 442–446.

Курнишкова Т.В., Петров В.В. География растений с основами ботаники. М.: Просвещение, 1987. 207 с.

Лекавичус Э. Информационный статус экосистемы // Экологический прогноз. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1986. С. 157–163.

Лопатин И.К. Зоогеография. Минск: Выш. шк., 1989. 318 с.

Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 464 с.

Меттлер Л., Грегг Т. Генетика популяций и эволюция. М.: Мир, 1972. 317 с.

Муравник Л.Е. Ультраструктура слизистых железок *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae) в ходе их развития и функционирования // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 11. С. 1523–1535.

Монахов В.Г. Пространственное распределение соболей в Среднем Приобье // Экология. 2001. № 5. С. 382–387.

Нандини С., Сарма С.С.С. Конкурентные отношения между коловратками *Brachionus patulus* и *Euchlanis dilatata*: влияние уровня кормовой водорослевой базы и относительной начальной плотности конкурирующих видов // Экология. 2002. № 4. С. 309–313.

Никольский Г.В. Экология рыб. М.: Высшая школа, 1974. 366 с.

Орлов Б.Н., Гелашвили Д.Б., Ибрагимов А.К. Ядовитые животные и растения СССР. М.: Выш. шк., 1990. 272 с.

Орлов В.Н., Булатова Н.Ш., Козловский А.И., Балакирев А.Н. Иерархия внутривидовых таксонов обыкновенной бурозубки, *Sorex araneus* (Insectivora), и таксономическая структура вида млекопитающих // Зоол. журнал. 2004. Т. 83. № 2. С. 199–212.

Павлинов И.Я. Природа России: жизнь животных. Млекопитающие (часть 1). М.: «ООО Фирма «Издательство АСТ», 1999. 608 с.

Пальчех Н.А., Малькова М.Г., Кузьмин И.В., Якименко В.В. Структура колониальных поселений узкочерепной полевки (*Microtus gregalis* Pall.) в Западной Сибири // Экология. 2003. № 5. С. 365–369.

Панов В.В., Николаев А.С. Динамика численности и видовая структура населения мелких млекопитающих Северной Барабы // Фауна, таксономия, экология млекопитающих и птиц. Новосибирск: Наука, Сибир. отд., 1987. С. 5–11.

Пикулик М.М. Земноводные Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1985. 191 с.

Писаренко С.С., Ушаков В.А. Распространенность и формы каннибализма у бесхвостых земноводных // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1985. С. 165–166.

Письман Т.И. Конкуренция популяций в трофической цепи «консумент-продуцент» в водной замкнутой системе // Экология. 2003. № 4. С. 302–306.

Поливанов В.М. Ранги и особенности структуры популяций у птиц // Бюлл. МОИП, отд. биол. 2001. Т. 106. Вып. 6. С. 43–50.

Придня М.В. Взаимоотношение копытных и растительных сообществ в высокогорных экосистемах Западного Кавказа // Экология. 1991. № 3. С. 10–16.

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

Резникова Ж.И. Новая форма межвидовых отношений у муравьев: гипотеза межвидового социального контроля // Зоолог. журнал. 2003. Т. 82. № 7. С. 816–824.

Ручин А.Б., Рыжов М.К. Трофическая роль озерной лягушки *Rana ridibunda* (Anura, Ranidae) в околородных системах // Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах. Днепропетровск: ДНУ, 2003. С. 247–248.

Сорока О.В. Основные черты пространственной структуры популяции степного сурка на территории заповедника «Оренбургский» // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2001. Т. 106. Вып. 1. С. 50–55.

Толмачев А.И. Введение в географию растений. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1974. 244 с.

Трубицына О.В. Влияние возраста хозяина на гельминтофауну озерной лягушки // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии. Вып. 5. Тольятти, 2001. С. 89–95.

Трубицына О.В. Связь инвазии некоторыми видами трематод с полиморфизмом их хозяев – озерных лягушек // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии. Вып. 7. Тольятти, 2004. С. 135–140.

Харченко Н.А., Свешников В.А., Козлов А.Т., Афанасов В.С. Система жизненных форм и экоморф строящих личинок лесных насекомых // Доклады АН СССР. 1989. Т. 309. Вып. 6. С. 1510–1514.

