

КРАТКАЯ ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ НАУКИ

Лекция 1.1. Зарождение экологических взглядов в науке

Лекция 1.2. Обобщение материалов экологии в трудах ученых

Лекция 1.3. Обособление науки экологии в отдельную область знаний

Лекция 1.4. Современное состояние науки экологии

Лекция 1.1. Зарождение экологических взглядов в науке

Экология как наука о взаимоотношениях организма и среды могла возникнуть лишь на определенном этапе развития биологических знаний. Ее становление, как никакой другой, было тесно связано с запросами общества, с уровнем развития производительных сил, в полной мере соответствуя словам Ф. Энгельса: «...уже с самого начала возникновение и развитие наук обусловлено производством». В 1866 году впервые появился термин *экология* (от греч. *oikos* — жилище, местопребывание и *logos* — учение). Его ввел немецкий зоолог Эрнст Геккель в книге «Всеобщая морфология организмов» для обозначения взаимосвязи организмов в природе. По его определению, экология — это наука об отношениях организмов к окружающей их среде, к которой относятся в широком смысле все условия существования.

Позже, в другой работе Э. Геккель писал: «Под экологией мы подразумеваем науку об экономии, о домашнем быте животных организмов. Она исследует общие отношения животных как к их неорганической, так и к органической среде, их дружественные и враждебные отношения к другим животным и растениям, с которыми они вступают в прямые и не прямые контакты».

Примечательно, что впервые после публикации «Всеобщей морфологии» термин «экология» и его расшифровка как «экономия природы» в мировой научной литературе был впервые воспроизведен не в Германии, а в России уже в 1869 году, когда в Петербурге была издана небольшая книжка (179 стр.) «Учение об органических формах, основанное на теории превращения видов» под редакцией И.И. Мечникова, представляющая собой конспект двухтомной монографии Геккеля. К сожалению, в те годы никто из отечественных зоологов, фактически занимающихся изучением экологии животных, не воспользовался этим словом.

Безусловно, мысли, высказанные Геккелем в обозначении новой научной области, отразили уровень знаний по экологии, который свидетельствует, что фактов и идей по данному разделу биологии к тому времени накопилось уже много, что появилась необходимость обособления новой ветви среди биологических наук. С этого времени развитие экологии пошло чрезвычайно быстро.

Начало истории экологии прослеживается с глубокой древности, и оно тесно связано с первоначальным познанием растений, животных, условий окружающей среды и фактически совпадает с этапами развития наук ботаники и зоологии, с практическим освоением природы людьми.

Люди всегда находились в тесной зависимости от растительного и животного мира, их ресурсов и были вынуждены повседневно считаться с особенностями произрастания растений и образа жизни зверей, птиц, рыб и т.д. Безусловно, их представления об окружающей среде еще не носили научного характера и, конечно, не всегда были впол-

не осознанными, однако со временем именно эти представления явились источником начала экологических знаний о природе, важных для человека.

Судя по дошедшим до нас наскальным рисункам и способам культивирования растений, лова животных, обрядам, люди еще на заре становления человечества имели некоторые представления о повадках животных, образе их жизни, о сроках сбора растений, употребляемых на нужды человека, о местах произрастания растений, о способах выращивания и ухода за ними.

Отдельные сведения подобного рода можно найти в сохранившихся памятниках древнеегипетской, китайской, индийской, тибетской и персидской культур. В рукописных книгах Вавилонии, например, есть описания способов обработки земли, указывается время посева различных культурных растений, перечисляются птицы и животные, вредные для земледелия. В древнейших китайских хрониках с IV-II веков до н. э. описываются условия произрастания различных сортов культурных растений. В древнеиндийских сказаниях «Махабхарата», относимых к VI - II веками до н. э., имеются сведения о повадках и образе жизни примерно 50 животных, есть упоминание об изменениях численности и суточной жизни некоторых из них. В священной книге древних иранцев «Зендавеста» (VII-VI вв. до н. э.) как наставление советуется «беречь полезных животных, охранять огонь, храмы и воду, заботиться, чтобы не осквернялась земля нечистыми веществами, а тщательно бы обрабатывалась».

Много разных животных упоминается в Библии (I в. н. э.): крот, змея, лев, серна, шакал, олень, летучая мышь, горлица и др. Там же называется более 150 видов растений. Сведения о растениях часто сопровождаются краткими биологическими характеристиками: колючее, ядовитое, горькое, пахучее, луковичное, быстро усыхающее, дающее своей скоро разрастающейся листвой большую тень, раскидистое, срубленное дерево (дуб) продолжает жизнь молодой порослью и др. Например, в притче о плевеле и пшенице четко прослеживается хорошее знание не только ядовитости семян плевела, но и то, что это растение развивает большую корневую систему. Вырастая среди пшеницы, корни плевела переплетаются с ее корнями так, что вырывая его трудно не вырвать и саму пшеницу. Вот почему в притче говорится: «Оставьте расти вместе и то и другое до жатвы, а во время жатвы соберите прежде плевелы и свяжите их в связки, чтобы сжечь их, а пшеницу уберите в житницу».

В одном из текстов Библии приводится яркое фенологически достоверное описание прихода весны: «Вот, зима уже прошла; дождь миновал, перестал; цветы показались на земле; время пения настало, и голос горлицы слышен в стране нашей. Смоковницы распустили свои почки, и виноградные лозы, расцветая, издают благовоние».

Многие сведения о растениях и животных упоминаются в Библии в явно прикладном смысле или иносказательно (в притчах, откровениях и др.) для выражения определенных качеств у людей, отождествляя их по аналогии с какими-либо свойствами растений, животных и окружающей природы. Многое переплетается с фантастикой, но часть сведений поражает большой точностью.

Высказывания о связях организмов со средой и их зависимости от окружающих условий имеются в трудах античных философов. О них в этом плане писали Эмпедокл (V в. до н. э.), Аристотель (IV в. до н.э.) и Теофраст (Ш в. до н.э.).

Пример. Аристотель (384-322 гг. до н. э.) разделял животных на водных, сухопутных и земноводных, подчеркивая тем самым их связь с окружающей средой. В трудах ученика Аристотеля —

Теофраста (371-286 гг. до н.э.) имеется много сведений по экологии растений. В труде «Исследования о растениях» он отмечает зависимость формы роста растения от климата, почвы и способов возделывания; описывает естественные группировки растений, отмечает своеобразие мангровой растительности, особенности растений гор, долин. Он пишет: «Деревья в горах низкорослые, сучковатые, при пересадке в долины становятся больше и красивее на вид». Теофраст создает первую в науке классификацию растений, основываясь на разнообразии их жизненных форм (деревья, кустарники, полукустарники и травы). Наряду с этими ботанико-экологическими сведениями он писал об изменениях в окраске животных и приспособительном значении этого явления.

Пример, древнейший ученый-агроном Марк Теренций Варрон (116-27 гг. до н.э.) отмечал движение листьев и цветков под воздействием солнца; приводил много сведений о почве, о домашних животных и птицах и способах ухода за ними. Другой римский ученый-агроном Луций Юний Модерат Колумелла, живший в I веке н.э., в 12-томном труде «О сельском хозяйстве» уделяет большое внимание вопросам плодородия (в частности, виноградарства), декоративного садоводства, роли удобрений и способах агротехники выращивания растений.

Таким образом, элементы экологического подхода к воззрению на природу, на живые организмы, на их зависимость от среды обитания, способы выращивания можно обнаружить буквально на заре становления ботаники, зоологии и сельского хозяйства.

Средневековье, характеризующееся феодальной разобщенностью, низким уровнем производства и господством религии, мало дало для развития экологии. На органический мир широко распространились мистические взгляды. Связь строения организмов с условиями среды толковалась как воплощение воли Бога. В этот период, затянувшийся почти на целое тысячелетие, лишь единичные труды содержат факты научного значения. Большинство этих сведений имеют прикладной характер и опираются на описание и использование целебных трав (Разес, Авиценна), культивируемых растений и животных, на знакомство с природой далеких стран (Марко Поло, XIII век, Афанасий Никитин, XV век).

Пример, интересными для этого периода являются труды Альберта Великого (Альберт фон Больштедт, 1193-1280), отразившего новые прогрессивные веяния науки в период позднего средневековья. В своих книгах о растениях он во многом следует за Аристотелем, но, излагая общую ботанику, главным образом морфологию и физиологию, касается вопросов экологического звучания. Например, он рассматривает причины «зимнего сна» у растений, размножение и рост организмов ставит в неразрывную связь с их питанием. Согласно Альберту Великому, увеличение и уменьшение размеров растений, ухудшение или улучшение их свойств зависит от того, что имеется в почве. Он придает большое значение условиям местообитания растений, где помимо почвы важное место уделяет «солнечному теплу».

На смену средневековью приходит эпоха Возрождения. Развитие капиталистического уклада жизни, сменяющего феодальное общество, характеризует конец XV — начало XVI века. Это вызвало бурный рост производительных сил, что повлияло на все сферы общественной жизни, вызвав значительный подъем в литературе, искусстве, науке.

Великие географические открытия, обогатившие мир сведениями о новых растениях и животных из диковинных заморских стран, способствовали развитию экологии путем конкретного, натуралистического изучения окружающего мира. Накопление и описание фактического материала — характерная черта естествознания этого периода. И хотя в суждениях о природе господствуют метафизические представления, все же в трудах многих естествоиспытателей можно найти явные свидетельства развития экологических знаний. Они выражаются в накоплении фактов о разнообразии живых организмов, их распространении, в выявлении особенностей строения растений и животных, живущих в условиях той или иной среды. Много сведений экологического характера можно

найти в этот период в трудах известных ботаников: А. Цезальпина (1519-1603), Ж. Турнефора (1656-1708), Джона Рея (1623-1705) и многих других. В трудах К. Геснера (1516-1565) и У. Альдрованди (1522-1605) содержатся сведения о животных.

Интересно, что в этот период в трудах натуралистов, изучающих животных, наряду с описанием многообразия форм и их систематизацией становится все более заметным интерес к изучению «истории жизни» животных.

Пример. в 6-томном труде Рене Реомюра (1683-1757) «Мемуары по естественной истории насекомых» приводится много сведений об условиях обитания насекомых, их взаимоотношениях с растениями, а читатель побуждается к исследованию жизни живых существ в связи с условиями их обитания. Абраам Трамбле (1710-1784), исследуя жизнь водных животных, приводит много фактов экологического значения об образе жизни пресноводной гидры и мшанок. Так, в книге «Мемуары к истории полипов» (1744) он приводит сведения о зависимости жизнедеятельности исследуемых организмов от температуры, обилия пищи, обращает внимание на взаимоотношения полипов с другими водными обитателями - рыбами, жуками, червями. Значительный вклад в становление экологии внес Карл Линней (1707-1778). В своих трудах он подчеркивал влияние климатических условий на жизнь организмов, особое значение придавал изучению сезонных изменений у организмов. В труде «Экономия природы» (1749) Линней обращает внимание на взаимные отношения всех естественных тел. Он отмечает для поддержания равновесия в природе наряду с размножением и существованием живых организмов важность их разрушения. В книге «Общее устройство природы» (1760) К. Линней утверждает, что гибель одного организма делает возможным существование других. К сожалению, все природные явления, в том числе и экологические, Линней объяснял теологически.

Примечательными для формирования экологического взгляда на природу являются труды французского естествоиспытателя Жоржа Луи Леклерка Бюффона (1707-1788), в которых много внимания уделено связям организмов со средой. Фактически он обосновывал принцип влияния среды на существование растений и животных. Работая в эпоху Великих географических открытий, он мало путешествовал сам, но обрабатывал зоогеографические материалы, накопленные ранее и собранные его сотрудниками, уделял большое внимание влиянию внешних условий (климата, местообитания, пищи) на изменение наружных признаков у организмов каждого вида.

Пример. Об изменчивости организмов под влиянием различных внешних условий среды писал Эразм Дарвин (1731-1802), изложивший свои представления в сочинениях: «Ботанический сад», «Зоономия», «Храм природы», излагая свои научные взгляды в форме дидактических поэм. Он придавал большое значение вопросу «об экономии в природе». Интересно, что в «Храме природы» Э. Дарвин, говоря об «экономии в природе», касается вопроса взаимоотношений между организмами. Он пишет: «И меж растений царствует война. Деревья, травы - вверх растут задорно, За свет и воздух борются упорно, А корни их, в земле неся свой труд, За почву и за влажность спор ведут. Там же он высказывал мысли о зависимости существования одних организмов от других. При этом описывал примеры, аналогичные тому, что мы сейчас называем цепями и циклами питания.

Пример. «Охотнице-сове, средь ночи темной, Не жаль певца любви и неги томной, А соловей съедает светляка, Не посмотрев на прелесть огонька; Светляк же, - ночи светоч оживленный, Вползая вверх, цветок съедает сонный. Наездник окрыленный, чтоб запас Питательный потомству предоставить, Спешит, вонзая жало много раз, Им гусениц побольше пробуравить; Найдя в приемной матери приют, Личинки плоть ее живую жрут».

Жан Батист Ламарк (1744-1829) обращает внимание на значение внешних условий в эволюции животных и растений. Много фактов экологического содержания было изложено в трудах ученых - натуралистов России - С.П. Крашениникова (1711-1755), И.Г.

Гмелина (1709-1765), Г.В. Стеллера (1709-1746), И.И. Лепехина (1740-1802), П.С. Палласа (1741-1811), В.Ф. Зуева (1752-1794). Своими путешествиями они открыли для науки животный и растительный мир нашей страны.

Иоганн Георг Гмелин (1747) впервые описывает чернозем и вечную мерзлоту, **Георг Вильгельм Стеллер**, будучи в 1746 году в городе Соликамске в садах заводчика Демидова впервые поставил опыты по интродукции дикорастущих растений, «чинил» опыты с этими растениями.

Степан Петрович Крашенников (1755) на примере природы Камчатки проводит множество наблюдений над образом жизни зверей, птиц, рыб и публикует их в книге «Описание земли Камчатской» (1755), получившей мировую известность.

Иван Иванович Лепехин (1771) описывает растительные ландшафты страны, собственные пустыням, умеренным и северным зонам, при этом обращает внимание на сходство растений высокогорий и тундры; указывает на зависимость растительности от качества почвы и различных климатов Земли; устанавливает зависимость численности, распределения, плодovitости и миграции белки, кедровки и других обитателей тайги от урожая кедров; рекомендует «примечать действия природы, старающейся везде сохранять равновесие».

О влиянии среды на организм писал **Михаил Васильевич Ломоносов** (1711-1765). Он первый высказал мысли о воздушном питании растений и о воздействии на них «электрических сил», о влиянии леса на почву и о роли живых организмов в происхождении нефти, угля и чернозема. Именно ему принадлежала инициатива и программа комплексных академических экспедиций по стране.

Особенно значительными явились труды **Петра Симона Палласа**. Совершая экспедиции по России, он не только изучал нравы и обычаи населения, природные явления исследуемых территорий, но проводил даже наблюдения за жизнью животных в природных условиях. В трудах Палласа имеются данные об образе жизни многих животных, вплоть до физиологических опытов с измерением температуры тела грызунов, особенно тех, кто впадает в зимнюю спячку. П.С. Палласа считают «одним из основателей экологии животных».

Василий Федорович Зуев добыл многочисленные сведения о водоплавающих птицах. Он впервые описал образ жизни и повадки северного оленя. Интересно, что отчеты В.Ф. Зуева об исследованиях, представленные Палласу и в Академию, обычно содержали многочисленные подробности экологического характера. Им же был задуман труд «О температуре тела животных в зависимости от окружающей среды» (1783). Однако по ряду обстоятельств (в том числе работа по обследованию школ России и написание первого двухтомного учебника естествознания для народных училищ) этот научный труд не был написан, но о предполагаемом его содержании можно судить по программе, сохранившейся в архивах Академии. Он заявлял, о чем будет писать в этом труде: «Определить внутреннюю и внешнюю температуру у различных животных, наблюдаемую в различных частях света, отметить ее пределы, сверх которых природа никому из них жить не позволяет; установить теорию о теплоте у животных в целом, проверить ее внутренними и внешними экспериментами, поставленными как над наземными, так и подводными и воздушными животными».

Этим экологическим сведениям он придавал большое значение и значительную часть их в доступном виде включил в содержание учебника для школы. Как видим, В.Ф. Зуев не только обогатил науку экологию, но стал пионером массового экологического просвещения, написав первый отечественный экологизированный учебник для всеобщего образования по естествознанию в школе — «Начертание естественной истории» (1786 г.), выдержавший в России пять изданий.

Проблеме влияния среды на организм уделяет много внимания ученый-агроном **Андрей Тимофеевич Болотов** (1738-1833). Основываясь на наблюдениях, он разрабатывает приемы воздействия на молодые растения (на примере яблони), определяет роль минеральных солей в жизни растений, создает одну из первых классификаций местобитаний; затрагивает вопросы взаимоотношений между организмами.

Как видим, по мере развития ботаники и зоологии происходило накопление фактов экологического содержания, свидетельствующее, что к концу XVIII века у естествоиспытателей начали складываться элементы особого, прогрессивного подхода к изучению явлений природы, изменений организмов с учетом окружающих условий, многообразия форм и взаимозависимости организмов друг от друга. Однако как таковых четко сформулированных экологических идей еще нет, лишь начала складываться экологическая точка зрения на изучаемые явления природы и накапливаются факты экологических свойств природы.

Накопление фактов в процессе Великих географических открытий сменилось периодом детальной обработки собранных материалов. Сопоставление сведений о флоре, фауне различных областей земного шара, установление сходств и различий в их составе, изучение распределения на земной поверхности приводит к появлению новых прогрессивных идей изменчивости видов. Обобщения, сделанные на основе их, сопровождались исследованиями в области изучения условий существования организмов.

Особенно значительными в начале XIX века были труды **Александра фон Гумбольдта** (1769-1859). Он лично обследовал Северную и Южную Америки, Центральную Европу, а также Сибирь, Алтай, Китай, побывал у берегов Каспия и в Петербурге. Громадный опыт путешественника-натуралиста, широкий географический и исторический кругозор, знание трудов ученых о естественнонаучном землеописании, а также знание современных ему физики, химии, геологии и аналитический склад ума позволили Гумбольдту обобщить накопившиеся к тому времени сведения о флоре различных областей земного шара. Своими трудами он создал географию растений как особую науку о закономерностях распространения растений и растительности по земной поверхности и заложил в ней основы экологического направления в изучении жизни растений. Весь растительный покров Земли он разделил на растительные области, выделение которых ставил в зависимость от климатических факторов. Его основной труд «Идеи о географии растений» (1807) повлек за собой появление целого ряда работ фитогеографического и экологического содержания. Он обосновал идею горизонтальной зональности и вертикальной поясности растительности, ввел понятие о физиономических типах организмов, чем фактически начал очень важное в экологии учение о жизненных формах. Не исследуя специально животный мир, Гумбольдт все же рассматривает с общих биогеографических позиций вопросы былых соединений материков. При этом причины географиче-

ского распределения растений и животных он связывает как с ныне действующими факторами, так и с прошлым Земли.

В работах этого большого ученого мы находим глубокое комплексное понимание природных явлений. В целом ряде трудов, например в «Картинах природы» (1808), особенно в книге «Космос» (1844), и в цикле популярных лекций по общему естествознанию, прочитанных А. Гумбольдтом в Берлинском университете в 1827 году четко прослеживается выдвигаемая автором идея о взаимной связи и единстве всех процессов, совершающихся в живой природе. Поэтому он рекомендует, чтобы «явления изучались в связи и природа рассматривалась как единый во всех своих частях связанный организм».

Труды А. Гумбольдта оказали большое влияние на формирование экологического мышления у натуралистов XIX века и сыграли огромную роль в развитии биологических, физико-географических и прикладных наук. Еще при жизни Гумбольдта вышло несколько крупных работ по географии растений, животных, экологической географии, развивающих и конкретизирующих его идеи.

Лекция 1.2.

Обобщение материалов экологии в трудах ученых

Значительные исследования в экологическом направлении были выполнены отцом и сыном Декандолями. **Огюст Пирам Декандоль** — отец (1778-1841) в книге «Очерк начальной географии растений» (1820) впервые дал определение таким важным понятиям, как «местообитание», «местонахождение», «полезные температуры».

Альфонс Декандоль - сын (1806-1893) в «Географии растений» (1855) приводит классификацию местообитаний, основываясь на многообразии факторов внешней среды: температуры, света, влажности, качества почвы. Ограничителями распространения растений он, как и Гумбольдт, считал климатические факторы, а среди них выделял температурные. При этом А. Декандоль установил, что важна не средняя температура сама по себе, а суммарная температура периода вегетации.

Таким образом, к середине XIX века в работах ряда ученых накопилось уже много обобщений по фактам экологического содержания. Особенно четко обобщения по экологии обозначаются в трудах по биогеографии. В фитогеографии это новое направление выкристаллизовалось в работах швейцарского ботаника **Альфонса Декандоля** и его можно по праву считать одним из основателей экологии растений.

В зоологии экологическое направление формируется в трудах ученых России — Э.А. Эверсмана и К.Ф. Рулье. В тесном единстве с окружающей средой рассматривает организмы профессор Казанского университета **Эдуард Александрович Эверсман** (1794-1860). В трехтомном труде «Естественная история Оренбургского края» (1840) он четко делил факторы среды на абиотические и биотические (но без данных терминов), приводил ряд примеров борьбы и конкуренции между особями одного и разных видов, отмечал «стремления природы к равновесию». При этом особое внимание он обращал на биоценотические, как мы теперь называем, связи между организмами, в частности между растениями и животными. При анализе причин распространения, колебания численности и выживания отдельных биологических видов Эверсман отдавал предпочтение биотическим факторам среды. В описаниях свойств животных он обращал внимание на их морфологические приспособления к условиям обитания.

Одновременно с Э.А. Эверсманом работали и другие ученые, также способствовавшие формированию экологического направления в зоологии. Среди них: Григорий Силыч Карелин (1801-1872) — исследователь млекопитающих юго-востока России, Западной Сибири и автор монографий о соболе, бобре, летучих мышах; Карл Максимович Бэр (1792-1876) — исследователь ихтиофауны рек и морей России, подчеркивал приспособительное значение плодовитости как биологического механизма, обеспечивающего выживаемость вида в зависимости от обилия пищи.

В 1854 году К.М. Бэр сформулировал основные положения теории динамики популяций рыб, в том числе о соразмерности рыбных ресурсов с обеспеченностью рыб пищей, то есть кормностью водоемов. В 1837 году в экспедиции на Новую Землю, Бэр провел комплексное обследование взаимозависимости всех факторов природы островов (метеорологического, геологического, ботанического, зоологического, географического), тем самым, как отмечает Б.Е. Райков, «он дал своего рода эталон для подобных изысканий, которыми широко воспользовались позднейшие ученые».

Большую роль в формировании экологии сыграл академик **Александр Федорович Миддендорф** (1815-1894). Он рассматривал природу как единое целое. Он обследовал Новую Землю, Кольский полуостров, Таймыр и Якутию, при этом установил много интересных фактов о сезонных миграциях животных, особенностях зимней жизни млекопитающих, о приспособлениях зверей и птиц к жизни в условиях суровых длительных зим, влияние круглосуточного освещения во время полярного лета и пр. Он впервые отметил сопряженность распространения отдельных видов животных и их кормовых растений, например, кедровки и кедр, тетерева с березой, бурундука с елью и пихтой. Ученый также отмечал: «Человек невероятно сильно влияет на географию и статистику животных». Роль А.Ф. Миддендорфа в развитии экологии хорошо показал Г.А. Новиков в книге «Очерк истории экологии животных» (1980).

Вклад Эверсмана, Бэра, Миддендорфа в развитие экологии в первой половине XIX века был достаточно велик, но лишь профессор Московского университета **Карл Францевич Рулье** (1814-1858) создал стройную концепцию экологии животных, дав тем самым действенное орудие для развития экологического направления во всей биологии и биологической науке в России. Труды этого ученого сформулирована экологическая область в зоологии. Притом он не только обособляет широкий круг вопросов, изучаемых экологией, но дает ей самостоятельное название, определяет ее научные и практические задачи, место среди других наук, вскрывает закономерности, намечает пути внедрения этих знаний в практику и указывает направления дальнейших экологических исследований.

Знакомство с трудами К.Ф. Рулье позволяет обнаружить интересный факт. Преподавая зоологию в Московском университете, Рулье, наряду с чтением морфологии, анатомии и физиологии животных, с 1845 года излагал слушателям курс экологии животных. В 1850 году первая часть этого курса под названием «Зообиология» вышла в свет как литографированное издание для студентов. Первоначально К.Ф. Рулье называл этот курс словом «Зооэтика» (греч. *ethos* — привычка, обычай, обычное местопребывание). Этим термином он назвал область знаний, которую Э. Геккель позже назвал экологией (греч. *oikos* — дом, убежище, привычки). Поражает сходство в выборе слов, определяющих эту область биологических знаний. Можно предположить, что Эрнст Геккель был знаком с

курсом зооэтики Рудье или же слышал о нем. Но возможно, что это является примером конвергирования в терминологии, когда разные ученые независимо друг от друга именуют одну и ту же область знаний, исходя из ее содержания.

Но и К.Ф. Рудье (1845) и, спустя 20 лет после него, Э. Геккель (1866), именно слова «дом», «привычка», «местообитание» использовали для определения имени новой биологической науки. Позже, при подготовке курса к печати Рудье заменил термин «зооэтика» на термин «зообиология», оттеняя этим, что данный курс излагает сведения об особенностях образа жизни животных.

Содержание зообиологии Рудье определял как отдел зоологии, где изучаются «многообразные явления образа жизни животных». Излагая основы этой науки, К.Ф. Рудье освещал вопросы жизнедеятельности организмов под влиянием внешних условий, характеризовал условия среды, разные типы местообитаний, рассматривал периодические явления (суточные, сезонные и вековые) в жизни животных. Кроме того, приводил описание жизненных форм животных, рассматривал многообразие форм взаимоотношений организмов в природе, излагал законы географического размещения животных. Все эти вопросы являются предметом пристального внимания и в современной экологии.

Пример. К.Ф. Рудье предвосхищал положения современной нам экологии организмов и биогеоценологии. Он писал: «Как... все физиологические явления слагаются из двух родов: явлений жизни «особной», индивидуальной — и явлений жизни общей, так и зообиологические явления обнимают те же две сферы». И далее пояснял: «К явлениям жизни особой нужно отнести: явления, обнаруживающие отношения животных к внешним мировым деятельностям (добывание воздуха, пищи и т.д.) - К явлениям жизни общей: отношение к животным, отношение к растениям, отношения к человеку, отношения ко всем относительно для самого животного внешним деятелям вместе».

Следует подчеркнуть, что Рудье считал человеческую деятельность в природе важным экологическим фактором, осуществляющим большие изменения в ней. И на конкретных примерах по отношению к животным показывает прямое и косвенное влияние в природе человека. Он писал: *«С одной стороны, он изменяет физические условия, посреди которых живут растения и животные — почву, болота, воды, леса, а тем изменяет приволье в пище, приюте и климате для животных. Так, достоверно известно, что в приволжских губерниях, с приметным уменьшением лесов, приметно изменился и характер времен года — лето сделалось жарче, зима холоднее, и что, конечно, должно отразиться на количестве, на качестве и на образе жизни приволжских животных, по крайней мере, тесно привязанных к приволжским местностям. То же произошло с Московским краем, который ныне не оправдывает оставшегося за ним исторического названия Залесья, и которого река — только историческая река, в которой жили осетры, — а ныне едва ли речонка... С другой стороны человек иногда действует и непосредственно на само животное, находя в нем или врага, или пищу. При этом часто сокращает число животных, а иногда оно исчезает и всем родом — вырождается...».*

Как видим, все основные объекты, изучаемые современной экологией — среда, условия жизни, организм, популяция, биоценоз, влияние человека на живые организмы — являются предметом внимания К.Ф. Рудье, хотя и без этих современных терминов, а разделение материала зообиологии на части «особной» жизни и «общей», свидетельствуют, что он различал закономерности в природе, протекающие на разных уровнях ее организации.

Подобных обобщений до К.Ф. Рудье мы не находим ни в трудах ботаников, ни зоологов. Начало биоценологических исследований нередко ведется от **Карла Мёбиуса**

(1877) и *Евгения Варминга* (1896). Однако, как мы видим, еще задолго до них К.Ф. Рулье в 1845-1850 годах излагает целый ряд общих и частных положений биоценологии.

Пример. В этом отношении как программа экологических исследований звучат его слова в публичной лекции (и затем в статье 1852 г.) на тему «Жизнь животных по отношению ко внешним условиям»: «.. Приляг к лужице, изучи подробно существа — растение и животных ее населяющих, в постепенном развитии и взаимно непрестанно перекрещивающихся отношениях организмов и образа жизни, и ты для науки сделаешь несравненно более, нежели многие путешественники... Полагая задачей, достойной первого из первых ученых обществ, назначить следующую тему для ученого труда первейших ученых: «Исследовать три вершка ближайшего к исследователю болота, относительно растений и животных, и исследовать их в постепенном взаимном развитии организации и образ жизни посреди определенных условий». Пока ни одно общество не решилось предложить такой задачи».

Примечательно, что своими трудами К.Ф. Рулье положил начало непосредственному внедрению знаний экологии в практику. Его работа «О земляном черве, поедавшем озимь в 1846 году» содержит большой и важный теоретический материал. На страницах этого интересного труда ученый показывает причины массового появления вредителя, характер нарастания численности и рекомендует способы борьбы с совкой. В их числе автор указывает не только агротехнические, механические, химические, но и биологические средства.

Данная работа написана чрезвычайно доступным языком, так что явилась отличным практическим руководством в борьбе с массовой вспышкой озимой совки. Статья К.Ф. Рулье, опубликованная в 1847 году в журнале «Современник», была весьма одобрительно встречена учеными, практиками, так что в течение того же года ее перепечатал целый ряд других журналов, и она даже вышла отдельной брошюрой. По определению современных биологов Л.Ш. Давиташвили и С.Р. Микулинского, эта работа К.Ф. Рулье «намного опередила свое время».

Как видим, экология как наука имеет длинную и богатую предысторию. Поэтому прав был Б. Мур, сказав в 1920 году, что «экология нова по названию, но не на деле», то же отмечает и Ч. Элтон в 1927 г.: «Экология является новым названием очень старого предмета» (цитируем по Г.А. Новикову, 1979).

Лекции в Московском университете и его публичные чтения по зообиологии оказали большое влияние на развитие экологии в России. Экологические идеи, высказанные К.Ф. Рулье, были прекрасно развиты его учениками и последователями — зоологом Н.А. Северцовым (1827-1885) и ботаником А.Н. Бекетовым (1825-1902).

Таким образом, середина XIX века знаменуется появлением четко выраженного экологического направления в научных исследованиях ботаников и зоологов. Ученые анализируют закономерности связей организмов и среды, исследуют взаимоотношения между организмами, явления приспособленности к жизни в среде обитания. На основе обобщения экологических явлений и выявления закономерностей формируются специальные разделы экологического содержания в пределах ботаники и зоологии.

Однако объединения этих научных направлений в единую область исследований свойств природы еще не происходит. Оно, как и дальнейшее развитие науки экологии, произойдет позже, на базе эволюционного учения Чарльза Дарвина.

Ч. Дарвин (1809-1882) в своем гениальном труде «Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь» (1859), формулируя основы теории об эволюции органического мира, во многом опи-

рался на экологические явления живой природы. Все его труды наполнены экологическими фактами и обобщениями, а некоторые работы, по сути, посвящены вопросам экологии и жизни сообществ живых существ. Этот широкий круг экологических вопросов он именовал «экономией природы», «экономией животных» — терминами, задолго до того уже существовавшими в трудах натуралистов.

В подтверждение роли борьбы за существование Дарвин приводит массу фактов конкретного экологического содержания на примере растений и животных: адаптация организмов к среде обитания, взаимосвязь и взаимозависимость живых существ, изменчивость свойств, быстрое увеличение численности растений и животных при возникновении благоприятных условий, одичание культурных видов, чрезмерное увеличение численности видов в новой для них стране, острота взаимоотношений организмов внутри вида при ограниченности необходимых условий жизни, уничтожение одних видов другими, расселение видов во взаимосвязи с другими видами, жизнеспособность видов, стоящих на грани вымирания из-за антропогенного воздействия, влияние организмов на среду и многое другое.

Пример. Дарвин широко пользовался количественными данными, подсчетами числа особей и видов в природе. Он установил, что общая численность особей растений и животных, обитающих в каком-либо одном месте, находится в прямой зависимости от их видового разнообразия и связи с напряженностью конкуренции. Он писал: «Так в общей экономии какой-нибудь страны: чем больше, чем полнее разнообразие животных и растений, приспособленных к разному образу жизни, тем большее число особей, которые там могут прожить». Много экологического материала и в других работах Дарвина (о дождевых червях, насекомоядных растениях, различных приспособлениях орхидей к опылению насекомыми и др.). Общее их направление носило широкий адаптационный и биоэкологический характер. Экологические идеи и факты в трудах Дарвина органично связаны с учением об эволюции, использовались им для доказательства закономерностей эволюции, служили объектами действия естественного отбора, борьбы за существование. Все это послужило серьезным стимулом дальнейшего развития экологии как особой области биологии.

Лекция 1.3.

Обособление науки экологии в отдельную область знаний

Победа эволюционного учения в биологии, совершившаяся в конце XIX в., открывает новый период в истории экологии, для которого характерно дальнейшее увеличение направлений, числа и глубины работ по экологическим проблемам. В этот период совершилось отделение экологии от других наук.

Родившись в недрах ботаники, зоологии и биогеографии, экология, благодаря учению Ч. Дарвина, превратилась в конце XIX века в науку об адаптации организмов. Именно в этот период появилось много работ о роли температуры, влажности, света в жизни растений и животных. Влияние действия факторов на организмы выявляется не только на примерах наружных (морфологических) признаков организма, но и анатомических, физиологических, поведенческих. С позиции адаптации широко изучаются повадки и поведение животных в разных условиях среды. На основе учения об адаптациях создаются системы жизненных форм растений (в трудах Г. Гризебаха, Е. Варминга, К. Раункиера).

Большую роль в этом отношении сыграли труды основателя русской школы фитогеографов А.Н. Бекетова (1825-1902). В «Географии растений» (1896) А.Н. Бекетов впервые сформулировал понятие **биологического комплекса** как суммы внешних условий, к которым приспосабливаются виды растений в процессе исторического развития. Им же

на Целом ряде примеров были детально разработаны вопросы взаимоотношений организмов между собой (межвидовые и внутривидовые). Однако не только накопление фактов о полезных приспособлениях организмов к среде обитания составило содержание науки экологии в этот период. Внимание ученых все больше и больше привлекали связи, существующие между живыми организмами, населяющими ту или иную территорию. Некоторые из исследований появились в качестве прикладных, обеспечивающих разрешение проблем практического использования природных богатств, или для борьбы с вредителями. Так, в целях выяснения условий ведения устричного хозяйства на производственной основе датский гидробиолог **Карл Мёбиус** (1825-1908) провел большое экологическое исследование, давшее начало новому направлению в изучении природных явлений.

К. Мёбиус, исследуя устричные банки Северного моря (характер грунта, соленость воды, температуру и жизнь самих устриц), сделал вывод о существовании на мелководьях особых *сообществ* живых существ, представляющих собрание разных видов, особи которых находят здесь все необходимое для роста и развития. Такие сообщества он назвал термином «*biocenosis*». Мёбиус, находясь под влиянием учения Дарвина, вскрыл главные, основные моменты содержания понятия «биоценоз». Его труд об устрицах Северного моря положил начало новому направлению в экологических исследованиях природы — биоценолотическому.

Много наблюдений и теоретических обобщений было проведено в этот период по экологии растений. Особенно после выхода в свет книги датского ученого Евгения Варминга (1841-1924) «Ойкологическая география растений» (1895), появившейся в русском переводе в Москве и Санкт-Петербурге в 1901 и 1902 годах. Варминг первый употребил в ботанике термин «экология». В этом замечательном труде, явившемся результатом лекций в Копенгагенском университете, он излагал основы экологии и определял ее задачи. И хотя экология растений была официально признана отдельной областью науки лишь в 1910 году, на III Всемирном ботаническом конгрессе, отцом экологии растений часто именуют Евгения Варминга.

Важно подчеркнуть, что жизнь растений, по Вармингу, протекает в сообществах, которые он выделял на основе экологических свойств самих растений. Всю растительность он делил на сообщества: гидрофитов, ксерофитов, мезофитов и галофитов и среди них выделял более мелкие единицы — формации.

Появление книги Е. Варминга послужило мощным толчком к многочисленным исследованиям ботаников и зоологов, проводимых в разных районах Земли, на примере чрезвычайно разнообразных объектов высших растений, низших, сухопутных, водных, растений гор — изучалось своеобразие отдельных растений и целых сообществ степей, леса. Так что за 10-15 лет было накоплено много интересных данных по экологии растений и животных.

Важное методологическое значение для развития экологии в конце XIX века имели идеи основоположника современного почвоведения В.В. Докучаева (1846-1903). В центре всех его исследований был взгляд на природу как на тесно взаимосвязанный естественноисторический комплекс, в котором не только физические факторы, но и растительность и животный мир играют первостепенную роль. Он рассматривал почву как «самостоятельно-историческое тело», которое является результатом совокупной деятельности

а) грунта, б) климата, в) растений и животных, г) возраста страны и отчасти д) рельефа. При этом Докучаев говорил не только о влиянии условий на растения, но и о том, что жизнедеятельность самих организмов, входящих в растительные сообщества, существенным образом сказывается на условиях среды, например, почвы, воздуха, в которых они живут.

Теоретические воззрения В.В. Докучаева оказали глубокое влияние на научную деятельность многих известных зоологов, ботаников и других естествоиспытателей, среди которых позже были создатель учения о лесе Г.Ф. Морозов и геохимик В.И. Вернадский, а положения, выдвинутые отечественным ученым, остаются общепринятыми и в настоящее время.

Уже к началу XX века проблемы экологических исследований были настолько обширны, а решаемые задачи так важны, что в 1910 г. на III Ботаническом конгрессе в Брюсселе учеными был поставлен вопрос о разделении экологии на два отдела: экология особей и экология сообществ. Из-за обилия материала по тому и другому разделу это деление конгрессом было принято. По предложению швейцарского ботаника Карла Шрётера первая часть экологии была названа *аутэкологией* (греч. слова «аутос» — сам и экология), а вторая — *синэкологией* (греч. приставка «син», обозначающая «вместе»). Это деление экологии было вскоре принято и в зооэкологии.

Однако в процессе развития экологии все более отчетливо стало выявляться глубокое различие в понимании ее предмета и объема зоологами и ботаниками. Первые рассматривали экологию как общую науку, исследующую взаимодействие организмов со средой и друг с другом, причем принадлежащих не только к отдельным видам или популяциям, но и к сообществам, а ботаники стали придерживаться другой точки зрения. Предметом изучения экологии растений считаются только воздействия абиотических факторов на организмы как представителей отдельных видов. Все же вопросы синэкологии, т.е. вопросы о растительных сообществах и взаимодействии их биологических компонентов, относят в самостоятельную научную дисциплину — *фитоценологию*, названную позднее *геоботаникой*.

Все главные положения этой новой науки, «геоботаники» были разработаны Г.Ф. Морозовым (1867-1920) и В.Н. Сукачевым (1880-1967) на основе учения о лесе и учения В.В. Докучаева о почве.

Г.Ф. Морозов (1910) давая определение лесу, так писал о нем: «Это взаимное приспособление всех живых существ друг к другу в лесу, в тесной связи с внешними географическими условиями создает в этой стихии свой порядок, свою гармонию, свою устойчивость и то подвижное равновесие, какое мы всюду наблюдаем в живой природе, пока не вмешаемся. Такое широкое общежитие живых существ, взаимно приспособленных друг к другу и к окружающей среде, получило в науке — в зоогеографии — удачное название — биоценоза, и лес не что иное, как один из видов такого биоценоза». На основании изучения болот, к сходному выводу пришел Р.И. Аболин (1914).

В трудах Г.Ф. Морозова и В.Н. Сукачева содержится подробное изложение вопросов фитоценологии: о строении и составе фитоценоза, специфике его фитосреды, о взаимоотношениях между растениями, входящими в сообщество, о смене растительных сообществ, причинах, их вызывающих, и о генезисе фитоценозов. Несколько раньше, но сходное обобщение было сделано С.И. Коржинским (1891), заложившим основы русской

геоботаники, и И.К. Пачоским (1891), определившим на примере исследования степной растительности, новое направление в ботанической науке, позже названное им «*фитоценологией*».

В эти же годы в аутэкологических исследованиях ученые не ограничивались методами полевых наблюдений, а стали применять экспериментальные методы, особенно при выявлении способностей организмов переживать неблагоприятные условия в связи с наступлением зимы, засухи, при недостаточном освещении. Подобные исследования произвели сближение экологии с физиологией.

Изучение экологических свойств организмов позволило по-новому подойти к вопросу о жизненных формах. Вместо физиономического подхода в их определении (начато Гумбольдтом) появилось морфолого-биологическое направление, позволяющее рассматривать их как формы приспособления к среде существования.

Аутэкологические и фитогеографические исследования, направленные на выявление закономерностей распределения организмов, показали, что наряду с климатическими и почвенными факторами важное воздействие оказывают сами организмы: растения, животные и человек. Кроме того, существенным образом сказывается история развития растительного и животного мира на данной территории. Появилось высказывание о том, что человек является «ведущей геологической силой» (А.П. Павлов, 1922). В.И. Вернадский создает учение о биосфере.

Дальнейшее усовершенствование методов экологического исследования позволило обратиться к новым экологическим факторам: длине светового периода в жизни растений и животных, спектральному составу света, реакции почвенного раствора, влиянию микроэлементов и др. Обратили внимание на воздействие воздуха, загрязненного промышленными газами, радиацией, выбросами тяжелых металлов. На этой основе большое распространение стало получать новое направление — «учение о видах-индикаторах» (Ф.Е. Клементс, 1920), т. е. о «растениях-показателях» содержания в почве определенных химических элементов. Это использовалось и для выявления особенностей природной растительности.

Заметными в этот период становятся работы, посвященные количественному учету организмов. Были разработаны различные методы учета численности птиц в осенний и летний периоды. В этом отношении большое значение имел труд американского ученого В. Шелфорда (1913) «Животные сообщества умеренной Америки на примере района Чикаго», в котором он доказал необходимость количественного учета животных и дал примеры методик полевых экологических исследований.

Изучение разнообразных взаимоотношений между организмами и количественный учет видов позволили подойти к вопросу о колебаниях их численности. Они стали рассматриваться не как случайные и необъяснимые явления, а как закономерные процессы, динамика которых специфична для каждого вида. Было выяснено, что эти изменения обусловлены средой обитания, и в первую очередь колебаниями количества птиц. К таким выводам ученые пришли, анализируя взаимоотношения между хищником и жертвой, хозяином и паразитом. Эти выводы позволили ученым дать обоснованные рекомендации практикам, как оказывать влияние на жизнь культурных растений и животных.

Таким образом, к 30-м годам XX века экология характеризуется рядом особенностей. Во-первых, очевидным стал этап широких и многообразных экологических исследований, проводимых на основе учения Ч. Дарвина. Во-вторых, четко определились три направления в исследованиях: изучение экологии отдельных организмов, фитоценологическое и биоценологическое. И по каждому из них, наряду с методами полевых наблюдений, стали применяться экспериментальные методы, появились разработки методов количественного учета организмов, в том числе для определения частоты совместной встречаемости видов. В-третьих, в течение этого периода в разных странах Европы и Северной Америки появилась и выросла целая плеяда ученых-экологов, основателей ряда научных «экологических школ».