Юнусбаев У.Б., Мусина Л.Б., Суюндуков Я.Т. Динамика степной растительности под влиянием выпаса разных сельскохозяйственных животных // Экология. 2003. № 1. С. 46–50.

Чернова Н.М., Кузнецова Н.А. Принципы организации многовидовых группировок сапрофагов // Общ. пробл. биогеоценол. М. 1986. С. 158–160.

Шилов И.А. Популяционная структура вида // Зоолог. журнал. 1967. Т. 46. Вып. 10. С. 1456–1469.

Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. Количественная гидроэкология: методы, критерии, решения. М.: Наука, 2005. Т. 1. 281 с. Т. 2. 337 с.

Шляхтин Г.В. Трофические ниши совместно обитающих бесхвостых амфибий // Экология. 1985. № 6. С. 24–32.

Экология и безопасность жизнедеятельности / Под ред. Л.А. Муравья. М.: Юнити, 2000. 447 с.

Eniang E.A., King R., Lea J., Capizzi D., Luiselli L. Trophic niches of four sympatric rainforest anurans from southern Nigeria: does resource partitioning play a role in structuring the community // *Rev. ecol.* 2003. V. 58. № 3. P. 321–335.

Galvan I. Intraspecific kleptoparasitism in lesser blade-backed gulls wintering inland in Spain // *Waterbirds*. 2003. V. 26. № 3. P. 325–330.

Gordon M.D., Paul R.E., Thorpe K. What is the function of encounter patterns in ant colonies? // *Anim. Behav.* 1993. V. 45. P. 1083–1100.

Gorman M.L., Mills M.G., Raath J.P., Speakman J.R. High hunting costs make African wild dogs vulnerable to kleptoparasitism by hyaenas // *Nature (London)*. 1998. V. 391. P. 479–481.

Greenslade P.G.M. Interspecific competition and frequency changes among ants in Solomon Islands coconut plantations // *J. Anim. Ecol.* 1971. V. 8. № 2. P. 323–352.

Hamilton W.D. The genetical theory of social behaviour (1.2) // *J. theor. Biol.* 1964. V. 7. P. 1–32.

Hansson L., Henttonen H. Rodents, predation and wildlife cycles // *Finn. Game Res.* 1989. № 46. P. 26 – 33.

Hutchinson G.E. The paradox of the plankton // *Amer. Nat.* V. 107. P. 406–425.

Karlsson P.S., Karlsson B. Why does *Pinguicula vulgaris* L. trap insects? // *New Phytologist*. 1984. V. 97. P. 25–30.

Karlsson P.S. Seasonal pattern of biomass allocation in flowering and nonflowering specimens of three *Pinguicula species* // *Can. J. Bot.* 1986. V. 64. P. 2872–2877.

Krebs C.J. Demographic changes in fluctuating populations of *Microtus californicus* // *Ecol. Monogr.* 1966. V. 36. №3. P. 239–273.

Lekuona J.M. Kleptoparasitism in wintering grey heron *Ardea cinerea* // *Folia Zool.* 2002. V. 51. № 3. P. 215–220.

Luskova V., Halacka K., Vetesnik L., Lusk S. Changes of ploidy and sexuality status of “*Carassius auratus*” populations in the drainage area of the River Dyje (Czech Republic) // *Ecohydrology and Hydrobiology*. 2004. V. 4. № 2. P. 165–171.

M' Closkey R.T., Szpak Ch.P., Deslippe R.J. Experimental assessment of factors affecting the distribution of adult female tree lizards // *Oikos*. 1990. V. 59. P. 124–133.

Poirer F.E. Dominance structure of the nilgiri langur (*Presbytis johnii*) of South India // *Folia. primatol.* 1970. V. 12. №3. P. 161–186.

Poulin R., Grutter A.S. Cleaning symbioses: proximate and adaptive explanations // *BioScience*. 1996. V. 46. № 7. P. 512–517.

Reddy R., Kote G. Predatory behavior of *Gambusia affinis* in relation to different light colors // *Physiol. and Behav.* 1975. V. 14. № 3. P. 255–257.