В Московском университете оформилась возглавляемая В.В. Алехиным московская школа, которая на базе изучения степей и пустынь разрабатывала вопросы динамики в жизни сообщества, главным образом сезонные ритмы, смена аспектов. На базе учения о лесе, особенностях его динамики (в основном разрабатывались вопросы смены растительных сообществ) и биоценологических исследований сформировалась ленинградская школа во главе с В.Н. Сукачевым, разрабатывающая вопросы фитоценологии и биогеоценологии. В Казанском университете работами СИ. Коржинского и А.Н. Гордягина определилась геоботаническая казанская школа. В Ленинградском университете Д.Н. Кашкаров на базе полевых исследований сформировал эколого-фаунистическое и биоценологическое направление, а В.А. Догель — экологическую паразитологию, Г.А. Новиков исследует экологическую роль снежного покрова. В Москве теоретические и практические проблемы зооэкологии разрабатывали А.Н. Формозов, С.А. Северцов, Н.П. Наумов, Н.И. Калабухов, С.И. Огнев, Б.М. Житков; в Ташкенте — В.В. Яхонтов, в Перми — В.Н. Беклемишев; в Новосибирске — С.С. Шварц и др.

В Англии многие проблемы геоботаники интенсивно разрабатывались в Кембриджском университете профессором А. Тенсли (1871-1955). Он рассматривал фитоценоз как экосистему (им в 1935 г. был впервые введен этот термин). Из его школы вышли многие ученые, такие как П. Ричарде, работающий в области тропической фитоценологии и биоценологии, П. Грейг-Смит, исследующий вопросы количественной экологии растений. Работающий в Оксфордском университете профессор Ч. Элтон своими трудами оказал влияние практически на всех зооэкологов и фитоэкологов разных стран. В 1927 году Чарльз Элтон опубликовал для студентов краткое учебное пособие «Экология животных». Это произведение явилось не только хорошим учебником, в котором были изложены важнейшие теоретические положения экологии, но оно стимулировало систематизацию и обобщение многочисленных материалов экологии животного мира. Этот труд стал классическим произведением в области теории экологии, оказавшим огромное воздействие на теоретические представления экологов во всем мире. Ч. Элтон впервые обратил внимание экологов на популяцию живых организмов как единицу, которую следует изучать, тем самым положив начало популяционной экологии животных и направил изучение количественных, трофико-энергетических и системных закономерностей в обсуждении экологических явлений.

На базе лаборатории Ч. Элтона выросло много ученых в Англии и других странах, работающих в области популяционной экологии животных и биоценологии. Среди них Э. Макфедьен, активно разрабатывающий проблемы почвенной биоценологии. А. Лотка и

Р.Л. Линдеман определили трофико-динамическое (энергетическое) направление в экологии, Ю. Одум развивает экологию как науку об экосистемах. Характерно, что все проводимые исследования в этот период, как никогда ранее, были тесно связаны с запросами практики и в большинстве своем вызваны требованиями жизни. В Германии профессор В. Тишлер возглавил изучение вопросов сельскохозяйственной экологии и биоценологии.

Освоение земель в России, начавшееся еще в конце ХГХ века, вопросы земледелия в новых еще не освоенных районах Средней Азии, Крайнего Севера и Дальнего Востока, вопросы поднятия производительности сенокосов и пастбищ, упорядочения лесного хозяйства стимулировали организацию широких исследований по всей территории страны. Развернулись массовые исследования эколого-физиологического направления по выявлению свойств организмов (засухоустойчивости, зимостойкости и морозостойкости), по акклиматизации и реакклиматизации сухопутных и водных животных, по восстановлению численности ряда ценных животных и растений; стали внедряться биологические методы борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства. На основе знаний о взаимосвязи между организмами были произведены массовые мероприятия по уничтожению распространителей болезней (малярия, чума, ришта, туляремия). Развернулись работы по изучению жизнедеятельности микроорганизмов, особенно почвенных. Были разработаны методы учета продуктивности сообществ, способы прогнозирования численности промысловых животных, определены некоторые приемы управления численностью отдельных полезных и вредных видов.

Широта направлений экологических исследований, вызванных запросами народного хозяйства и здравоохранения, позволили за очень короткий срок получить обильный фактический материал. Это привело к важным обобщениям и к решению ряда больших теоретических вопросов: о структуре и свойствах природных сообществ, об их становлении, динамике и типологии, о биогеоценозе, о биосфере и ноосфере, о природной очаговости заболеваний, передающихся с помощью животных, о круговороте веществ в природе и о роли организмов в нем.

Всевозрастающая эксплуатация природных богатств, разрушение естественных биоценозов, увеличение до колоссальных размеров территорий, занятых монокультурными посевами, создали условия частому появлению массовых вспышек разного рода вредителей. Это вызвало серию работ прикладного и общего характера по выяснению динамики численности вредителей и путей их устранения.

Одновременно велись исследования по выяснению биоценологических связей в природе, о смене сообществ, их структуре и организации, о круговороте веществ и энергии в биосфере. На основе идей В.И. Вернадского (1863-1945) биосфера предстала как глобальная экосистема, стабильность и функционирование которой связаны с балансом вещества и энергии. Все эти работы существенно обогатили содержание экологии. Обобщения Вернадского о живом и косном веществе, их функциях в биосфере, о самой органической функции биосферы (осуществление устойчивого материально-энергетического взаимодействия Земли и космоса в поддержании жизни) открывали пути не только к пониманию экологии как науки об управлении процессами в природе, но ориентировали ученых на международное сотрудничество в области экологии, на разработку международных научных программ с целью сохранения жизни на планете. Од-

нако все научные выводы, проводимые экологические исследования относились лишь к числу констатирующих и выявляющих работ, обогащающих теорию, но не практику экологии.

Разработка и решение многих проблем протекают у нас и за рубежом в обстановке споров и дискуссий. К тому же массовое проведение исследований учеными, воспитанными разными экологическими школами, и отсутствие тесных контактов между ними привело не только к дублированию и параллелизму в исследованиях, но и к чрезвычайному нагромождению терминов, и к путанице в определении многих экологических понятий. Часто одни и те же явления разными авторами именовались по-разному, в то же время разные явления нередко получали одинаковое наименование.

Следует отметить, что широкий фронт исследований, наблюдающийся в 30-е годы XX века, повлек за собой дальнейшую дифференциацию в экологии. В ней наряду с экологией особей и экологией сообществ определился новый раздел — экология популяций.

От геоботаники отпочковалась целая серия наук прикладного характера: учение о лесе, болотоведение, луговедение, тундроведение, агрофитоценология, палеоэкология; от зооэкологии — экологическая физиология, гидробиология, экология насекомых, экология рыб и др. Появилось учение о биосфере как глобальной экосистеме. Выявлено множество новых экологических идей, экологических законов, ряд ранее существовавших представлений приобрели новое, более глубокое толкование.

Например, известные ранее экологические закономерности - пирамида чисел, пищевые циклы, цепи питания и другие, теперь получили трофико-динамическое, энергетическое толкование. Возникли новые широкомасштабные учения - о биосфере, биогеоценозе, экосистеме. В полевых условиях стали проводиться комплексные ландшафтно-биоценотические исследования. Появились целые классы новых экологических понятий и терминов. Сформулированы новые экологические концепции. В ряде стран появились крупные научные сводки по экологии.

Стали издаваться специальные журналы по экологии и биоценологии. В этот же период появились первые вузовские учебники по экологии. Хороший обзор многочисленных научных трудов в области экологических исследований этого периода дан в книге Г. А. Новикова «Очерк истории экологии животных» (1980).

В эти же годы экология, в виде отдельных частных наук (экология животных, растений, геоботаника), вошла в перечень обязательных учебных дисциплин при подготовке биологов и географов в университетах нашей страны и в ряде учебных заведений Англии, Германии, США. Это явилось свидетельством высокого уровня развития экологии и её частных наук и подчеркивало необходимость специальной подготовки кадров по данным отраслям знаний.

Изучение проблем экологии на примере отдельных организмов, популяций и биогеоценозов привели ученых к пересмотру содержания науки о природе, так как выявился новый взгляд на предметы и явления в жизни нашей планеты. Этому способствовала концепция рассмотрения природы с позиции *разных уровней организации жизни*.

Взгляд на живой мир как на разнообразие *живых систем* или *биосистем* привел к тому, что была установлена разноуровневая неоднозначность биосистем - одни более

простые, другие более сложные, и все они как бы стоящие на разных ступенях структурной сложности, в определенной иерархической зависимости друг от друга.

Следует заметить, что неоднозначность проявления жизни разных порядков организованности живых систем отмечали и учитывали в своих исследованиях многие видные натуралисты еще в XIX веке (К. Рулье, 1850; Ч. Дарвин, 1859; К. Мёбиус, 1877; Ф. Юнге, 1883; И. Пачоский, 1891; Е. Варминг, 1896; и др.). Но в 20-х годах XX века американские философы Г.Ч. Браун и Р.В. Селларс независимо друг от друга сформулировали понятие структурных уровней, характеризуя их как «классы сложности». Так Селларс писал, что материи свойственны особые образования — ступени, уровни (levels), что каждый из них характеризуется особыми качествами, своеобразными законами, особой степенью сложности и каждый предыдущий уровень относится к последующему как часть к целому.

Позже идеи этих авторов были развиты биологами-экологами и философами в теорию «интегративных уровней организации материи». Ее авторы: Р. Джерард, А. Эмерсон, В. Олли, О. Парк (1942) и А.Б. Новиков (1945). Последний особенно четко изложил сущность ее положений. С конца 50-х годов в разработке теории основных структурных уровней развития биосистем видное место заняли ученые нашей страны — В.И. Кремьянский, М.Ф. Веденов, К.М. Завадский, В.Н. Сукачев, И.И. Шмальгаузен, Б.М. Кедров, Е.М. Лавренко, Н.П. Наумов и многие другие.

Как видим, первая половина XX века явилась в истории экологии чрезвычайно важным этапом и с точки зрения накопления сведений по самым разнообразным экологическим явлениям, и в разработке основных теоретических вопросов. По сути дела, шло фронтальное развитие экологии. Оно сопровождалось новыми прогрессивными обобщениями, которые с особой силой проявились во второй половине XX века. Однако, несмотря на достигнутые успехи, экология еще не имеет единого взгляда на изучаемые явления, еще остается спорным предмет ее изучения и она не приобрела еще той силы, которая могла бы иметь как наука, содержание которой обеспечивает теоретическую основу деятельности человека в природе. Ее состояние как науки в этот период очень хорошо выражено словами Д.Н. Кашкарова (1945): «Экология еще очень далека от того, чтобы стать столь же законченной дисциплиной, как, например, анатомия. Еще нет единогласия относительно самых основных понятий экологии, нет единства в определении ее содержания, отношения к другим наукам, в понимании биоценоза, не проработан достаточно метод количественного учета и т.п. Нет еще такой сводки, которая охватывала бы все задачи экологии в целом, дала бы программу работ».

Лекция 1.4. Современное состояние науки экологии

Середина и конец XX века оказываются особенно плодотворными в развитии экологии. С 60-х годов XX века начинается новый период в истории экологии, который характеризуется бурным ростом экологических исследований во всех странах. В этот период появляется обилие информации по различным экологическим проблемам.

Пример. Как пишет В. Тишлер, автор книги «Сельскохозяйственная экология»: «количество информации по экологии возрастает подобно лавине. Только в области защиты растений, одного из отделов сельскохозяйственной экологии, сейчас ежегодно печатается до 13000 работ, а число ежегодных публикаций по наземной экологии равно примерно 7000», т.е., иначе говоря, каждые полчаса появляется работа, представляющая интерес для экологов. Появилось большое количество фундаментальных трудов, посвященных и отдельным специальным вопросам, и решению

широкомасштабных экологических проблем, многие теоретические вопросы экологии стали делом научных коллективов и целых институтов, выполняемым под руководством крупных ученых.

В России экология развивалась в тесном единстве с практической направленностью. Вместе с тем реальная жизнь природы в условиях развернувшейся научно-технической революции давала огромный массив фактов об изменениях в окружающей среде. Все это также было использовано исследованиями экологов. Шестидесятые и последующие годы богаты авторитетными в экологии именами отечественных и иностранных ученых, в том числе широко известных у нас по переводным книгам.

Экология разделилась на множество направлений и дисциплин, большинство из которых было включено в учебные планы подготовки студентов биологов и географов в вузах. Введение в 1975 году обобщенного курса экологии в педагогические вузы обусловило создание учебников по общей экологии (И.Н. Пономарева, 1975, 1994; В.А. Радкевич, 1977, 1997; Г.А. Новиков, 1979; Н.М. Чернова и А.М. Былова, 1980, 1988; В.Д. Федоров и Т.Г. Гильманов, 1980; Н.Ф. Реймерс, 1990, 1993; А.О. Тарасов, 1990; и др.).

В 70-е годы и особенно в 80-е возрос интерес к экологии человека, поскольку есть существенное отличие между поведением человека и других живых организмов в среде обитания. К тому же в ряде районов Земли обнаружилось существенное и массовое нарушение состояния здоровья населения и возникло новое понятие «средовые болезни» у человека. При этом одни ученые исследовали отношение самого человека к живой и неживой среде, его способность реагировать на воздействие внешней среды, на разные условия жизни (еду, одежду, быт), различное социальное окружение. Многие вопросы понимались и как часть медицины, которая изучает зависимость человека от окружающей среды, и как часть социологии, культуры, экономики, права, политики, психологии, архитектуры, техники безопасности и т.п.

На этом фоне стал развиваться социологический подход к экологии человека. Появились труды по экологии женщины (Е.В. Никонорова, 1990), по экологии детского организма (А.А. Гуминский, 1973; А.Г. Хрипкова и др., 1982), по адаптации (и реадaptации) человеческого организма к жизни в экстремальных условиях (П.К. Анохин, 1968; В.П. Казначеев, 1977), исследующие зависимость человека, его здоровья и жизнедеятельности от условий окружающей среды (В.П. Алексеев, 1974, 1985; Т.Н. Алексеева, 1977; З.И. Барбашова, 1972). Все они определили появление новой области экологических знаний — «экология человека».

Одновременно в этот период активно исследуются влияние человека на природу и грандиозные последствия, выявившиеся на планете в результате деятельности людей и общества, приспособляющих природу под свои потребительские нужды. На этой основе начали развиваться такие области экологических знаний, как геоэкология, урбоэкология, химическая экология, природопользование.

В итоге всех этих исследований были получены рекомендации для улучшения условий жизни как в естественной, так и в общественной среде. При этом экологии стала отводиться прогностическая роль, роль научной основы рационального природопользования, роль активной защиты и улучшения естественной природной и общественной среды как среды жизни человека. Рассмотрение экологических проблем вошло в контекст общественных отношений. В этой связи четко обозначилась в экологии специальная область — «социальная экология». Экология приобрела интегративный характер, она стала рассматриваться и как естественнонаучная, выросшая в недрах биологии, и как

гуманитарная наука, как залог существования цивилизации. Определилась необходимость осознания угрозы естественному равновесию в природе и существованию людей, необходимость осознания ответственности человека по отношению к окружающей среде, к людям и всей природе в целом.

В 90-х годах XX века появился капитальный труд Н.Ф. Реймерса по экологии и рациональному природопользованию, где автор сделал попытку изложить интегрированный курс экологии. При этом впервые в экологических публикациях он четко обозначил законы и правила экологии (дал 250 обобщений), уделил большое внимание прикладным аспектам, прежде всего роли экологии в охране природы и рациональном использовании естественных ресурсов и сформулировал «Экологический манифест».

Для осознания социальных аспектов решения экологических проблем и перехода к модели устойчивого развития цивилизации в перспективе ее ноосферной ориентации появились книги по социальной экологии, в том числе в виде учебной литературы для студентов вузов.

Не вдаваясь в детализацию теоретических положений и в обзор трудов вышеназванных авторов отметим самые характерные основные моменты развития экологии, определившие направления усилий в работе экологов в 90-е годы XX века, способствующие дальнейшему развитию науки и свидетельствующие о глубоком качественном изменении содержания экологии сравнительно даже с предыдущим десятилетием.

1. Интенсивно и в очень тесной связи с запросами практики идет дальнейшее выявление экологических закономерностей в жизни природы. Исследования проводятся на очень глубоком детализирующем уровне, обеспечивая дальнейшую дифференциацию знаний по экологии вплоть до узкоспециализированных направлений.

2. Детализация и многоплановость в экологических исследованиях позволили выяснить ряд интересных, моментов, главным из которых является то, что многие закономерности, вскрытые фитоэкологами при изучении растений, оказались существенными в зооэкологии (и даже в экологии человека), особенно при выявлении аутэкологических и популяционных свойств организмов.

Например, режим действия фактора вызывает сходные ритмы активности у организмов разных видов, диапазон действия фактора и его сила вызывают одинаковую реакцию в свойствах всех организмов, проявляющихся в виде оптимального и пессимального состояния. Сходным образом проявляются закономерности количественного участия видов и особей в биоценозах, аналогичным образом сказывается влияние метаболитов в регуляции численности, сходно реагируют организмы на сукцессии. Все это привело к выводу о необходимости интегрирования знаний, полученных частными экологиями, и позволило рассматривать экологию как общебиологическую науку.

3. В связи с тем, что в 60-х годах XX века в экологии произошло объединение точек зрения экологов разных школ и направлений по основным вопросам, унифицировались терминология и определения целого ряда экологических понятий. Способствовали этому многочисленные симпозиумы по экологическим проблемам, съезды ученых нашей страны, тесные контакты, установившиеся между экологами разных стран и особенно Международная биологическая программа, которая направила исследования ученых на разработку главнейших общечеловеческих проблем современности. В 1968 году эта программа вела исследования под девизом «*Биологические основы продуктивности и благосостояния человечества*». По ее завершении была выдвинута новая - под девизом «Биосфера и человек».

Проведенная под эгидой ООН в июне 1992 году в Рио-де-Жанейро международная конференция на тему: «Планета Земля. Программа действий на XXI век» выдвинула актуальное для всего человечества экологическое направление исследований, направленное на устойчивое развитие общества и природы, для чего в качестве наиважнейших проблем обозначены ценность биологического разнообразия (видового, генетического и экосистемного); необходимость формирования экологической грамотности у населения всех стран и народов Земли; бережное и рациональное использование природных ресурсов; безопасность жизнедеятельности человека и природы.

Все это нашло отклик в нашей стране — был принят Закон «Об охране окружающей природной среды» (1992), позднее был принят более развернутый и ориентированный на устойчивое развитие общества и природы Федеральный Закон «Об охране окружающей среды» (2002).

4. Детальное изучение проблем экологии на примере отдельных организмов, популяций и биогеоценозов (экосистем) привели к выдвижению новых парадигм, определяющих направления в современном содержании науки экологии: «От антропоцентризма к биоцентризму» и «От организмоцентризма к полицентризму». Этому особенно способствовал системный подход в изучении природы и концепция о структурных уровнях в организации природы, интенсивно разрабатываемые философами и биологами в 60-е годы и активно вошедшие в нынешнее миропонимание как исторически возникшее разнообразие структурной организации биосистем и их единство в живой материи.

Рассмотрение свойств жизни разных уровней — молекулярного, клеточного, организменного, популяционно-видового, биогеоценотического и биосферного (т.е. по вертикали) характеризует *системную организацию живого*, а само проявление их свойств в разных средах жизни — водной, наземно-воздушной, почвенной и организменной (т.е. по горизонтали) отображает *множественность этих систем* в разных условиях биосферы.

Следует отметить, что экология долгие годы изучала природу на организменном уровне, затем перешла к биоценотическому (и фитоценотическому) и популяционному, а затем к биогеоценотическому (экосистемному) уровню. В последние годы внимание экологов все больше переключается на изучение закономерностей биосферного уровня. В то же время стали накапливаться сведения по экологии суборганизменных структур (например, работы по экологии клеток, экологии хромосом, экологии органоидов). Кроме того, в содержание экологии активно вошли проблемы взаимоотношения общества и природы, в связи с чем определился новый ее раздел — социальная экология. Наряду с этим стали разрабатываться конкретные вопросы экологии человека.

5. Экология все более трансформируется из науки о жизни природы в науку о структуре природы и о работе живого покрова Земли в целостных экосистемах. Кроме того, если раньше экология лишь констатировала факты и выявляла закономерности жизни организмов в природе, то позже (начиная с 70-х годов XX века) стала выявлять пути управления биологическими ресурсами, особенно на примере популяций полезных и вредных видов. В практику экологических исследований широко вошли такие виды методов, как мониторинг и моделирование, прогнозы, экспресс-контроль и др. Теперь экология решает задачи прогнозирования продуктивности биогеоценозов, производит моделирование оптимальных экосистем и, главное, ставит задачи широкой реализации пу-

тей управления биологическими ресурсами на уровне популяций и биогеоценозов, вплоть до биосферы.

И что особенно важно: в 90-е годы XX века экология взяла курс на разработку путей возобновления биологических ресурсов биосферы и отдельных биогеоценозов, нарушенных человеком, на воссоздание оптимальной структуры природных сообществ и сохранение высокопродуктивных экосистем, регулирование численности видов, выявление экологического состояния живого населения планеты, учет и сохранение биологического разнообразия видов, экосистем и генетических ресурсов населения биосферы. Все это обусловило экологию статус научной основы охраны природы и рационального природопользования. Этим принципиально новым подходом к познанию природы характеризуется экология XXI века.

6. Размах биогеоценологических исследований и глубокое теоретическое обоснование заставили по-новому смотреть на жизнь растений и животных в природе. Если раньше это были просто различные (и разнообразные) объекты органического мира, изучаемые биологами и экологами, то теперь те и другие рассматриваются как две взаимодействующие стороны, как два звена в единой экологической системе - биогеоценозе, но имеющие разную функциональную значимость: одни создают органические вещества (продуценты), другие их потребляют (консументы). Стало понятным и место грибов и бактерий (редуценты) в этой цепи звеньев биогеоценоза (экосистемы). Функциональный взгляд на взаимоотношения организмов и среды позволил иначе осветить проблему взаимосвязей между организмами (энергетически и биогеохимически), отметить чрезвычайно важную роль биологического круговорота веществ и потока энергии в биосфере и подчеркнуть функциональную роль человека как компонента биосферы. С иных позиций стала рассматриваться и окружающая среда.

Если раньше в ней видели только могучий фактор, вызывающий изменения свойств организмов, позднее стали отмечать, что и сама среда меняется под воздействием организмов, населяющих ее, то теперь окружающая среда рассматривается как важная составная часть экологической системы, где организмы черпают средства жизни, преобразуют ее и возможности которой определяют объем живого населения и ее структуру, а также то, что все естественные ресурсы в природе не бесконечны, потому требуют бережного, рачительного обращения с ними.

7. Современная экология стремится научно обосновать перестройку биосферы в интересах человечества, формирует особый экологический стиль мышления, рассчитанный на преодоление потребительского отношения к естественным природным ресурсам, на учет совокупных техногенных воздействий на среду обитания, ориентированный и на достижение соответствующего экономического потенциала без существенных деградиционных изменений окружающей природной среды, на решение жизненных проблем современной цивилизации в их более глубоком ценностном, гуманистическом содержании и определяющий экологически компетентное, экокультурное поведение человека индустриального общества в природе. Экология уже перестала быть только биологической областью знаний и практики. В настоящее время это - интегрированная область знаний, включающая естественнонаучные, социальные и технические области знаний о взаимодействии человека, общества с природой. Ее новой особенностью является то, что натуралистическое (полевое) исследование экологических явлений уступило ме-

сто математическому моделированию природных процессов в целях оценки и прогнозирования возможного поведения характеристик биосистем, состояния окружающей среды, протекания и перспективы экологических процессов в тех или иных реальных и модельно заданных ситуациях. Причем *акцент переносится с изучения инвариантов системы, положений равновесия и описания, инвентаризации природных явлений на изучение состояния неустойчивости систем, механизмов возникновения и перестройки природных структур, новых процессов динамики и их зависимостей.*

8. Экология наших дней рассматривается как наука, выходящая за рамки изучения только живых систем и их среды, но стоящая на службе обеспечения и развития жизни, процветания человечества. Конференция ООН по проблеме «Планета Земля», прошедшая в июне 1992 года в Рио-де-Жанейро, в своих декларациях подчеркнула огромную значимость экологии в разработке стратегии защиты жизнеспособности планеты, выживании, устойчивом развитии человечества, в сохранении лесов, вод, почвы, атмосферы, биологического разнообразия; в создании новых технологий, основанных на понимании экологических возможностей региона и его специфичности. Как важнейшее условие обеспечения устойчивого развития жизни на Земле называется необходимость экологического просвещения, обеспечивающего гуманистическое миропонимание. Эти идеи вновь были поддержаны на конференции «Планета Земля» по линии ООН в июне 2002 г. в Йоханнесбурге (ЮАР). В этой связи перед современной экологией поставлена новейшая и важная задача — развитие экологической культуры у человечества, у людей всех возрастов и профессий.

Экологическая культура рассматривается как наиважнейшая часть общей культуры современного человека, как нравственный показатель своего «Я», обуславливающий компетентность поведения в природе. Оно предполагает, что человек, исходя из своих нравственных и экологически грамотных позиций, должен либо ограничить свое потребление природных ресурсов, либо изменить характер, интенсивность работы, повысить качество своих технологий, т. е. экологизировать производство и потребление, уметь прогнозировать экологические ситуации и их последствия с позиций биоцентризма, а не антропоцентризма в общении с живой природой.

9. Устремления в развитии экологической культуры как совокупности ценностных ориентации, интеллектуального и практического опыта рационального природопользования и выживания человечества делают необходимым не популяризацию экологических знаний среди населения, а глубокое развитие у каждого человека: *знаний* по экологии, *умений* рационального природопользования в профессиональной своей деятельности и в быту, *ответственного, гуманного отношения* к природе, ее разнообразию и к человеку. Эти проблемы стали частью мировой стратегии по развитию образования, поскольку от уровня их экологической компетентности в значительной мере зависит характер решаемости актуальных экологических проблем и возможности устойчивого развития общества на нашей планете.

10. Общеизвестно, что экология в настоящее время относится к наиболее развивающимся разделам науки и практики о жизни на Земле. История развития Земли существенно отражает воздействие на нее живых организмов и особенно человека. Между природой и человеком установились такие связи и отношения, которые привели к серьезным негативным сдвигам, несущим угрозу жизни. Наряду с этим обнаружилось пути,

обеспечивающие устойчивое развитие общества и природы в их взаимосвязи и взаимозависимости.

Ввиду чрезвычайной актуальности этих проблем внимание людей направилось к экологии, которую стали считать научной основой, фундаментом рациональной деятельности человека в природе, поскольку она вскрывает законы, управляющие процессами в биосфере и в отдельных биогеоценозах, выявляющие возможности проявления свойств отдельных организмов и видов в конкретных условиях (в том числе и человека) и обеспечивающие сохранение биологического разнообразия — генетического, видового и экосистемного.

Важным вопросом в этой связи стала необходимость осознания того, что необдуманное желание полновластия над природой делает человека зависимым от тех перемен, которые он сам осуществляет. Поэтому возникла острая необходимость экологического просвещения населения. В такой ситуации вопросы жизни организмов на Земле, здоровье людей, состояние биосистем и окружающей среды, связи человека и природы в настоящее время стали важными педагогическими проблемами, обеспечивающими гуманизацию общества и экологическую культуру личности.

На решение выдвинутых проблем ориентирована программа непрерывного экологического образования и воспитания населения. Решать данную проблему призвана современная средняя и высшая школа России и мира.

Вопросы для обсуждения и задания

1. *Как развивалась экология в донаучный период?*
2. *Каков вклад Аристотеля и Теофраста в формирование науки экологии?*
3. *Какова роль ботаники и зоологии в формировании экологии как науки?*
4. *Как развивалась наука экология в XIX веке?*
5. *Какова роль экологических исследований В. Ф. Зуева для России?*
6. *Охарактеризуйте роль российских ученых-натуралистов в формировании науки экологии.*
7. *Охарактеризуйте основной вклад А. Гумбольдта в формирование науки экологии.*
8. *Охарактеризуйте вклад в развитие науки экологии К.Ф. Рулье и Э. Геккеля.*
9. *Как развивалась наука экология в XIX веке?*
10. *Какие направления исследований характеризуют экологию в первой половине XX века?*
11. *Что нового в науку экологию внес конец XX века?*
12. *Какие направления экологических исследований актуальны в настоящее время?*
13. *Охарактеризуйте вклад в развитие науки экологии ученых В.И. Вернадского, В.Н. Сукачева, А. Тенсли и Ч. Элтона.*
14. *Какие области знаний включила современная экология в свое содержание?*
15. *Обсудите, какое влияние на развитие науки экологии оказала теория структурных уровней организации жизни.*
16. *Обсудите, как развитие социальной среды действует на развитие науки о природе. В чем проявляется это воздействие?*

МЕТОДЫ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

§ 2.1. Традиционные методы исследований

§ 2.2. Новейшие методы экологических исследований

Лекция 2.1.

Традиционные методы исследований

Методы исследований — это пути и способы изучения экологических явлений. Совокупность определенных приемов исследования представляет собой «методику исследования». В зависимости от объектов экологии и целей исследования используют те или другие методы. Главными из них, как в любом естественнонаучном исследовании, являются методы описания, наблюдения и эксперимент.

Экология имеет свою специфику: объектом ее исследования служат не только единичные особи — организмы, но и целые группы особей — популяции, и их сообщества — биогеоценозы, и даже биосфера. Многообразие связей, формирующихся на уровне разных по сложности биологических систем, обуславливает большое разнообразие методов экологических исследований, выявляющих *количественное* участие особей, видов и их *качество* состояния в условиях обитания. Реализуются они в большом разнообразии приемов *полевых* и *лабораторных* исследований экологических свойств природы.

Полевые методы исследования для эколога имеют первостепенное значение. Они обеспечивают возможность изучения свойств живых организмов, популяций, сообществ и биосферы в их естественной обстановке, непосредственно в природной среде. Именно полевые методы исследования для экологии имеют первостепенное значение, так как позволяют обнаружить взаимосвязи организмов, видов и сообществ со средой, установить общую картину развития природы в конкретных условиях того или иного региона, выяснить комплекс факторов и их воздействие в природной обстановке.

Все впечатления и выводы, возникающие в ходе осмотра участка, должны записываться в **дневник**. Полевые исследования подразделяются на маршрутные и стационарные, описательные и экспериментальные. **Маршрутные методы** используются, главным образом, для выяснения наличия экологических объектов (например, присутствие тех или иных жизненных форм организмов, экологических групп, фитоценозов, охраняемых видов, комплекса факторов среды и т.п.), их разнообразия и встречаемости на исследуемой территории. Основными приемами здесь выступают: прямое наблюдение, оценка состояния, измерение, описание (например, описание исследуемых площадок или отдельных представителей живого мира, наблюдение фенологического состояния организмов конкретного вида и т.п.), составление схем, карт и инвентаризационных списков исследуемых объектов.

Стационарные методы — это методы длительного (сезонного, круглогодичного или многолетнего) наблюдения за одними и теми же природными объектами, требующие неоднократных описаний, замеров изменений, происходящих у наблюдаемых объектов. Стационарные методы обычно совмещают в себе полевые и лабораторные методики. При этом обычно используются методы физиологии, биохимии, анатомии, систематики, физики, химии, географии, статистики и др.

Пример, в стационарном исследовании растительного покрова после осмотра всего участка отмечают места «пробных площадок» для более детального исследования его свойств. Границы учетных площадок обычно отмечают какими-то хорошо заметными знаками (колышками, бечевкой, флажками или др.). В зависимости от цели исследования и однородности растительности «площадь выявления» (т.е. размеры пробных площадок и их количество) может быть различными. На таких площадках проводится тщательное описание местообитания, учитывается видовой состав, возраст растений и их фенологическое состояние (или осуществляется сбор другого фактического материала, например, о присутствии животных и их деятельности на данной территории). Обязательно фиксируется *обилие* произрастающих видов растений в данном сообществе.

Обилие — этим термином обозначается степень участия (плотность популяции) каждого вида в биогеоценозе. Шведский ботаник О. Друде предложил шестибалльную шкалу глазомерной оценки обилия видов, которая широко используется ботаниками нашей страны. По шкале Друде обилие вида выражается с помощью «словесных символов», а по шкале Хульта обилие обозначают цифрами по пятибалльной системе: 5 — очень обильно, 4 — обильно, 3 — не обильно, 2 — мало, 1 — очень мало.

Учет животных организмов на той или иной территории обычно начинается так же, как и описание растительности, проводится визуальным или инструментальным методом. Визуальный или «глазомерный» обычно применяется при изучении насекомых-вредителей, птиц и млекопитающих. Здесь имеют большое значение наблюдательность и опытность исследователя, умеющего находить в природе присутствие животных (подсчет гнезд, учет голосов птиц, нахождение и идентификация нор, троп и следов животных, мест кормежки, встречаемость помета и пр.) и на этой основе делать выводы о численности, плотности популяций каждого вида. Инструментальный учет осуществляется с применением различных приборов (сачок, ловчие цилиндры, скребок, ловушки, планктонная сеть, ловчий мешок и др.). Он позволяет определить и видовой состав, и количественное участие видов и приуроченность к местообитанию и к отдельным видам живых организмов. А качество окружающей среды часто определяют методами **биоиндикации**.

Биоиндикация (фитоиндикация, зооиндикация) — оценка качества среды обитания и ее отдельных характеристик по состоянию ее живого населения в природных условиях. Организмы, присутствие, количество или особенности развития которых служат показателями естественных процессов, условий или антропогенных изменений среды, называют **биоиндикаторами**.

Лекция 2.2.

Новейшие методы экологических исследований

Понятие об экологическом мониторинге. Описание и наблюдения широко применяются в стационарных исследованиях при регистрации основных особенностей изучаемых объектов, прямом наблюдении, выявлении факторов воздействия, картировании экологических явлений, инвентаризации ценных природных объектов и пр. Применение описательных методов выступает одним из ключевых в *экологическом мониторинге* (от лат. «Монитор» — тот, кто напоминает, предупреждает), который чаще всего осуществляется путем стационарных исследований.

Экологический мониторинг — это длительное слежение динамики состояния экологических явлений во времени, их оценка и прогноз происходящих процессов в природной среде.

Мониторинг представляет собой многоцелевую информационную систему с главными задачами: наблюдение, оценка и прогноз состояния природной среды под влиянием антропогенного воздействия с целью предупреждения о создающихся критических ситуациях, вредных или опасных для здоровья людей, благополучия других живых существ, их сообществ природных и созданных человеком объектов. Мониторинг обычно ведется как контроль за загрязнением почвы, водной и воздушной среды различными отходами (бытовыми и от предприятий), за накоплением тяжелых металлов, химических веществ, радионуклидов, попаданием их в пищевые цепи. Мониторинг также используется для выявления видового разнообразия в естественных биогеоценозах, для выявления и спасения редких, исчезающих биологических видов на нашей планете, для уточнения системы приоритетов при охране крупных природных комплексов и для принятия решений в рекомендациях по использованию естественных территорий под строительство дорог, поселений, предприятий.

В зависимости от того, за кем (чем) и как ведется контрольное слежение различают разные виды мониторинга. Среди них:

- мониторинг биологический (**биомониторинг**) — длительное наблюдение за наличием видов, их состоянием и численностью, появлением случайных интродуцентов, исчезновением каких-либо видов, изменением ареала; слежение за состоянием среды обитания с помощью **биоиндикаторов**;

- мониторинг окружающей среды — это наблюдение за общим состоянием природной среды и за динамикой изменений отдельных экологических факторов среды, окружающей человека;

- мониторинг глобальный — слежение за процессами (в том числе антропогенного влияния), происходящими на всей планете;

- мониторинг региональный — это слежение за процессами и явлениями в пределах одного какого-то региона;

- мониторинг базовый — слежение за общебиосферными природными явлениями без наложения на них антропогенных влияний.

При проведении мониторинга наряду с биологическими методами используются физические, химические, географические, вплоть до космических (например, зондирование с искусственных спутников, космических кораблей и пр.). В процессе мониторинга часто создается определенный перечень (список) сведений, направленных на разработку мер по охране исследуемых объектов. Такой перечень сведений называют *кадастром*.

Кадастр (фр. *cadastre* от греч. *katastichon* — лист, реестр) — систематизированный свод сведений, составляемый периодически или путем непрерывных наблюдений над соответствующим объектом об его качественных и количественных характеристиках. Кадастр обычно включает рекомендации по использованию предметов и явлений, предложение мер по их охране. Он может содержать разнообразные введения о природных объектах — физико-географическую Характеристику, классификацию, сведения о динамике, степени исследованности и оценке с приложениями картографических, статистических и оценочных материалов.

Различают виды кадастра:

- *водный* — свод сведений о водах региона или бассейна, включающий данные о всех реках, озерах, ручьях, болотах, ледниках и подземных водах;
- *детериорационный* — свод сведений об ухудшении окружающей среды (воздуха, почв, вод, уничтожении растительности, истощении биологического разнообразия и пр.);
- *земельный* — свод сведений о землях (грунтах и почвах, сельскохозяйственных угодьях), пригодных и непригодных к использованию;
- *лесной* — свод данных о лесах, их изученности и прямом и побочном использовании;
- *особо охраняемых объектов и территорий*;
- *промысловый* — свод сведений об объектах, составляющих промысловые ресурсы;
- *рекреационный* — свод данных о территориях, предназначенных для отдыха и восстановления здоровья человека;
- *фаунистический и флористический*.

Все кадастры характеризуют данные об объектах какой-то конкретной территории — района, региона или страны.

Экспериментальные методы широко используются в экологических исследованиях. Эксперимент в природе отличается от наблюдения тем, что организмы (или другие объекты) искусственно ставятся в условия, при которых можно строго дозировать тот или иной фактор и точнее, чем при наблюдении, оценить его влияние.

Экспериментальные методы позволяют сравнительно и аналитически подойти к определению влияния отдельных факторов (абиотических и биотических) на организм или популяцию, сообщество в искусственно созданных условиях и таким путем выявить механизм, обуславливающий нормальную жизнедеятельность изучаемого объекта. Производимые в эксперименте наблюдения, описания и измерения выявленных свойств объекта обязательно сопоставляются с контрольными — такими же объектами, но не задействованными в эксперименте.

Эксперимент, поставленный в полевых условиях, может продолжаться в лаборатории. Выводы, полученные в лабораторном экологическом эксперименте, требуют обязательной проверки в природе. В экологическом эксперименте трудно воспроизвести и применить весь полный комплекс факторов среды, но определить влияние какого-то одного экологического фактора или двух можно. В последнее время особенно распространены стали химические методы, применение которых позволяет определить *качественное* состояние окружающей среды (воды, почвы, воздуха и т.п.) и состояние отдельных организмов на той или иной конкретной территории.

Объектом исследования в экологии являются и единичные особи (организмы), и группы особей: популяции, виды и их сообщества и экосистемы (биогеоценозы, биосфера) а также отдельные факторы среды и в целом окружающая среда. В число объектов экологического изучения входят и дикие, и разводимые человеком растения, и животные, и сам человек как живой организм, его природная и социальная среда жизни.

Многообразие и сложность взаимосвязей и взаимозависимостей живых систем разных уровней организации со средой обитания обуславливают применение огромного разнообразия методов экологических исследований. При этом обычно используются специфические методы физиологии, медицины, анатомии, морфологии, фенологии, биохимии, этологии, систематики, ритмологии и других биологических и небео-

логических наук (химия, физика, математика, статистика, социология, климатология и др.).

Пример, химическими методами устанавливают накопление тех или иных минеральных и органических веществ в растениях и животных определенного биогеоценоза, сообществе в целом, одними и теми же видами в разных биогеоценозах. Физическими методами определяют качество солнечной радиации; климатологическими — диапазон колебания температуры и влажности воздуха или почвы, характер выпадающих осадков и пр.

Все разнообразие этих методов исследования позволяет выявить *качественное* состояние изучаемых объектов и отличие одних исследуемых организмов, видов (популяций) или процессов от других, развивающихся в иных условиях. Однако качественная характеристика явления раскрывает лишь самые поверхностные связи и отношения. Только количественные показатели, являющиеся результатом подсчета, многократного измерения, взвешивания, позволяют проникнуть в глубь явлений. Но даже количественное разовое наблюдение не является доказательным. Для убедительной доказательности наблюдаемого явления, раскрытия его свойств и закономерностей необходимы повторные наблюдения и статистическая обработка результатов.

Из статистических показателей важными для экологического исследования являются средняя арифметическая и среднее квадратическое отклонение. Средняя арифметическая свидетельствует о средней величине изучаемого признака в данной совокупности, но она не дает достаточно четкой картины в характеристике признака, поскольку значение признака в выборке варьирует. О его вариабельности можно судить по величине среднего квадратического отклонения, которое позволяет определить, какая доля отклонений от средней арифметической приходится на одну варианту данной выборки. Средняя арифметическая и среднее квадратическое отклонение позволяют вычислить и ряд других статистических показателей изучаемого экологического явления.

Количественная оценка объектов и процессов является основой всех экологических исследований. Эколог ведет учет не только присутствия живых организмов, но исследует и силу действия факторов среды. Количественный учет организмов в единицах пространства и времени выясняет зависимость их численности и оценку их общего состояния, распространения от изменения внешних условий, прогноз на будущее. Учет численности организмов, встречаемости, плотности населения, возрастной и половой структуры популяций, плодовитости, продуктивности, сопряженности между видами, заболеваемости, загрязненности среды и т.п. — необходимое требование к работе эколога. По тому, как меняются эти показатели исследуемого объекта можно судить о его состоянии на данный момент и выявить стабильность или тенденции к изменению, скорость, размеры и направление изменений.

Особенно большое место занимают методы количественного анализа в исследованиях по биогеоценологии (экологии экосистем) и популяционной экологии. Учет численности организмов и ее динамики являются основными показателями популяционных и биоценологических экологических исследований. Показателями численности организмов являются: встречаемость вида, его обилие, доминирование, количество биомассы, продуктивность, прирост продукции и пр. На основе показателей количественного учета делаются кратковременные и длительные прогнозы численности полезных и вредных видов (рождаемости, смертности, выживаемости), разрабатываются меры по охране и ра-

циональному использованию природных ресурсов, выявляется тенденция гомеостатических и сукцессионных изменений в природных и искусственных экосистемах.

Все эти методы прямого и косвенного изучения экологических явлений относятся к группе эмпирических. К ним же относится и метод **моделирования** экологических явлений в природе и обществе, который в последнее время получил широкое распространение. Признание системного принципа организации природы как предмета экологии обусловило необходимость применения **системного подхода**, как особого направления экологического исследования, сущность которого заключается в изучении всех компонентов системы в их взаимодействии друг с другом и в развитии (в пространстве и во времени). Конечной целью исследования является построение модели системы, адекватно отражающей саму природную систему.

Моделирование — это метод опосредованного практического и теоретического оперирования объектом, при котором исследуется непосредственно не сам интересующий объект, а используется вспомогательная искусственная или естественная система (модель), соответствующая свойствам реального объекта. Модель, согласно В.А. Штоффу (1966), — это «мысленно представимая или материально реализованная система, которая отражая или воспроизводя объект исследования, способна замещать его так, что ее изучение дает новую информацию об этом объекте». Именно ради этой дополнительной новой информации (т.е. эмерджентного свойства модели) и применяется моделирование. Потребность моделирования в экологии возникает тогда, когда конкретное исследование самого объекта невозможно, затруднительно из-за обилия (или скудости) фактических материалов о нем, или дорого, или требует слишком длительного времени. В то же время модель может выполнять свою роль лишь тогда, когда степень ее соответствия объекту определена достаточно строго.