Small J.G.C., Onraet A., Grierson D.S., Reynolds G. Studies on insect-free growth, development and nitrate-assimilating enzymes of *Drosera aliciae* hamet // *New Phytologist*. 1977. V. 79. P. 127–133.

Stanton M.L., Palmer T.M., Young T.P., Evans A., Turner M. L. Sterilization and canopy modification of a swollen thorn acacia tree by a plant – ant // *Nature*. 1999. V. 401. P. 578–584.

Weeks P. Red-billed oxpeckers: vampires or tickle-birds? // *Behavioral Ecology*. 2000. V. 11. № 2. P. 154–160.

Wood C.E. Evidence for the hybrid origin of *Drosera anglica* // *Rhodora*. 1955. V. 57. P. 105–130.

Yoshihiro Y.Y., Kitashiro S. Infanticide in a dryinid parasitoid, *Haplogonatus atratus* // *J. Insect. Behav.* 2002. V. 15. № 3. P. 415–427.

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	3
РАЗДЕЛ 1. ЭКОЛОГИЯ ПОПУЛЯЦИЙ (ДЕМЭКОЛОГИЯ)	4
§ 1. Понятие о популяции. Исторические сведения	4
§ 2. Популяционная структура вида	4
§ 3. Популяция, эволюция, уровни жизни	8
§ 4. Популяционный ареал вида	9
§ 5. Показатели популяций	10
§ 6. Структура популяций	12
6.1. Половая структура	12
6.2. Возрастная структура	14
6.3. Пространственная структура	17
6.4. Этологическая структура	20
§ 7. Динамика популяций	25
7.1. Биотический потенциал	25
7.2. Емкость и сопротивление среды	26
7.3. Основные типы популяций во времени	27
7.4. Колебания численности в популяциях	27
7.5. Экологические стратегии и типы динамики численности	28
§ 8. Гомеостаз популяций	29
РАЗДЕЛ 2. ЭКОЛОГИЯ СООБЩЕСТВ (СИНЭКОЛОГИЯ)	31
§ 9. Основные понятия синэкологии	31
§ 10. Биотические связи в биоценозах	32
10.1. Межвидовые отношения в биоценозах	33
10.1.1. Аллелопатия	35
10.1.2. Конкуренция	36
10.1.3. Хищничество	39
10.1.4. Мутуализм	42
10.1.5. Протокооперация	44
10.1.6. Комменсализм	45
10.1.7. Паразитизм	46
10.1.8. Взаимоотношения растений и животных	49
§ 11. Экологические ниши и жизненные формы	51
11.1. Экологическая ниша	51
11.2. Жизненные формы растений и животных	53
11.2.1. Жизненные формы растений	53
11.2.2. Жизненные формы животных	55
§ 12. Трофическая структура биоценозов	56
12.1. Пищевые сети и уровни	56

12.2. Экологические пирамиды	59
12.3. Биологическая продуктивность биоценозов	60
12.3.1. Продуктивность наземных экосистем	61
12.3.2. Продуктивность водных экосистем	62
§ 13. Пространственная структура биоценозов	64
13.1. Вертикальная структура	64
13.2. Горизонтальная структура	65
13.3. Видовая структура	66
§ 14. Устойчивость и развитие биоценозов	67
§ 15. Динамика экосистем	69
РАЗДЕЛ 3. МОДЕЛИРОВАНИЕ И МОНИТОРИНГ	73
§ 16. Моделирование	73
§ 17. Мониторинг и его виды	75
§ 18. Критерии оценки качества окружающей среды	78
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК	81
Основной	81
Дополнительный	82

Учебное издание

РУЧИН Александр Борисович

**КРАТКИЙ КУРС ЛЕКЦИЙ ПО ЭКОЛОГИИ
ПОПУЛЯЦИЙ И СООБЩЕСТВ**

Учебное пособие

*Печатается в авторской редакции
в соответствии с представленным оригинал-макетом*

Подписано в печать Формат 60 x 84 1 / 16. Бумага офсетная.
Печать офсетная. Гарнитура Таймс. Усл. печ. л. 5,12.
Уч.-изд. л. Тираж 200 экз. Заказ №

Издательство Мордовского университета
Типография Издательства Мордовского университета
430000, г. Саранск, ул. Советская, 24