Модель — это абстрактное описание какого-то явления реального мира, позволяющая делать предсказания об этом явлении. Хотя любая модель всегда упрощена и отражает лишь общую суть или (вероятный сценарий) процесса, т. е. не копирует, а имитирует реальность, тем не менее, моделирование позволяет экспериментировать, использовать процессы и явления, недоступные для непосредственного наблюдения. Так в «модельных условиях», т.е. методами **имитационного моделирования**, особенно с применением компьютеров, были получены достаточно надежные количественные прогнозы (например, изменений численности популяции в меняющихся условиях, математических закономерностей в системах хищник-жертва и паразит-хозяин, устойчивости структуры экосистем и др.).

Имитационное моделирование широко используется при исследовании экосистем и, особенно, биосферы. То есть там, где учитывается множество разнохарактерных структурных компонентов экосистемы и многофункциональное их поведение. При этом для построения удовлетворительной модели в виде блок-схемы не нужно необъятного количества информации об огромном множестве переменных. «Например, — пишет Юджин Одум (1986), — при блоковом моделировании экологических систем должны учитываться лишь четыре основных компонента: движущие силы, свойства, потоки и взаимодействия». В зависимости от особенностей системы-оригинала и задач исследования применяются разнообразные модели, особенно среди знаковых моделей. Знаковые модели — это условное описание объекта, осуществляемое с помощью разных символов и

операций над ним, интерпретируемое как образ реального объекта. В отличие от знаковой, реальная модель отражает существенные, реальные черты объекта-оригинала.

Модели очень полезны также как средство интеграции всего того, что известно о моделируемой ситуации, при этом они выявляют и неточности в исходных данных об объекте, и определяют новые аспекты его изучения. Моделирование экологических явлений используется для практических прогнозов динамики явлений, для исследования взаимосвязей видов и сообществ со средой, для определения воздействия факторов и для выбора путей рационального вмешательства человека в жизнь природы. Например, группа ученых в 1971 году создала имитационную компьютерную модель Ворлд-3 (World-3) и с ее помощью описала перспективы роста численности населения планеты и мировой экономики на XXI век. Полученные выводы ученые опубликовали в 1972 году в докладе, назвав его «Пределы роста».

В модели Ворлд-3 были задействованы многочисленные мировые данные о причинах роста населения на планете, роста промышленного капитала, производства продуктов питания, потребления ресурсов и загрязнения окружающей среды, существующего в мире. Изучение этих вопросов ученым поручил Римский клуб — это международная группа крупных бизнесменов, государственных деятелей и ученых, созданная по инициативе ведущего итальянского промышленника Аурелио Печчеи, — с целью прогноза на будущее в поиске приоритетов и мер по развитию экономики, защите окружающей среды и сохранению человечества. Стратегия данного моделирования заключалась в попытке путем упрощения получить модель, свойства и поведение, которые могли бы использоваться для принятия эффективных позитивных решений для сохранения биосферы и устойчивого развития общества.

Подобное построение модели глобальной экосистемы и жизнеобеспечения человечества интегрирует в едином процессе экологического исследования междисциплинарный подход, в котором применяются наряду с математическими, эмпирические и социологические методы.

Обычно все экологические материалы, полученные эмпирическим путем, включаются затем в систему теоретических методов исследования, т. е. они анализируются, обобщаются и используются для формирования выводов, гипотез и предложений, прогноза о перспективах экологических взаимодействий и явлений, для принятия каких-либо решений.

В исследованиях экологических явлений системы «Человек — Природа — Общество» широкое распространение получили методы из группы социологических. Среди них — опрос населения (массовый, групповой, индивидуальный), анкетирование, беседа с отдельными людьми для сбора экологических данных и др.

В настоящее время экологические исследования имеют очень большое значение в решении многих теоретических и практических задач существования природы, человека и общества, обозначенных во многих случаях как «актуальные экологические проблемы». Решение их требует рационального сочетания различных методик экологического исследования, которые должны взаимно дополнять и контролировать друг друга.

Тема 2

СРЕДА И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ СРЕДЫ

Лекция 2.1. Среды жизни на планете Земля

Лекция 2.2. Экологические факторы окружающей среды

Лекция 2.3. Закономерности действия экологических факторов

Лекция 2.1. Среды жизни на планете Земля

Вопрос 1. Понятие о среде и средах жизни

Вопрос 2. Особенности водной среды жизни

Вопрос 3. Экологические зоны водоёмов и адаптации гидробионтов

Вопрос 4. Наземно-воздушная среда и адаптации аэробиионтов

Вопрос 5. Почвенная среда и адаптации эдафобионтов.

Вопрос 6. Организм как среда жизни и адаптации эндобионтов.

Вопрос 1. Понятие о среде и средах жизни

Среда является частью природы, окружающей живые организмы и оказывающей на них прямое или косвенное влияние. Из среды организмы получают все необходимое для жизни и в нее же выделяют продукты своего обмена веществ. По определению Н.П. Наумова (1963), средой называют «все, что окружает организмы, прямо и косвенно влияет на их состояние, развитие, выживание и размножение». В литературе наряду с термином «среда», часто используются его синонимы: «среда обитания», «жизненная среда», «внешняя среда». В последнее время большое распространение получил термин «окружающая среда», который также является синонимом термина «среда».

Среда — это совокупность прямо или косвенно воздействующих на организмы факторов. (Определение «фактор» - см. лекцию 3.2. вопрос 1)

Природа нашей планеты прекрасна и очень разнообразна. Это многочисленные озера, моря, реки, горы, равнины, болота, пустыни, леса, степи и всюду протекает жизнь. Однако огромное разнообразие природных условий, которое встречается на Земле, представляет собой то, что часто называется окружающей средой или просто — средой.

Среда, обеспечивающая возможность жизни организмов на земле, разнообразна. По качественно отличным комплексам условий для жизни, различают «среды жизни». На нашей планете их имеется четыре. Все они качественно отличаются друг от друга.

- 1) водная среда жизни,
- 2) наземно-воздушная, или суша,
- 3) почвенная
- 4) организменная

Организмы проводят свое существование:

● в одной среде жизни

Пример, человек, большинство видов птиц, млекопитающих и покрытосеменных растений и многие другие представители живого мира являются обитателями только наземно-воздушной среды жизни, а большинство рыб — одной водной среды жизни.

● в нескольких средах жизни.

Пример, ряд насекомых (комары, стрекозы, поденки), земноводные и многие другие организмы являются обитателями двух сред. Одну фазу своего развития они проходят в водной, другую — в наземно-воздушной среде. Имеются и такие представители, которые рождаются на суше (морские черепахи, пингины, крокодилы), а живут в водной среде. Есть и такие представители, ко-

торые проходят одну фазу своего развития в почвенной, а другую — в наземно-воздушной среде. Среди них насекомые: майский жук, бронзовка, щелкун, муравьиный лев, роющая оса и др.

Все среды жизни очень разнообразны по своим условиям. В среде жизни обычно различают конкретные «среды обитания организмов».

Пример, водная среда жизни характеризуется морской или речной, текучей или стоячей водой. Озеро или река — это разные среды обитания в водной среде жизни. В свою очередь в «**средах обитания**» различают «**местообитания**», или «**биотопы**». Они представляют собой более «узкие» **комплексы условий, качественно различающиеся между собой в среде обитания**. В водной среде имеются местообитания: в толще воды, на дне, у поверхностной пленки, среди водорослей и трав и пр.

Последовательность заселения сред жизни на Земле.

Первой средой жизни на Земле стала вода. Здесь впервые возникла жизнь. Постепенно в процессе исторического развития многие организмы начали заселять наземно-воздушную среду. Появившиеся наземные организмы (бактерии, растения, животные, грибы и др.) в процессе своей жизнедеятельности принимали участие в создании почвы. Ее, так же как и наземно-воздушную среду жизни, активно заселяли живые организмы.

Параллельно с формированием разнообразия организмов в водной, наземно-воздушной и почвенной средах формировались паразитические формы организмов, средой жизни которым служили другие организмы — «хозяева».

Своеобразие условий каждой среды жизни обусловило своеобразие живых организмов, свойственное этим средам. У всех организмов в процессе эволюции выработались специфические, морфофизиологические, поведенческие и другие приспособления к обитанию в своей среде жизни (среде обитания), к разнообразным частным условиям, постоянно присутствующим в ней.

Вопрос 2. Особенности водной среды жизни.

Водная среда характеризуется большим своеобразием физико-химических свойств, благоприятных для жизни организмов. Ей свойственны:

- прозрачность,
- высокая теплоемкость,
- большая скрытая теплота плавления,
- высокая теплопроводность,
- плотность (примерно в 800 раз превышает плотность воздуха)
- вязкость,
- расширение при замерзании и др.

Водная среда наделена рядом особенностей. Наиболее значимы для жизни:

1) расширение при замерзании: наибольшей плотностью вода обладает при 4° тепла, а при замерзании расширяется, то лед в больших водоемах образуется лишь сверху, создавая защитный слой. Основная же толща воды не замерзает.

2) большая подвижность — текучестью и вертикальным перемещением, сглаженным колебанием температуры (суточной и сезонной). Благодаря своей выталкивающей силе вода одинаково легко поддерживает как тонкие структуры, так и массивные организмы.

3) вода – растворитель многих минеральных и органических соединений. Поэтому в естественных водах всегда содержатся различные соли.

Пример, в пресных водах их не более 0,5 г на литр, в морских — до 35-40 г на литр, особенно на больших глубинах океана. В естественных водах, в том числе пресных, значительное количество составляют карбонаты, сульфиды, хлориды, весьма важные для живых организмов водной среды. Пресная и морская вода различаются как по составу, так и по количеству растворенных минеральных веществ. Морская вода богата натрием, магнием, хлорид- и сульфат-ионами, тогда как в пресной воде преобладают кальций и карбонат-ионы.

Ионы минеральных веществ	Река Делавэр (США)	Река Рио-Гранде (США и Мексика)	Морская вода	Плазма крови человека	Цитоплазма клеток лягушки
Натрий	6,7	14,8	60,4	35,4	1,3
Калий	1,5	0,9	2,1	1,8	77,7
Кальций	17,5	13,7	2,2	1,2	3,1
Магний	4,8	3,7	5,7	0,2	5,3
Хлорид	4,2	21,7	85,2	39,0	0,8
Сульфат	17,5	30,1	7,7	1,8	—
Карбонат	33,0	11,6	0,4	22,7	11,7

Морская вода близка к физиологически уравновешенному раствору. Поэтому ее обитатели обычно являются **осмотически открытыми** (*пойкилогидрическими*, т.е. не защищенными от проникновения растворенных в воде веществ), без сложных осморегуляционных систем, тогда как в континентальных (пресных) водах процессы осморегуляции у организмов хорошо выражены (*гомойогидрические*). В пресных водах концентрация растворенных веществ всегда ниже, чем в телах ее обитателей. Ввиду разницы в осмотическом (жидкостном) давлении вне и внутри организма в его тело все время поступает вода, которую он вынужден постоянно удалять с помощью специальных выделительных систем.

4) сильные перепады давления – погружение на каждые десять метров увеличивает давление на 1 атмосферу. На глубине 10984 м (дно Марианской впадины) давление достигает 1100 атм); и

5) слабая аэрация. Даже в насыщенной кислородом водной среде его содержание в 20-21 раз меньше, чем в атмосфере.

6) гораздо меньше света, чем в наземно-воздушной среде. Особенно мало света в глубине водоемов. Убывание света с глубиной объясняется тем, что вода сильно отражает и поглощает свет. При этом разные лучи солнечного света поглощаются неодинаково: быстрее поглощаются красные и оранжевые лучи, хуже — зеленые, синие и фиолетовые. Поэтому до больших глубин проникают лишь сине-зеленые, голубые и сине-фиолетовые лучи.

7) мало биогенов - солей, содержащих азот и фосфор (нитраты и фосфаты), необходимых для синтеза живого вещества. Эти соли скапливаются преимущественно в глубинной зоне, где они образуются вследствие разложения бактериями погибших растений и животных. Только благодаря перемешиванию воды нитраты и фосфаты оказываются в верхних слоях водоемов.

Вопрос 3. Экологические зоны водоёмов

Обитатели водной среды жизни — **гидробионты** (греч. *hydor* — вода и *biontos* — живущий) населяют:

- Мировой океан,

- континентальные водоемы (водотоки и стоячие водоёмы),
- подземные воды.

Разнообразие комплекса условий в этих водах обусловило своеобразие свойств их обитателей. ***Зона экологическая (океана, моря, др. водоёма) – чётко отличающаяся по природным условиям крупная часть океана и его морей.***

В водоемах различают экологически особые местообитания – экологические зоны:

Пелагиаль – толща моря или озера, служащая средой обитания видов, не связанных с дном водоёма, простирающаяся от литорали до самых удалённых от берегов точек океана). Включает ***неритическую и океаническую области.***

Бенталь – дно водоёма, заселённое организмами, обитающими на грунте или в толще грунта. В зависимости от глубины в бентали выделены экологические зоны:

- литораль – прибрежная мелководная часть;
- шельф — зона плавного понижения суши до глубины 200-2200 м,
- зона крутого материкового склона,
- океаническое ложе со средней глубиной 2800-6000 м,
- впадины океанического ложа до 10 000 м

Литораль – 1) экологическая зона океана (моря), занимающая прибрежную донную часть мелководья: изредка заливаемая полоса, до линии заплесков волн и самых высоких приливов – ***супралитораль***; приливно-отливная полоса берега – собственно литораль - ***эвлитораль***; зона мелководий – ***сублитораль***; глубже расположенная зона морского дна в пределах материкового склона – ***инфралитораль***;

2) береговая зона водоема (озера), где могут произрастать высшие растения;

Абиссаль – зона ложа океана, лежащая, как правило, ниже 2000-2500 метров; Малоподвижная вода имеет постоянную температуру 2 градусов. Организмы существуют за счёт остатков фотосинтезирующих растений и поедающих их животных верхних слоёв океана, куда проникает солнечный свет, и потому абиссаль даёт минимальную биологическую продукцию

Батиаль – экологическая зона океана (моря), лежащая между сублиторалью и абиссалью, обычно от 200-500 до 1-3 тыс. метров от поверхности воды, примерно соответствующая материковому склону.

Пример, если обитатели литорали живут в условиях достаточного дневного солнечного освещения при невысоком давлении, но с частыми и значительными колебаниями температурного и приливно-отливного режима, то обитатели зоны океанического ложа существуют в полной темноте, при постоянной низкой температуре, при дефиците кислорода и при огромном давлении, достигающем почти тысячи атмосфер.

В толще воды, т.е. в пелагиали, выделяют две вертикальные зоны соответственно глубине проникновения солнечных лучей, достаточных для фотосинтеза: ***эвфотическую*** (фотическую) до 200 м и ***афотическую*** — все, что глубже 200 м. Самый верхний слой эвфотической зоны (до 70-90 м глубины) называют световым, а более глубокий (от 90 до 200 м) — сумеречным – ***дисфотическая*** зона. В прибрежных водах эвфотическая зона не превышает 30-40 м, но в холодных чистых водах далеко от берега эвфотическая зона может охватывать толщу воды до 210 м.

Среди пелагоса выделяют характерные формы живых организмов — **планктон** — пассивно плавающие или «парящие» мелкие представители (фитопланктон и зоопланктон), **нектон** — активно плавающие крупные формы (рыбы, черепахи, головоногие моллюски и др.), **нейстон** — микроскопические и мелкие обитатели поверхностной пленки воды.

Пример, Вся толща океана наполнена жизнью, но наиболее благоприятными условиями являются прибрежные воды. Именно здесь обитает такое разнообразие живых форм, которое намного превышает биологическое разнообразие, свойственное влажным тропическим лесам. Здесь наряду с различными водорослями большую роль играют животные (зоопланктон и его часть микроранктон), представленные пелагическими личинками донных организмов (крабы, морские черви, моллюски, губки).

Пример, среди всего богатства моллюсков, ежей, звезд, кишечнополостных, членистоногих обитает огромное разнообразие рыб, в том числе промысловых: анчоусы, сельди, сардины, треска, макрель, камбалообразные, лососи, тунцы и многие другие. Все они держатся на шельфе или около него, но там, где идет активное поднятие глубинных холодных вод или в районах **апвеллинга** — зоны шельфа, с которой ветрами отгоняется, сдувается вода от крутого склона берега к океану. Нижняя граница жизни здесь редко достигает более 2000 м глубины.

Пример, зона жизни вблизи морского дна — абиссаль — соответствует глубинам 3000-6000 м и более (в Марианской впадине — свыше 11 000 м). Она занимает около 75% площади дна океана. Здесь полностью отсутствует свет, держится постоянно низкая температура (1-3 °С), большая соленость и огромное давление (до 600 атм). В илистом грунте содержится масса детрита, фекалий и остатков мертвых животных, поступающих из толщи вод океана (так называемый «дождь трупов»). Из-за высокого давления и однообразия пищевых ресурсов фауна абиссали является не столь разнообразной как в пелагиали. Здесь обитают голотурии, звезды, морские лилии, многощетинковые черви, стеклянные губки, многие рыбы (большерот, удильщики), гетеротрофные и хемосинтезирующие бактерии и низшие грибы.

Сходная экологическая зональность, но менее выраженная, характерна и для пресных водоемов на континентах — в озерах, прудах, реках, болотах и т.д.

Разнообразие организмов, освоивших все эти места обитания водной среды жизни очень велико, но все они составляют особую биологическую группу — гидробионтов.

Вопрос 4. Наземно-воздушная среда и адаптации аэробиионтов

Наземно-воздушная среда характеризуется обилием воздуха. Поэтому организмы этой среды жизни часто называются **аэробиионтами** (греч. *aer* — воздух и *biontos* — живущий).

Особенности наземно-воздушной среды.

- 1) низкая плотность и давление;
- 2) достаточно высокое содержание кислорода;
- 3) много солнечного света с большой амплитудой колебания интенсивности от времени суток и года;
- 4) очень резкие колебания температуры в зависимости от сезона, от времени суток и от географического положения.

5) значительные колебания влажности; притом особенностью может быть постоянный дефицит влаги и наличие в виде пара, капельножидкой формы, снега или льда.

6) ветер – постоянное (пассаты) или временное перемещение воздушных масс,

7) сезонная смена экологических условий на значительной части суши;

6) рельеф местности.

Пример, рельеф способствует стоку воды и смыву почв, определяет эрозионные процессы. Рельеф местности может создавать очень большое разнообразие окружающих условий даже в пределах одного и того же региона с однородным климатом. Наклон и обращенность к солнечным лучам холмистой или овражистой местности создают большую разность в температуре и содержании влаги в почве и припочвенном слое (мертвая органическая подстилка). На крутых склонах влага быстро стекает, это часто приводит к возникновению засушливых местообитаний. В то же время у подножия склона и в низинных местах влаги может скапливаться много. Кроме того, создается большая разница в местообитаниях теневого и освещаемого солнцем склона холма, гор, оврага. Южные склоны находятся в условиях «припека», так как открыты прямому солнечному свету, там жарко и сухо, тогда как на северных склонах прохладно, освещение идет рассеянным светом, там значительно позже сходит снег, почва более влажная и холодная.

Характерной особенностью наземно-воздушной среды является и то, что аэробии существенным образом влияют на среду и во многом сами создают ее.

Пример, древесные растения и травы затеняют почву, задерживают порывы ветра, нагнетают влагу из глубины почвы, создают особый микроклимат. Животные распространяют плоды и семена, обогащают почву пометом, строят гнезда и норы, поедают побеги и листья.

Наземно-воздушная среда жизни — самая сложная по экологическим условиям с огромным разнообразием местообитаний: в пустынях, степях, лесах, пещерах, болотах, на равнине и в горных местностях. Это обусловило величайшее разнообразие сухопутных живых организмов и их комплексов на нашей планете.

Абсолютное большинство животных в этой среде передвигаются по твердой поверхности Земли — почве, потому животное население суши иногда называют **террабионтами** (лат. *terra* — почва и греч. *biontos* — живущий).

Для всех организмов наземно-воздушной среды жизни характерны:

1) системы экономного расходования воды,

2) разнообразнейшие у каждого вида механизмы терморегуляции,

3) высокая эффективность окислительных процессов в организме.

В связи с достатком кислорода в наземно-воздушной среде, в процессе эволюции у организмов появились особые органы усвоения атмосферного кислорода в процессе дыхания.

Выработались мощные скелетные образования, поддерживающие тело в условиях низкой плотности среды — механические ткани и опорные органы у растений, скелеты и панцири — у животных.

В зависимости от качества почвы (ее плотности, солености, окраски и пр.) у организмов выработались особые свойства. В связи с регулярной сменой дня и ночи сформировались разные типы активности у организмов — дневная, ночная и сумеречная. Сильное развитие получили и различные другие приспособления для защиты от резких колебаний условий окружающей среды.

Наземно-воздушная среда по своим физико-химическим условиям считается достаточно суровой по отношению ко всему живому. И все же, несмотря на суровость наземно-воздушной среды, жизнь здесь достигла очень высокого уровня как по общей массе органического вещества, по разнообразию форм живой материи, так и по степени эволюционного развития организмов.

Вопрос 5. Почвенная среда и адаптации эдафобионтов

Почва — это рыхлый поверхностный слой суши, контактирующий с литосферой (земной корой) и атмосферой (воздушной средой).

Почва представляет собой смесь минеральных веществ, полученных при распаде горных пород под воздействием физических и химических агентов, и особых органических веществ, возникших в результате разложения растительных и животных остатков биологическими агентами.

В поверхностных слоях почвы, куда поступает самое свежее мертвое органическое вещество, обитает множество организмов-разрушителей — бактерий, грибов, червей, мельчайших членистоногих и др. Их активность обеспечивает развитие почвы сверху, тогда как физическое и химическое разрушение коренной породы способствует образованию почвы снизу.

В строении почвы обычно выделяют три слоя, называемых горизонтами: А, В и С.

В свою очередь горизонт А подразделяют на 3 слоя.

Таблица Характерные черты почвенных горизонтов (по Р. Риклефсу, 1979)

А 0	— Главным образом мертвая органическая подстилка. В этом горизонте обитает большинство почвенных организмов
А 1	— Гумусовый слой, состоящий из частично разложившегося органического материала, перемешанного с минеральными компонентами почвы
А 2	— Горизонт, в котором происходит усиленное вымывание минеральных ионов почвы. В этом слое сосредоточены корни растений, так как здесь минеральные вещества растворены в воде и их ионы более доступны
В	— Горизонт, содержащий мало органического материала и очень сходный по химическому составу с подстилающей породой. Здесь иногда накапливаются минеральные ионы, вымываемые из лежащего выше горизонта А2
С	— Здесь находится, главным образом, слабо выветренный материал, очень схожий с материнской породой

Как среда жизни почва отличается рядом особенностей:

- 1)** большой плотностью,
- 2)** отсутствием в ней света,
- 3)** пониженной амплитудой колебания температуры,
- 4)** недостаточностью кислорода,
- 5)** сравнительно высоким содержанием углекислого газа.
- 6)** достаточно рыхлая (пористая) структура субстрата.

Пример. Имеющиеся в почве полости заполнены смесью газов и водными растворами, что определяет чрезвычайно большое разнообразие условий для жизни множества живых организмов (особенно микроорганизмов). В среднем — по данным Н.М. Черновой, — на 1 см² почвы содержатся сотни миллионов бактерий, микроскопических грибов, актиномицетов, водорослей и других микроорганизмов.

Виды, населяющие почвенную среду жизни, называют **педобионтами** (греч. *pedis* — нога и *biontos* — живущий) или **эдафобионтами** (греч. *edaphos* — почва и *biontos* — живущий). **Эдафобионты**, **эдафобиус** (греч. *edaphos* — почва и *bios* — жизнь) живут в почвенных условиях, взаимодействуют между собой, образуя своеобразный комплекс, активно участвующий в плодородии почвы и в создании самой почвенной среды жизни.

Как приспособление к обитанию в почве у эдафобионтов в процессе эволюции выработались своеобразные свойства.

Пример, у животных — вальковатая форма тела, малые размеры, сравнительно прочные покровы, кожное дыхание, редукция глаз, бесцветность покровов, сапрофагия (способность питаться остатками других организмов). Наряду с аэробностью широко представлена анаэробность (способность существовать при отсутствии свободного кислорода).

По целому ряду свойств почва как среда жизни является промежуточной между водной и наземно-воздушной.

● Температурный режим, отсутствие света, пониженное содержание кислорода, насыщенность влагой, присутствие значительного количества солей и органических веществ в почвенных растворах сближают почву с водной средой.

● Тогда как обычно наблюдаемые, например, в поверхностных слоях почвы, резкие изменения температурного режима, регулярное и часто значительное иссушение, хорошее насыщение воздухом, в том числе кислородом, сближает ее с наземно-воздушной средой жизни.

Вопрос 6. Организм как среда жизни и приспособления к ним

Появление организменной среды жизни на Земле проходило почти одновременно с появлением живых организмов. Использование одних живых организмов другими в качестве среды обитания не только очень древнее, но и широко распространенное явление. Фактически нет ни одного вида, не имеющего паразитов. Организм, в котором поселяются другие организмы, называют **хозяином**. При этом, чем выше организация хозяина, чем сложнее и более дифференцированы его органы и ткани, тем более разнообразны условия, в которых могут поселяться сожители и паразиты.

Как среда жизни организм хозяина характеризуется рядом особенностей:

- 1) наличием для его обитателей обилия легкоусвояемой пищи,
- 2) постоянством температурного, солевого и осмотического режимов,
- 3) отсутствием угрозы высыхания, защищенностью от врагов.

Одновременно с этим проблематичными для сожителей живых организмов выступают следующие факторы:

- 4) нехватка кислорода и света,
- 5) ограниченность жизненного пространства,
- 6) преодоление защитных реакций хозяина, т. е. его «активного иммунитета», и распространение от одной особи хозяев к другим.
- 7) ограниченность во времени сроком жизни хозяина, так как организм служит средой, только будучи живым.

Организмы, населяющие полости органов, внутренние органы и ткани хозяина называются **эндобионтами** (греч. *endon* — внутри и *biontos* — живущий). Некоторых из них можно считать паразитами (**эндопаразитами**) хозяина.

Обитатели организма относятся к разным трофическим группам: **настоящие паразиты** (причиняющие вред хозяину), **гиперпаразиты** или **сверхпаразиты** («паразит на паразите»), **мутуалисты** (полезные хозяину), **комменсалы** (нахлебники и квартиранты, не причиняющие вреда хозяину) и другие сожители, обитающие внутри хозяина.

Пример, в кишечнике лошадей и куланов обнаружено около 90 видов инфузорий (из них 62 вида найдены у кулана), они представляют пять трофических групп эндобионтных инфузорий:

1. «Растительоядные», питающиеся растительными частицами, но не конкурирующие с хозяином в потреблении пищи, так как инфузории обитают в конце кишечника, где уже почти не происходит всасывание питательных веществ хозяином. Можно считать, что эти инфузории как нахлебники являются комменсалами. В кишечнике кулана в этой группе насчитывалось 11 видов инфузорий.

2. «Крахмалоядные», питающиеся зернами крахмала (конкуренты в питании хозяина). Даже при очень бедном рационе хозяина они выискивают и поедают крахмальные зерна, так как питаются почти исключительно крахмалом. В их число входит 5 видов инфузорий.

3. «Бактериоядные», питающиеся бактериями, населяющими кишечник (следовательно, они не конкурируют с хозяином в потреблении пищи, а являются комменсалами хозяина, т.е. они получают для себя пользу, но не наносят вреда хозяину). Поедая бактерии, эти инфузории поддерживают равновесие в биоценозе толстой кишки лошадиных. Это самая многочисленная группа, причем некоторые виды инфузорий питаются только бактериями, а другие активно используют бактерии в качестве пищи в процессе роста после деления.

4. «Хищные», заглатывающие другие, более мелкие инфузории целиком (2 вида). Обычно ресничные инфузории в кишечнике кулана прибегают к хищничеству в дополнение к основному рациону — крахмалу или бактериям.

5. «Гиперпаразиты» — инфузории из группы сукторий (класс Suctorea — сосущие инфузории), присасывающиеся к другим более крупным инфузориям и ведущие себя как эктопаразиты. Сукторий при помощи сосательных щупалец питаются клеточным содержимым своих жертв. Нападают, главным образом, на крупные растительоядные инфузории, встречаются в кишечнике лошадиных, носорогов, хоботных и некоторых южноамериканских грызунов. У кулана в группу «гиперпаразитов» вошло 4 вида инфузорий.

Относительная стабильность благоприятных экологических условий этой среды жизни дает ряд преимуществ эндобионтам, но вместе с тем ограничивает возможности их расселения, затрудняет прохождение жизненных циклов в сравнении со свободноживущими видами.

Паразиты и другие сожители (комменсалы и др.) приспособились к жизни в определенных органах и тканях хозяина, к определенному его возрасту (стадиям развития) и физическому состоянию хозяина. В процессе эволюции у эндобионтов выработались особые свойства.

Пример, для внутренних паразитов характерна редукция органов чувств, кишечника. То есть наблюдается упрощение тела паразита по сравнению со свободноживущими его предками и родственниками. Вместе с тем наблюдается появление органов прикрепления, выработка систем защиты от иммунитета хозяина. Существенного развития достигают органы размножения, обеспечивающие высокую плодовитость. Эндобионтам свойственны достаточно сложные циклы развития со сменой одного или нескольких промежуточных хозяев.

Несмотря на трудности попадания в организм хозяина, эндобиотическая фауна и флора давно и широко представлены в живом мире. Их выживание в борьбе за существование обеспечивается: **1)** чрезвычайно высокая плодовитость и **2)** сложные жизненные циклы развития.

Таким образом, все виды, существующие на Земле, обладают сложной системой приспособлений к жизни в своей среде. Их свойства отражают особенности той или иной среды жизни. Причем у представителей разных групп живых организмов, в том числе и очень далеких друг от друга по родству, но населяющих одну и ту же среду обитания, развиваются похожие свойства, сходные типы приспособлений, в том числе и соприиспособленность к совместному проживанию в одной среде.

Лекция 2.2. Экологические факторы среды

Вопрос 1. Понятие «Экологический фактор»

Вопрос 2. О классификации экологических факторов

Вопрос 1. Понятие «Экологический фактор»

Окружающей средой обычно называют всю совокупность внешних условий, воздействующих на живые организмы и на их сообщества.

Возможной жизнь на Земле делают:

- взаимодействие между организмами и окружающей их средой,
 - совместное существование живых организмов в природе,
 - обмен веществ и энергии между ними,
 - приспособление организмов к постоянно меняющимся условиям существования
- делают.

Основное содержание экологии составляет изучение этих взаимодействий и взаимозависимостей между организмами и окружающей их средой.

Среда действует на организмы и другие биосистемы посредством физических, химических и биотических воздействий. Каждое воздействие, качественно отличное от других, называют *элементами действия среды*, или *факторами*. Температура, свет, влажность воздуха или почвы, пища, присутствующие рядом другие организмы своего вида и иных видов, — все это является факторами, воздействующими на существование организмов.

Обычно понятие «фактор» трактуется как 1) движущая сила процессов или условие, влияющее на них; 2) существенное обстоятельство в каком-либо процессе и явлении. Проявление факторов в любой среде жизни вызывает существенные приспособительные свойства у организмов.

Экологический фактор – любое условие среды, на которое организм реагирует приспособительными реакциями (за пределами приспособительных способностей лежат - *летальные факторы*). Экологические факторы в своем воздействии на живые организмы могут выступать:

- **раздражителями**, вызывающими приспособительные изменения физических, биохимических и поведенческих реакций;
- **ограничителями**, обуславливающими невозможность существования в данных условиях;
- **модификаторами**, вызывающими анатомические и морфологические изменения организмов;

● **сигналами** изменений в качествах среды обитания, изменений других экологических факторов.

Однако не все факторы среды с одинаковой силой влияют на организмы, есть такие, которые вообще безразличны для них. Поэтому среди всего многообразия факторов различают «элементы среды» и «экологические факторы». Экологическими факторами обозначают все те влияния среды, которые оказывают какое-либо воздействие на живые организмы. Иногда такое воздействие, оказывающее прямое влияние, называют «элементарным экологическим фактором».

Комментарий. В разграничении факторов на элементы среды и экологические факторы надо быть осторожным, ибо по мере узнавания их свойств все большее число «недеятельных» элементов среды причисляется к экологическим факторам. Ярким примером могут служить представления о роли микроэлементов почвы как экологических факторах. Например, селен считается ядовитым химическим элементом. Большое количество его в растительной массе, съеденной животными, вызывает серьезные отравления даже у крупного рогатого скота. Однако сейчас установлено, что это вещество в микродозах необходимо для ряда внутриклеточных обменных процессов. Поэтому селен включен в состав многих поливитаминных комплексов для человека. Также и кобальт, который в качестве составляющего витамина B_{12} (цианокобаламин) широко используется в медицине.

Некоторые свойства среды могут выступать в роли экологических факторов и в роли средового компонента.

Пример, вода является средовым компонентом в водной среде, воздух — в наземно-воздушной, почва — в почвенной. Их присутствием обеспечивается сама специфика той или иной среды жизни. Количество такого компонента всегда избыточно, и, следовательно, колебания его количества не являются ограничивающим или стимулирующим моментом в жизнедеятельности организмов данной среды.

В отличие от средового компонента, экологические факторы проявляют свое воздействие благодаря постоянно меняющимся количественным и качественным характеристикам. Следовательно, экологическими считаются те факторы, проявления которых подвержены изменениям.

Пример. Вода в наземно-воздушной среде жизни является экологическим фактором, проявляющимся то нехваткой влаги, то ее избытком, то она выступает в твердом или в парообразном, капельно-жидком состоянии, тем и другим оказывающим существенное влияние на жизнедеятельность организмов. В водной среде такие качества воды как соленость, прозрачность, температура, текучесть, насыщенность газами и многое другое выступают в роли экологических факторов.

Все многообразие экологических факторов объединяется в три большие группы — *абиотические, биотические и антропогенные*. Абиотическими называют экологические факторы проявления свойств неживой природы, биотическими — влияния живой природы, антропогенными — всевозможные влияния человека.

Вопрос 2. О классификации экологических факторов

В вопросе классификации экологических факторов в настоящее время единого мнения нет. Различные исследователи по разному классифицируют факторы.

Пример. Ряд авторов группирует абиотические факторы по природе их воздействия.

● В.А. Радкевич делит факторы на физические, химические и климатические;

- Г.А. Новиков предлагает именовать абиотические факторы физико-химическими, различая среди них группы: климатические, почвенно-грунтовые, орографические и гидрологические
- Н.П. Наумов группирует факторы в зависимости от качества проявления: химизм среды, физическое состояние, механический состав и геологические особенности.
- фитозкологи М.В. Марков, В.Н. Сукачев, Г.И. Поплавская, И.М. Культиасов и др. среди физико-химических (абиотических) факторов различают: климатические, эдафические, орографические и химические.
- А.Г. Воронов (а также В.Н. Сукачев и М.В. Марков) выделяет особую группу эдафогенных факторов (от греч. *edaphos* — земля, почва), имея в виду здесь весь комплекс свойств средообразующих факторов. Для сухопутных организмов это будет весь комплекс свойств почвы, для водных — воды, а для наземных обитателей — проявление свойств наземно-воздушной среды.
- Д.В. Романов считает также обязательным выделение пирогенного фактора, оказывающего существенное влияние и на организмы и целые сообщества.

Нет единого взгляда и на классификацию **биотических** и **антропогенных** экологических факторов. Среди биотических иногда называются и антропогенные, но чаще среди биотических выделяют лишь две группы факторов: *фитогенные* и *зоогенные*. Лишь в последние годы среди биотических кроме этих двух групп стали называть группы микробогенных и микогенных, а антропогенный обособляют в отдельную группу, рядоположенно с абиотическими и биотическими.

По-разному классифицируются и антропогенные факторы. Среди них чаще всего называют группы факторов *прямого воздействия* и факторов *косвенного воздействия*.

Пример.

- Б.Г. Иоганзен предлагает особые термины для их обозначения: группа прямых воздействий человека на природу — это *антропические* факторы, а группа косвенных воздействий человека на среду — *антропогенные* факторы. По нашему мнению, наряду с этим подходом среди антропогенных факторов важно выделять также группы по осознанности человека в его деятельности в природе, потому различаем группы *плановых* и *случайных* воздействий.

- А.С. Мончадский предлагает особую классификацию экологических факторов предложил. Опираясь на идею адаптации организмов, он предлагал различать факторы по регулярности и интенсивности их действия, по степени постоянства их действия в окружающей среде. В связи с этим он различал:

1. *Первичные периодические факторы* (или *стабильные* факторы) — не изменяющиеся в течение длительных периодов, изначально присущие нашей планете: сила тяготения, состав и свойства атмосферы, периодичность освещенности и температур, обусловленные вращением Земли (суточное, сезонное, многогодичное и пр.) в структуре Солнечной системы и Космоса.
2. *Вторичные периодические факторы* (или изменяющиеся закономерно) — они являются производными от первичных, и выступают как их следствие: солнечная радиация, влажность, климат, осадки, приливы и отливы, содержание растворенных газов в воде, давление атмосферного воздуха и пр.
3. *Вторичные неперiodические факторы* (или изменяющиеся без строгой периодичности). В состав этой группы входили: почвенное влияние, различные стихийные явления (ветер, осадки, грозы, землетрясения, наводнения и пр.), биотические и антропогенные факторы.

Наряду с рассмотренными, существуют и другие классификации экологических факторов, в зависимости от того, для каких задач они классифицируются. Обобщенный вариант классификации экологических факторов представлен в таблице.

Таблица 3.3 Экологические факторы среды

Абиотические	Биотические	Антропогенные
1. Климатические: свет, темпера-	1. Фитогенные	1. Плановые (осоз-

тура, воздух, ветер, снег и др. 2. Эдафические , т.е. почвенные и грунтовые: механический, химический состав, влагоемкость, воздухопроницаемость, Окраска почвы и др. 3. Орографические : рельеф, экспозиция 4. Химические : газовый состав, солевой состав воды, воздуха и др. 5. Физические : магнетизм, шум, теплопроводность, радиоактивность, космическое излучение, давление. 6. Пирогенные : природные и антропогенные	(всевозможное влияние растений) 2. Зоогенные (всевозможное влияние животных) 3. Микогенные (всевозможные влияния грибов) 4. Микробогенные (влияние различных микроорганизмов)	нанные) влияния человека, общества 2. Непредвиденные (случайные) влияния человека, общества 3. Влияния, обусловленные жизнедеятельностью человека как живого организма 4. Влияние социальной культуры деятельности
---	---	--

Рассматривая действие экологических факторов в исследованиях, следует определить круг вопросов: 1) исследуются ли воздействие на среду, на отдельные организмы, населяющие эту среду, или же 2) предметом внимания является воздействие этих факторов на целые сообщества.

В экологическом исследовании учитывается, на каком уровне живой материи осуществляется воздействие экологических факторов — на уровне организма (особи), или клетки, или популяции и целого вида, или биогеоценоза (экосистемы), или биосферы. Все эти объекты как биосистемы и среда, в которой они обитают, постоянно находятся под воздействием экологических факторов внешней среды и в зависимости от характера биосистемы реагируют на их прямые и косвенные влияния.

Лекция 2.3.Закономерности действия экологических факторов

Вопрос 1. Общие закономерности действия факторов

- 1.1.Закон оптимума и минимума
- 1.2. Закон относительной независимости действия каждого фактора
- 1.3. Закон совокупного действия факторов
- 1.4. Закон незаменимости фундаментальных факторов
- 1.5. Закон незаменимости фундаментальных факторов

Вопрос 2. Периодичность действия факторов

- 2.1. Фотопериодизм
- 2.2. Приливные (приливо-отливные) ритмы
- 2.3. Правило экологической индивидуальности

Вопрос 3. Средообразующее действие организмов

Вопрос 1. Общие закономерности действия факторов

1.1.Закон оптимума и минимума

Все условия среды, необходимые для жизни оказывают воздействие на организмы. Несмотря на огромное разнообразие экологических факторов, в характере их воздействия на организмы можно выявить ряд общих закономерностей.

Влияние факторов среды определяется, прежде всего, их **влиянием на обмен веществ организмов**. В связи с этим все экологические факторы по их действию можно подразделить на прямодействующие и косвеннодействующие. Те и другие могут оказывать весьма существенные воздействия, как на жизнь отдельных организмов, так и на все сообщество.

Комментарий. Любой из экологических факторов может выступать то в виде прямодействующего, то в виде косвенного. Иногда даже отделить одно от другого бывает трудно. **Например**, влияние температуры на растения чаще всего относится к прямодействующим факторам. Однако происходящее попутно нагревание почвы активизирует деятельность почвенных микроорганизмов, перерабатывающих мертвую органику и обогащающих почву минеральными солями, что в свою очередь создает благоприятные условия для почвенного питания растений.

Каждый экологический фактор характеризуется *определенными количественными показателями*, в частности, силой и диапазоном действия.

Диапазон действия фактора определяется как отрезок (амплитуда, размах) действия фактора, выражающий пределы выносливости, конкретные для каждого организма (вида, особи), а **сила** — степень интенсивности действия фактора.

При этом каждый фактор имеет начальную «нижнюю» границу, т.е. порог включения фактора, и конечную «верхнюю» границу действия фактора.

В условиях, близких к пороговому действию фактора, организмы чувствуют себя угнетенно, они могут жить, расти, но не достигают полного развития, не плодоносят. Поэтому в условиях, где проявляется минимальное или избыточное количество действующих начал фактора, находится зона угнетения в проявлениях свойств организмов. Угнетающее действие фактора проявляется и при минимальной, и при максимальной интенсивности, обуславливая в этих случаях зоны пессимума (лат. *pessimus* — очень плохой). Если действие фактора выходит за определенные минимально или максимально возможные для вида пределы (за порог), то организмы погибают. Губительное значение фактора называют критической точкой или порогом, за пределами которого жизнь данного организма невозможна.

Зоны количественного выражения фактора, отклоняющихся от оптимума, но не нарушающих жизнедеятельность организмов, характеризуются как зона нормы. Существование в условиях за пределами оптимума требует определенных затрат энергии у организма и чем дальше от зоны оптимума, тем больше тратится энергии на поддержание существования. Если в зоне оптимума энергия расходуется лишь на процессы метаболизма, то в зоне нормы и, особенно в зонах угнетения, большая трата энергии идет на адаптацию, что сопровождается ограничением возможных норм жизнедеятельности организма.

В действии каждого фактора есть определенная (наиболее благоприятная) мера влияния, в пределах которой:

- *возрастает жизнеспособность,*
- *ускоряются процессы роста и развития,*
- *увеличивается численность вида и др.*

Такая зона называется зоной оптимума (лат. *optimus* — наилучший). Зона оптимума часто находится в условиях средней силы воздействия фактора. На этой основе реакции ви-

дов на оптимальную зону действия экологического фактора был сформулирован «закон оптимума»:

Любой экологический фактор имеет пределы (зону) положительного влияния на живые организмы

В конце XIX века немецким химиком был сформулирован «закон минимума» или «закон Либиха», который гласит:

Интенсивность биологических процессов зависит от любого фактора, имеющегося в минимальном количестве

Комментарий. Закон оптимума и минимума имеют большое практическое значение. Нет всецело положительных или отрицательных факторов, все зависит от их дозировки. Все формы влияния среды на организмы имеют сугубо количественное выражение. Существует прямая зависимость интенсивности жизнедеятельности от степени выраженности любого экологического фактора. Чтобы управлять жизнедеятельностью вида, следует, прежде всего, не допускать выхода различных экологических факторов за их критические значения и стараться выдерживать зону оптимума. Это очень важно для растениеводства, животноводства, лесного хозяйства и вообще всех областей взаимоотношения человека с живой природой. Это же правило относится и к самому человеку, особенно в области медицины. Важно отметить, что для каждого вида оптимальные дозировки факторов различны. То, что хорошо для одного организма, вида, может быть пессимумом или выходить за критические пределы для другого.

Пример, семена овса прорастают при температуре в 3-5 °С, а семена перца прорастают лишь в тепле, при температуре 20 °С; рис выращивают на полях, залитых водой, а пшеница в таких условиях вымокает и погибает.

1.2. Закон относительной независимости действия каждого фактора

Естественно, что оптимум одного какого-то фактора, например света, не создает такого же оптимума по отношению к другим факторам среды (например, к влаге). Эта закономерность лежит в основе формулирования закона относительной независимости действия каждого фактора, согласно которому:

Высокая адаптированность к одному из экологических факторов не даёт такой же степени приспособления к другим условиям жизни

Комментарий. Этот закон свидетельствует, что в природе нет двух видов с полным совпадением оптимумов и критических точек по отношению к набору факторов среды. Если виды совпадают по устойчивости к одному фактору, то обязательно разойдутся по устойчивости к другому.

Величина диапазона оптимума, так же как и размеры всей зоны действия фактора, позволяют судить о **толерантности** (от лат. *tolerantia* — терпение), т.е. о **пределах выносливости вида по отношению к данному фактору среды**.

В связи с этим различают высоко выносливые виды, способные существовать в условиях широкого диапазона действия фактора (например, света) и виды, способные жить лишь в условиях мало меняющегося действия этого фактора. Организмы, относящиеся к первой группе, называются **эврибионтами** (от греч. *eury* — широкий, всякий) или широкоприспособленными, вторые — **стенобионтами** (греч. *stenos* — узкий, ограниченный) или узкоприспособленными.

Виды с узким диапазоном устойчивости относят к разряду специализированных. Обычно они живут в таких условиях, где эти факторы варьируют очень слабо.

Пример Глубоководные рыбы (удильщики) живут при постоянной температуре воды, а степные растения — при постоянно яркой освещенности.

Виды с широким диапазоном устойчивости способны жить в условиях, где факторы среды варьируют очень сильно.

Пределы выносливости живых организмов между критическими точками в диапазоне действия фактора называют **экологической валентностью** или **экологической индивидуальностью** видов.

Интервал значений экологических факторов, который выбирают организмы вида (популяции) для своего существования (если возможен такой выбор), из всего диапазона действия этого фактора называют **преферендумом**. Преферендум обычно определяется экспериментальным путем, изредка по наблюдениям в природных условиях.

Комментарий. Незнание закона экологической индивидуальности видов, например в сельскохозяйственном производстве, может привести к гибели живых организмов, если при использовании минеральных или недостаточно переработанных органических удобрений, ядохимикатов будут внесены эти вещества в избыточных количествах, не считаясь с индивидуальными потребностями живых организмов каждого вида.

1.3. Закон совокупного действия факторов

Закон совокупного действия факторов Бауле-Тинеманна заключается в том, что

Экологические факторы обычно действуют не поодиночке, а целым комплексом, а результат влияния любого экологического фактора на жизнедеятельность организмов во многом зависит от того, в какой комбинации и с какой силой действуют в данный момент и другие факторы. При этом действие одного какого-либо фактора зависит от уровня действия других.

Сочетание с разными факторами сказывается на проявлении оптимума в свойствах организма и на пределах их существования. При этом совокупность факторов воздействует сильнее всего на те фазы развития организмов, которые имеют наименьшую экологическую валентность — минимальную способность к приспособлению.

1.4. Закон незаменимости фундаментальных факторов

Закон «незаменимости фундаментальных факторов» по В.Р. Вильямсу, 1949:

Действие одного фактора не заменяется действием другого

Но при комплексном воздействии среды можно видеть нередко «**эффект замещения**», проявляющийся в сходстве результатов воздействия разных факторов. В.В. Алехин назвал это «**правилом замещения экологических условий**», когда любое условие внешней среды лишь в некоторой степени может замещаться другим.

Пример, свет не может быть заменен избытком тепла или обилием углекислого газа, но, действуя изменениями температуры, можно приостановить фотосинтезирование растений или активность у животных и тем самым создать эффект паузы, как при коротком дне, а удлив активный период — создать эффект длинного дня. Поэтому, если нет возможности изменить ограничивающий фактор, часто можно добиться смягчения его действия, изменяя другие. В сельском хозяйстве эти приемы входят в нормы агротехники.

Пример, добавочное рыхление почвы снижает испарение почвенной влаги, так как нарушает сеть мелких пор, по которым из почвы легко испаряется влага.

Однако здесь происходит не замещение одного фактора другим, а проявляется сходный биологический эффект, вызванный изменениями количественных показателей других экологических факторов, действующих в комплексе друг с другом. Это явление широко используется в настоящее время в растениеводческой и животноводческой практике.

Пример, в теплицах для получения продукции создают подогрев и повышенное содержание углекислого газа и влаги в воздухе, чем отчасти компенсируется нехватка света в зимнее время.

В природе трудно отделить действие одного фактора от другого, поэтому организмы всегда испытывают их совместное влияние.

Пример, солнечный свет, освещая поверхность какого-либо тела, одновременно нагревает его, нагревание сопровождается испарением влаги, причем все это переменчиво и зависит от многих других факторов: рельефа и экспозиции, состояния атмосферы, движения воздуха (ветра), времени суток и сезона года, солнечной активности, присутствия растительности или крупного водоема.

В комплексном действии факторы по своему воздействию неравноценны для организмов. Одни среди них выступают ведущими (главными), другие — фоновыми (сопутствующими, второстепенными).

Ведущими считаются те, что особенно необходимы организмам. Ведущие факторы различны для разных организмов, даже если они живут в одном месте. В роли ведущего фактора на разных этапах жизни организма (в его онтогенезе) могут выступать то одни, то другие элементы среды.

Пример, в жизни многих культурных растений, например злаков, в период прорастания ведущим фактором является температура, в период колошения и цветения — почвенная влага, в период созревания — количество питательных веществ и влажность воздуха.

Роль ведущего фактора в разное время года может меняться.

Пример, Если в пробуждении активности у птиц (синицы, воробья) в конце зимы ведущим фактором является свет, в частности длина светового периода дня, то летом его действие становится равнозначным температурному фактору. Ведущий фактор может сменяться в разные периоды жизни организмов. Так для медуницы, чины весенней и ряда других ранневесенних растений в период цветения ведущим фактором является свет и опылители, а после отцветания — влага и достаток питательных веществ.

Ведущий фактор может быть неодинаков у одних и тех же видов, но живущих в разных физико-географических условиях; например, активность комаров, мокрецов, мошек в теплых районах определяется комплексом светового режима, тогда как в более суровых климатических условиях, на севере — изменениями температуры.

1.5. Закон ограничивающих факторов

Понятие о ведущих факторах нельзя смешивать с понятием об ограничивающих факторах. Ограничивающим обычно называется тот фактор, который в своем проявлении очень сильно отклонился от нормы (безразлично — в сторону максимума или минимума) и вышел за пределы диапазона выносливости вида. Ограничивающее действие фактора будет проявляться и в том случае, когда другие факторы среды благоприятны или даже оптимальны.

Данная закономерность легла в основу формирования важных экологических обобщений: «Закона ограничивающих (лимитирующих) факторов» (Ф. Блэкман, 1909) и «Закона толерантности» (В. Шелфорд, 1913). В первом в качестве ограничивающего названо лишь максимальное значение фактора. Закон толерантности несколько полнее

Ограничивающим считает как максимум, так и минимум экологического воздействия, диапазон между которыми определяет величину выносливости (толерантности) организма к этому фактору

Этот закон расширил и уточнил широко известный закон минимума, сформулированный в 1840 г. Ю. Либихом, подчеркнув, что выносливость определяется самым слабым звеном в цепи экологических потребностей организма. В роли ограничивающего фактора могут выступать и ведущие, и фоновые экологические факторы.

Вопрос 2. Периодичность действия факторов

При выявлении экологической роли факторе важно учитывать ***регулярность действия фактора***, т.е. ***напряженность действия фактора в течение года, сезона и суток, его продолжительность и частоту повторения***.

Обычные, регулярно повторяемые даже очень сильные колебания в действии фактора не оказывают губительными, тогда как случайные, в том числе и кратковременные, действия вызывают серьезные изменения, приводящие организм к угнетению и даже гибели.

Пример, у видов, приспособленных к жизни в районах регулярных сезонных изменений в проявлении факторов, с наступлением осени (под действием сокращения длины дня, снижения температур) начинается период подготовки к зимованию, так называемое «закаливание», в результате чего организмы приобретают целый ряд свойств, обеспечивающих им зимостойкость и морозостойкость. Это и накопление особых питательных веществ, и обезвоживание тканей, и выработка особого ритма дыхания, изменения в поведении, и многое другое. Тогда как внезапное наступление заморозков среди теплого времени года, представляющееся как случайное, исключительное явление, организмы встречают неподготовленными. У растений, например, при этом может произойти обмерзание листьев, цветков, а то и всего растения. Так, брусника, в зимнее время способная выдержать морозы до -22° , летом гибнет при температуре -3°C .

В действии всех экологических факторов на планете наблюдается ***периодичность***, связанная со **1)** временем суток, **2)** сезонами года, **3)** морскими приливами и **4)** фазами Луны. Эта периодичность обусловлена космическими причинами:

- движением Земли вокруг своей оси,
- движением Земли вокруг Солнца,
- взаимодействием с Луной.

Комментарий. Дело в том, что причиной, т.е. первичным периодическим фактором, обуславливающим закономерную смену дня и ночи, так же как и сезонные изменения, является движение Земли вокруг своей оси и по орбите вокруг Солнца. Закономерное изменение положения Земли по отношению к Солнцу обуславливает разную продолжительность освещенности земной поверхности в различных географических зонах. Оно сопровождается регулярными изменениями длины светлой части суток («длина дня»). Это происходит в жестко регламентированном режиме, который определяется астрономическими процессами, на свойства которых никак не могут повлиять какие-либо земные события.

2.1. Фотопериодизм.

Именно свет, точнее — фотопериод (греч. *photos* — свет и *periodos* — круговращение, чередование), т.е. соотношение светлого (длина дня) и темного (длина ночи) периодов суток служит сигнальным фактором, который определяет изменение активности (периоды активности и покоя), периоды размножения, миграции и линьки у животных; периоды биологической активности у растений.

Укорочение длины светлой части суток служит организмам сигналом о приближении зимы, так как за сокращением длины дня в умеренной зоне Земли всегда следует похолодание на длительное время. Такое изменение длины дня происходит строго по космическим законам движения нашей планеты.

Комментарий. Соотношение светлой и темной части суток — фотопериод является наиболее устойчивым, регулярно повторяющимся в четко заданном, постоянном ритме, действующим на протяжении очень длительного (астрономически длительного) времени. Поэтому «фотопериод», отмечает И.А. Шилов, «наиболее устойчив в своей динамике, автономен и не подвержен другим земным влияниям». Только на экваторе, где продолжительность дня и ночи не меняются по сезонам, ведущее значение приобретают другие факторы. Жизнь на Земле приспособлена к этому постоянно существующему ритму изменения условий внешней среды, что и проявляется в изменениях состояния, поведении организмов. Вегетация растений, листопад, зимний покой, размножение животных, их миграции, спячки, нагуливание жиров — примеры явлений, обусловленных сезонами года. Смена дня и ночи вызывают изменения активности у животных, скорости фотосинтеза — у растений.

Регулярность действия экологических факторов способствует развитию приспособленности у организмов (видов) по отношению к этим факторам среды. Приспособленность к периодическим изменениям внешней среды выражается не только в непосредственной реакции на изменение ряда факторов, но и в наследственно закрепленных внутренних суточных и сезонных ритмах. В сезонных перестройках жизнедеятельности у большинства видов большое значение имеет фотопериод, т.е. соотношение светлого и темного периодов суток.

Реакцию организмов на изменения длины «светового дня» называют фотопериодизмом (греч. *photos* — свет и *periodos* — чередование).

Комментарий. Изменение длины светового дня является единственным точным сигналом приближения зимы или весны, когда изменится весь комплекс факторов внешней среды. Погодные же условия обманчивы. Поэтому большинство растений, например, реагируя на длину светового дня, не распускают листву в зимние оттепели и не переходят к листопаду при краткосрочных

летних заморозках. Зацветают растения тоже при определенной длине светового дня. Цветение растений является одним из проявлений фотопериодизма. С этим часто сталкиваются в сельском хозяйстве. Поэтому среди растений важно различать *короткодневные* и *длиннодневные* виды или сорта. Длиннодневные растения сформировались и распространены в основном в умеренных и приполярных широтах, а короткодневные — в областях ближе к экватору.

Способность воспринимать длину дня и реагировать на нее широко распространена и в животном мире. У животных фотопериодизм определяет

- *плодовитость,*
- *поведение,*
- *сроки брачного периода,*
- *миграции,*
- *переход к зимней спячке.*

В явлениях фотопериодизма проявляется сигнальное значение фактора света на организмы. Соотношение светлого и темного периодов суток в разные сезоны года как сигнал заранее предупреждает о предстоящих существенных изменениях в природе, подготовка к которым требует времени. Поэтому необходимые физиологические перестройки у животных и растений успевают совершиться заранее.

У многих организмов, например ночных обитателей северных широт, выявлена периодичность колебания численности, соответствующая лунному циклу — лунный месяц насчитывает 28 суток (лунные сутки — 24, 8 ч), длина лунного дня — 12, 4 ч. Ритмы, обусловленные воздействием Луны, выявлены у многих морских организмов (некоторых рыб, червей, медуз, губок и простейших).

Пример. Отмирание и вегетативное возобновление таллома бурых морских водорослей проявляется в сезонных лунных циклах. Они широко представлены у некоторых видов рыб, червей, медуз, губок и простейших.

Пример. В соответствии с лунным циклом, в периоды полнолуний морские губки выпускают в водную среду свои половые продукты, которые как дым рассеиваются в толще вод. К определенным фазам Луны приурочено созревание половых продуктов у ряда видов многощетинковых червей (например, палоло — черви из сем. Eunicidae, достигающие в длину до 1 м), обитающих в сообществах коралловых рифов тропических теплых вод Тихого океана. В дни полнолуния (только в октябре и ноябре) у этих червей происходит *эпитокия* (резкое изменение в строении задней части тела, содержащей половые продукты), после чего видоизмененные задние части тела отрываются, всплывают на поверхность воды и там рассеивают мужские и женские половые клетки. Местные жители хорошо знают эти сроки появления на поверхности вод океана частей тела палоло, ловят их в большом количестве, употребляют в пищу как лакомство и заготавливают впрок. Такое же явление наблюдается в мелководных морях Юго-Восточной Азии в феврале. В году всего только в один февральский день в полнолуние индонезийцы собирают в воде лакомое для них «नियाли» — всплывшие половые продукты многощетинкового червя из сем. nereid (Nereidae).

Годичные и суточные лунные ритмы отражаются также на физиологии и поведении ряда наземных организмов.

Пример. у некоторых видов летучих мышей, у ряда тропических млекопитающих (ночной обезьяны), у сумеречных и ночных насекомых они проявляются в определенной активности поведения. То же наблюдается в приполярных районах у зайцев, полярных сов, леммингов.

2.2. Приливные (приливо-отливные) ритмы

Особая ритмика наблюдается у обитателей приливо-отливной зоны морей. Приливо-отливные ритмы морей и океанов обусловлены периодичностью приливов, соответствующих лунному дню (12,4 ч). Вода поднимается и спадает два раза в сутки, жестко в одно и то же время, характерное для каждого побережья.

Приливо-отливные ритмы свойственны многим морским животным и растениям прибрежной зоны. Они проявляются в периодичности:

- подвижности животных,
- вертикального распределения планктона в толще воды,
- раскрытии створок у моллюсков,
- активности и отдыха (сна) у животных.

Пример, у берегов Красного моря вода поднимается и спадает два раза в сутки с периодом 12 ч 15 мин. На время отлива двустворчатые моллюски плотно сжимают свои ракоины и перестают питаться, рачки и крабы, офиуры, даже некоторые рыбы прячутся в ил и норы. С наступлением прилива эти животные выползают из укрытий и ведут активный образ жизни, взаимодействуя с окружающей их средой. Характерно, что во время дневных приливов животное население ведет себя более активно, чем во время ночных приливов. Приливные ритмы нередко сохраняются у обитателей аквариумов, что указывает на их эндогенную природу.

2.3. Правило экологической индивидуальности

Все изменения факторов среды вызывают специфические адаптации у организмов. Поскольку в естественной среде факторы находятся в непрерывном изменении, то организмы вынуждены приспосабливаться (адаптироваться) к этим постоянно изменяющимся условиям жизни. Эти адаптации проявляются в виде **приспособленности** (эволюционное свойство, приобретенное видом) и **приспособляемости** (сиюминутное свойство, проявляющееся у особи в пределах ее нормы реакции). Двух идентичных видов в природе не существует. Каждый вид живых организмов адаптируется по-своему. Эта закономерность выражается **правилом экологической индивидуальности во взаимосвязи организма и среды**.

Вопрос 3. Средообразующее действие организмов

Необходимо отметить, что экологические факторы, оказывая воздействие на живые организмы, сами находятся под постоянным воздействием организмов, т.е. воздействием **биотических** факторов.

Пример. Так, в лесу из-за средообразующей (эдификаторной) деятельности растений всегда наблюдается иной температурный режим, иная яркость света и влажность по сравнению с этими факторами на территории рядом с лесом. Известно, что летом в лесу всегда прохладнее, чем на открытом месте, нет ветра, кроны деревьев задерживают капли дождя. Зимой, наоборот, в лесу несколько теплее (из-за теплоотдачи стволов, нагреваемых солнцем), задержано больше снега.

Изменения, производимые растениями (фитогенное воздействие), влияют не только на среду внутри самого леса, но оказываются существенными в создании условий среды близлежащих районов. Этим нередко пользуются на практике.

Пример. Так, лесопосадки в степных и лесостепных зонах приводят к заметному изменению климата, почв, режима влажности не только в пределах самого искусственно созданного лесного биогеоценоза, но и за его пределами — в прилегающих полях в связи с ветроломным свойством лесных полос поля оказываются защищенными от сильных летних и зимних ветров, там скапли-

вается больше снега. Это в свою очередь способствует сокращению глубины промерзания почвы. В межполосных полях почва всегда бывает лучше увлажненной, без резких колебаний в водоснабжении в течение лета, что влечет за собой изменения качественного состава почвы.

Большое средообразующее действие оказывают животные (зоогенное воздействие), в том числе черви, муравьи, кроты, копытные и другие.

Пример. Бобры лишь своей строительной деятельностью (плотины, запруды) в небольших реках не только производят изменения в водоемах, где они меняют скорость течения воды, изменяют глубину, усиливают отложение ила, обогащают минеральными солями, но и оказывают весьма существенные влияния на условия близлежащих сухопутных местообитаний: создается более высокий уровень грунтовых вод, что сказывается на состоянии растений, изменяется состав почвенного населения и всей растительности. Питаясь главным образом осинкой и ивой, бобры способствуют смене биоценозов.

Подобных примеров много. Практически всегда в природе имеем среду, чрезвычайно зависимую от биотических факторов — деятельности самих организмов, населяющих ее, и изменяемую ими. Это существенно сказывается на проявлении свойств всех экологических факторов.

Влияние экологических факторов у организмов обычно сказывается на физиологических процессах, но выражается оно не только в **1)** изменении их внутренней среды и в **2)** обменных процессах в клетках, проявляется оно и **3)** в скорости роста, **4)** скорости развития, **5)** в продолжительности жизни, **6)** плодовитости, **7)** в формообразовательных процессах организмов, **8)** определяет границы распространения популяций и видов и **9)** обуславливает их вхождение в биогеоценозы.

Пример. Своеобразие свойств организмов, выработавшееся под влиянием какого-либо фактора среды, например от влажности или от интенсивности освещения, выражает понятие «**экологическая группа**». Так по отношению к яркости освещения различаются экологические группы: *светлюбивые* (гелиофилы или фотофилы), *тенелюбивые* (сциофилы), темнлюбивые (фотофобы) и *теневыносливые*; по отношению к влаге: *сухлюбые* (ксерофилы), *водлюбые* (гидрофилы), *влажлюбые* (гигрофилы) и предпочитающие умеренную влажность (мезофилы); *снеглюбые* (сционофилы); по отношению к теплу: *тепллюбые* (термофилы), *холодлюбые* (психрофилы), а также *морозостойкие*, *жаростойкие*. Имеются виды, предпочитающие жить в сыпучих песках (псаммофилы) или среди каменистых россыпей, на скалах, на сильно обдуваемой ветром поверхности; в местах с повышенным содержанием соли (галофилы) и др.

Во всех этих случаях представители той или иной экологической группы имеют свои адаптивные свойства, которые проявляются у организмов:

- в анатомии,
- в морфологии,
- в физиологии,
- в поведении;
- в ритмике – суточной и сезонной;
- в географии (распространении).

Комментарий. Однако экология не замыкается на рассмотрении лишь экологических свойств и их проявлений у организмов. Экология рассматривает жизнь с позиции разных структурных уровней, поэтому и в рассмотрении действия экологических факторов она исходит из этих уровней, по-своему в каждом случае: как проявляется зависимость особей (организмов) от действия факторов, или как зависит существование популяций (как групп особей) и их видов от факторов среды, или — природных сообществ (как совокупностей популяций различных видов), или, на-

конец — биосферы (как совокупности всех биогеоценозов планеты). На каждом уровне проявления жизни, действие экологических факторов обеспечивает проявление особых ее свойств. Например, на уровне организма (особи) приспособленность проявляется в морфологических, физиологических, поведенческих реакциях в пределах их нормы реакции, а на популяционно-видовом — в изменении численности, плотности, выживаемости, на уровне природных сообществ — в их устойчивости, динамике развития, смене (сукцессии). Соприкасаясь со смежными дисциплинами, экология вбирает достижения физиологии, этологии, генетики, цитологии, антропологии, биохимии, климатологии, геоморфологии, биофизики и других для раскрытия представлений о процессах жизни на Земле в зависимости от условий

В природе живые существа всегда испытывают на себе совместное действие целого комплекса разнообразных экологических факторов. На них одновременно влияют взаимозависимые друг от друга свет, влажность, температура, живущие по соседству организмы и многое другое. Факторов, экологически важных в жизни организмов в природе очень много. В следующей теме рассмотрим лишь некоторые, главнейшие из них.

Тема 3

ВАЖНЕЙШИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ **И ОБЩЕЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЕ ОБ АДАПТАЦИЯХ К НИМ** **(АДАПТИВНАЯ МОРФОЛОГИЯ ОРГАНИЗМОВ)**

Лекция 3.1. Многообразие абиотических факторов

Лекция 3.2. Свет и его экологическое значение

Лекция 3.3. Вода и ее экологическое значение

Лекция 3.4. Температура и ее экологическое значение

Лекция 3.5. Радиация как экологический фактор

Лекция 3.6. Биотические факторы

Лекция 3.7. Антропогенные факторы

Лекция 3.1. Многообразие абиотических факторов

Вопрос 1. Понятие об абиотических факторах

Вопрос 2. Представление о климате как факторе

Вопрос 1. Понятие об абиотических факторах

Абиотическими факторами называются все элементы неживой природы, влияющие на организм.

Среди них наиболее важными являются свет, температура, влажность, воздух, минеральные соли и многие другие, часто объединяемые в группы факторов:

- климатические,
- почвенные,
- орографические,
- геологические и др.

В природе трудно отделить действие одного абиотического фактора от другого и организмы всегда испытывают их совместное влияние.

На суше важными лимитирующими экологическими факторами являются свет, температура, вода.

В водной среде (например, *в море*), таковыми выступают свет, температура и соленость. В *пресных водоемах* основную роль может играть содержание кислорода. Все эти физические условия существования могут быть не только *лимитирующими* факторами, но и *регулирующими*, т. е. оказывающими адаптационное влияние.

Однако, несмотря на значимость этих физических факторов, нельзя считать, что свет, температура и влага действуют независимо друг от друга (*вспомните правило комплексного действия факторов*). Их воздействие всегда взаимосвязано, действие одного из них проявляется сильнее под влиянием другого или сказывается слабее.

Пример, температура проявляет свое заметное лимитирующее действие на организм, если режим влажности близок к критическому (т. е. влажность мала или очень велика) (*вспомните правило лимитирующих факторов*).

В то же время при оптимальном режиме влажности, например растения, способны долго выдерживать температуры, близкие к пороговым (*вспомните правило оптимума*).

Вопрос 2. Представление о климате как факторе

Учитывая взаимозависимость климатических факторов, некоторые экологи настаивают на рассмотрении климата как отдельного физико-химического фактора.

Комментарий. Именно от целостного климата, по мнению саратовского ученого В.Г. Мичурина (1991), зависят происхождение биологического разнообразия, его эволюция, распространение видов, сложение экосистем, их вариативность и приемы рационального природопользования.

Климат обычно понимается как сочетание физических и химических характеристик окружающей среды. Вместе с тем его надо рассматривать как энергетическую систему и энергетический фактор жизни.

Энергия климата работает как *испаряющая* и *циркуляционная* системы Земли, создавая перенос воды и газов атмосферой, увлажняя какие-то территории, выравнивая температурный и газовый состав атмосферы, меняя атмосферное давление, создавая экстремальные и благоприятные условия для биосистем.

При этом климат обладает очень важным свойством — *периодическим динамизмом* (*суточным, годичным, разногодичным, историческим* и др.), который действует на все неорганические и биологические системы, способствует их развитию и заставляет адаптироваться к нему.

Определенная *стабильность климата*, свойственная регионам, сочетающаяся с *непрерывным периодическим динамизмом* влияет на обменные процессы в биосистемах, закрепляя их в особых ритмах. При этом движущим элементом выступают не только благоприятные регулярно действующие свойства климата, но и отклонения его от средней нормы, обуславливая волнообразный характер протекания и развития жизни.

Комментарий. Согласно утверждениям С.И. Бараша (1994) вся эволюция живого на Земле, в том числе и эволюция рода Человек (Ното), является функцией климата планеты, с приоритетным на него влиянием Космоса. В своей книге С.И. Бараш обосновывает существование корреляции важнейших характеристик и параметров живой и неживой природы со 100-тысячелетним ритмом в изменении климата нашей планеты. При этом как закономерность он утверждает, что главной силой — «дирижером» (т.е. регулятором) климата являются 100-тысячелетние циклы экстремальных значений *эксцентриситета* орбиты Земли, происходящие под циклическим

влиянием многочисленных гравитационных сил Космоса. В таком изменчиво-постоянном состоянии климата на Земле живые организмы, соответственно налаживая свои физиологические и морфообразовательные процессы, приспосабливаются к разнообразным (многотысячелетним, годичным, суточным и др.) колебаниям условий внешней среды или вымирают.

Однако климат даже в бытовой трактовке как «погода» включает в себе комплекс физико-химических, энергетических, биологических и других факторов. Поэтому при всей справедливости утверждений о значимости экологических свойств климата в интерпретации воздействий окружающей среды, все же трудно определить, **что** же именно оказывает то или иное конкретное влияние. Потому и климатологи часто «*пофакторно*» исследуют природные явления, чтобы выявить свойство самого климата и его влияние на живые системы.

Процесс существования живых организмов в окружающей среде постоянно сопровождается появлением приспособлений, способствующих сохранению видов, к переживанию неблагоприятных условий среды.

Процесс приспособления живых организмов к окружающей среде, и конкретно к абиотическим экологическим факторам, весьма сложный, многогранный и в то же время единый. Чтобы оценить роль того или иного экологического фактора и функции отклика свойств организмов на его действие в комплексном влиянии среды, обычно факторы для удобства их изучения рассматриваются по отдельности.

Лекция 3.2. Свет и его экологическое значение

Вопрос 1. Свойства света как экологического фактора

Вопрос 2. Отклик свойств организмов на действие фактора «свет»

Вопрос 1. Свойства света как экологического фактора

Среди многочисленных факторов свет, как носитель солнечной энергии, является одним из основных. Без него невозможна фотосинтетическая деятельность зеленых растений, в то же время прямое воздействие света на цитоплазму смертельно для организма. Поэтому многие морфологические и поведенческие свойства организмов обусловлены действием света.

Понятие «свет» в экологии включает весь диапазон солнечного излучения, представляющий собой поток энергии в пределах длин волн от 0,05 до 3000 нм, где 1 нм (нанометр) равен 10^{-6} мм.

Солнечное излучение — это электромагнитные волны самой разной длины. Это видимый свет и соседние с ним области, а также радиоволны длиной не более 1 см. В этом потоке солнечного излучения различают несколько областей, имеющих разную длину волн и обладающих особым экологическим значением для живых организмов. Эти области излучения представлены в таблице.

Таблица. Состав солнечного излучения

Зоны излучения	Длина волны в нм
Зона ионизирующей радиации	короче 150
Зона ультрафиолетовой радиации (УФ)	150-400
Зона видимого света	400-800
Зона инфракрасной радиации (ИК)	800-1000
Зона дальней инфракрасной радиации	1000-3000

Солнце излучает в космическое пространство громадное количество энергии, и хотя на долю Земли приходится лишь одна двухмиллионная часть солнечного излучения, его хватает на обогрев и освещение нашей планеты.

Лучи с длиной волны короче 290 нм поглощаются слоем озона в атмосфере на высоте 40-50 км. Среди солнечной энергии, проникающей в атмосферу Земли, имеются видимые лучи (их около 45 %), теплые инфракрасные лучи (50 %) и ультрафиолетовые лучи с длиной волны более 290 нм (около 5 %).

Для жизнедеятельности организмов важны качественные признаки света:

- **длина волны** (или цвет),
- **интенсивность** (действующая энергия в калориях)
- **продолжительность воздействия** (длина светового дня).

Видимые лучи (их называют «солнечным светом») состоят из лучей разной окраски, имеющих разную длину волн. Солнечный свет имеет очень большое значение в жизни всего органического мира, так как с ними связана активность животных и растений. Только в условиях видимого света протекает фотосинтез. Пигменты листа поглощают преимущественно видимые лучи от фиолетовых до красных.

Таблица. Длина волны видимых лучей света. Спектр солнечного света

Лучи	Длина волны в им
Ультрафиолетовые	60-390
Фиолетовые	390-450
Синие	450-480
Голубые	480-500
Зеленые	500-560
Желтые	560-580
Оранжевые	580-620
Красные	620-780
Инфракрасные	780 - до 4 000

На спектральный состав света влияет **высота стояния солнца над горизонтом**, а так как она является величиной непостоянной и меняющейся в течение года, то и качество световых лучей в разное время различно.

Пример. При низком солнцестоянии в спектре солнечного спектра почти полностью исчезают фиолетовые и голубые лучи, зато красных по много. Так же значительно меняется состав света в различных биогеоценозах.

Солнечный свет, проходя сквозь густую сеть зеленых листьев древесных и кустарниковых видов растений, многократно преломляется, отражается, поглощается и в виде рассеянного и качественно измененного, с иным спектральным составом достигает травы и почвы, до которых доходят главным образом лишь **зеленые** и **желтые** лучи. Активные **красные** и **оранжевые** лучи в больших количествах поглощенные верхними листьями, практически отсутствуют в припочвенном слое.

Общее количество энергии солнечного излучения, поступающего к Земле, точнее к верхней границе атмосферы, практически постоянно и составляет около **$21 \times 10^{18-20}$ Дж/мин**. Эта величина называется солнечной постоянной.

В то же время поступление солнечной энергии к земной поверхности постоянно колеблется в зависимости от состояния атмосферы, высоты солнцестояния, широты и даже от геоидной формы нашей планеты. Приход энергии солнечного излучения в разные районы Земли определяют климатические условия в этих районах.

Вопрос 2. Отклик свойств организмов (адаптации) на действие фактора «свет»

В жизни организмов важны не только видимые лучи, но и другие виды лучистой энергии, достигающие земной поверхности: ультрафиолетовые и инфракрасные лучи, электромагнитные (особенно радиоволны) и даже проникающие до Земли гамма- и икс-излучение.

Комментарий. ультрафиолетовые лучи с длиной 250-300 нм способствуют образованию витамина D в животных организмах, при длине волны 320,5 нм в коже человека образуется защитный пигмент, а лучи с длиной 200-300 нм оказывают мощное губительное действие на различные микроорганизмы.

Ультрафиолетовые лучи с длиной волны 380-400 нм обладают большой фотосинтетической активностью. Эти лучи, особенно когда они представлены в умеренных дозах, стимулируют рост и размножение клеток, способствуют синтезу высокоактивных биологических соединений, повышая в растениях содержание витаминов, антибиотиков, увеличивают устойчивость растительных клеток к различным заболеваниям. Инфракрасное излучение воздействует на тепловые центры нервной системы животных организмов, осуществляя тем самым у них регуляцию окислительных процессов и двигательные реакции, как в сторону предпочитаемых температур, так и в направлении от них.

Среди всех лучей солнечного света обычно выделяются лучи, которые оказывают влияние на растительные организмы, особенно на процесс фотосинтеза, ускоряя или замедляя его протекание. Эти лучи принято называть **физиологически (фотосинтетически) активной радиацией** (сокращенно — ФАР). Наиболее активными среди ФАР являются оранжево-красные (650-680 нм), сине-фиолетовые (400-500 нм) и близкие ультрафиолетовые (380-400 нм). Меньше всего поглощаются желто-зеленые (500-580 нм) лучи и почти не поглощаются инфракрасные. Среди них лишь далекие инфракрасные, с длиной волны более 1500 нм, принимают участие в теплообмене растений и потому оказывают некоторое положительное воздействие, особенно в местах с низкими температурами.

Пример. Поглощение световой энергии у растений обеспечивается разными пигментами. В зависимости от того, какие из них представлены, растения имеют тот или иной максимум поглощения солнечной энергии. Зеленые пигменты (хлорофиллы *a*, *b*, *c*, *d*) обеспечивают максимум поглощения в красной и сине-фиолетовой части спектра ФАР, каротиноиды поглощают часть сине-фиолетовых лучей, а фикоцианы обеспечивают поглощение в желтой и зеленой части спектра. Эти дополнительные пигменты позволяют организмам более полно использовать поступающую энергию

Имея разную длину волн в своем спектре, свет по-разному действует на организмы. Поэтому в характеристике света как экологического фактора его **состав** имеет весьма существенное значение.

Пример. Опытами было доказано, что гусеницы бабочки медведицы развивались значительно быстрее в садках под фиолетовых стеклом, чем под голубым. В то же время под голубым стеклом гусеницы развивались быстрее, чем под красным. Аналогичное явление отмечается и у растений.

Пример. если очиток розовый, находясь под белым тентом, цветет, то под красным он имеет вытянутую форму и растения, лишь начинают раскрывать бутоны. В это же время экземпляры, находящиеся под зеленым тентом, имеют угнетенный вид — у них слабо развиты стебли и листья, и они, как правило, вообще не переходят к цветению.

Лучи разной окраски хорошо различаются животными, особенно насекомыми.

Пример. Одни насекомые при посещении цветков предпочитают ярко окрашенные красные или желтые (бабочки), другие выбирают белые и голубые (двукрылые). Муравьи, освещенные желтым светом, проявляют большое беспокойство. Пчелы, проявляя повышенную активность к лучам желто-зеленым, зеленым, сине-фиолетовым и фиолетовым, не реагируют на красный, воспринимают его как темноту. Гремучие змеи хорошо ощущают инфракрасную часть спектра и ловят добычу в темноте, ориентируясь на тепловое излучение жертвы.

Интенсивность света, т. е. поступление энергии фактически управляет морфофизиологическими процессами и влияет на количество образования первичной продукции в экосистемах. Отдельные организмы и целые сообщества приспосабливаются к интенсивности света, становясь светолюбивыми или тенелюбивыми, адаптируясь в процессе эволюции к определенной интенсивности освещения. Интенсивность света влияет на активность жизнедеятельности животных, определяя среди них виды, ведущие сумеречный, ночной и дневной образ жизни.

Пример. У большинства растений светлое время суток является периодом их высшей активности, однако имеются виды, цветение которых происходит в темнее время суток.

Ночная красавица (мирабилис), душистый табак открывают цветки около 8 часов вечера, маттиола двурогая — в 21 час, а около 5 часов утра ее цветки закрываются. Только с наступлением полной темноты расцветает ползучий кактус селеноцереус или царица ночи в пустыне Центральной Америки. Характерно, что цветки, открывающиеся на ночь, являются обычно насекомопопыляемыми и потому обладают сильным запахом. Выделение пахучих веществ и нектара у них также происходит лишь с наступлением темноты (закон «экономии в природе»).

Суточный режим активности организмов связан с периодическими изменениями освещенности. Установлено, что сезонная ритмичность в жизнедеятельности организмов определяется не абсолютной величиной дневных и ночных часов, а постепенным сокращением светлой части суток (**фотопериода**), происходящим осенью, и увеличением его весной. В соответствии с этим в действиях всех организмов выработались особые механизмы, реагирующие на продолжительность дня. Они обеспечивают протекание всех процессов жизни у организмов и служат сигналом **сезонных** и **суточных** изменений в их состоянии и поведении.

Пример. Уменьшение светового дня в конце лета ведет к прекращению роста, стимулирует отложение запасных питательных веществ организмов, вызывает у животных осеннюю линьку, определяет сроки группирования в стаи, миграции, перехода в состояние покоя и спячки. Увеличение длины светового дня, наблюдаемое в конце зимы и весной, является фактором, стимулирующим половую функцию и спаривание животных, особенно у птиц и млекопитающих, определяет сроки цветения растений, например, ольхи, орешника, мать-и-мачехи и др.

Вопрос 3. Фотопериодизм у организмов

(см. также: Тему 2 - Лекцию 2.3 - Вопрос 2.1)

Фотопериодизм - реакция организмов на сезонные изменения длины дня

Критическая длина дня – длина светлого периода суток, обеспечивающая переход в очередную фазу развития

Фотопериодическая реакция живых организмов имеет большое приспособительное значение, так как для подготовки к переживанию неблагоприятных условий или, напротив, к наиболее интенсивной жизнедеятельности требуется довольно значительное время.

Способность реагировать на изменение длины светового дня обеспечивает заблаговременные физиологические перестройки приспособленности цикла к сезонным сменам условий. Ритм дня и ночи выступает как сигнал предстоящих климатических изменений климатических факторов, обладающих сильным непосредственным влиянием на живой организм.

Образно говоря – **фотопериодизм – это реакция организма на будущее.**

Закономерное изменение продолжительности освещенности земной поверхности в различных географических зонах повлекло за собой появление приспособленности к жизни в условиях продолжительного и короткого освещения. Длинный день способствует нормальному развитию организмов северных зон, и они обычно называются **длиннодневными**. Подобные группы наблюдаются и у насекомых.

Комментарий. У длиннодневных растений и животных увеличивающиеся весенний и раннелетний дни стимулируют ростовые процессы и подготовку к размножению. Укорачивающиеся дни второй половины лета и осени вызывают торможение роста и подготовку к зиме.

Пример. Морозостойкость клевера и люцерны гораздо выше при выращивании растений на коротком дне, чем на длинном.

Пример. У деревьев, растущих в городах близ уличных фонарей, осенний день оказывается удлинённым, в результате чего они чаще подвергаются обморожению

Пример. Длиннодневные растения: рожь, пшеница, многие луговые злаки, клевер, тысячелистник, смолевка, поповник, цикорий, ирис, фиалки, незабудка и многие другие.

Пример. Длиннодневные животные: Капустная белянка, березовая пяденица, восточная плодожорка и многие другие нормально развиваются лишь в условиях длинного дня.

Организмы, развитие которых протекает нормально при сокращенном световом дне, называются **короткодневными**.

Пример. Короткодневные растения: относятся виды, являющиеся выходцами из южных районов. Это гречиха, просо, подсолнечник, топинамбур, георгин, золотой шар, молочай, астры, хризантемы и другие.

Пример. Как показали исследования, короткодневные растения особенно чувствительны к фотопериоду, так как длина дня на их родине меняется в течение года мало, а сезонные климатические изменения могут быть очень значительными. Тропические виды фотопериодическая реакция подготавливает с сухому и дождливому сезонам.

Некоторые сорта риса в Шри-Ланке, где общее годовое изменение длины составляет не более часа, улавливают даже ничтожную разницу в светлом ритме, что определяет время их цветения.

Пример. Короткодневные животные: совки, цикадки, цикады, тутовый шелкопряд, саранча.

Фотопериодизм насекомых может быть не только прямым, но и опосредованным.

Пример. У капустной корневой мухи зимняя диапауза возникает через воздействие качества пищи, которое изменяется в зависимости от физиологического состояния растения.

Фотопериодизм растений и животных – наследственно закреплённое, генетически обусловленное свойство.

Зная реакцию видов на фотопериод, можно влиять на сроки развития организмов. Для практических целей длину светового дня изменяют при выращивании культур в закрытом грунте, управляя продолжительностью освещения, увеличивая яйценоскость кур, регулируют размножение пушных зверей.

Например, давая зимой дополнительное освещение лесной кунице, можно на четыре месяца сократить ее сроки спаривания и рождения детенышей: Можно ускорить или замедлить цветение растений, развитие насекомых и других животных. Увеличив освещение короткодневных насекомых, можно замедлить развитие гусениц, с укорочением дня — ускорить прохождение стадий личинки и куколки. Продолжительное освещение короткодневных растений приводит к усиленному росту их вегетативных частей — стеблей, листьев, усилению ветвления, но цветение, созревание плодов при этом задерживается.

Конечно, в проявлении суточной и сезонной активности организмов принимают участие многие факторы (например, температура, влажность), но влияние света, особенно продолжительность светового дня и его интенсивность, имеет ведущее значение. Именно *фотопериод* является сигналом для протекания физиологических и биохимических процессов у организмов в разное время суток и года.

Световой режим любого местообитания определяется:

- интенсивностью прямого и рассеянного света,
- количеством света (годовой суммарной радиацией),
- спектральным составом света (качеством и количеством поступающей энергии)
- отражательной способностью поверхности, на которую падает свет.

Средние многолетние сроки развития организмов определяются, прежде всего, климатом местности, именно к ним приспособлены реакции фотопериодизма. Отклонение от этих сроков обуславливаются погодной обстановкой. При изменении погодных условий сроки прохождения отдельных фаз могут в определённых пределах изменяться. Это особенно сильно проявляется у растений и пойкилотермных животных.

Пример. Растения, не набравшие необходимой суммы эффективных температур, не могут зацвести даже в условиях фотопериода, стимулирующих переход в генеративное состояние.

В Подмоскowie берёза зацветает в среднем 8 мая при накоплении суммы эффективных температур 75 градусов. Однако в годовых отклонениях сроки её зацветания изменяются от 19 апреля до 28 мая. Гомойотермные животные отвечают на особенности погоды изменением поведения, сроков гнездования, миграций.

Фенология – наука (прикладная отрасль экологии), изучающая закономерности сезонного развития природы

Световой режим местообитания зависит от:

- географического местоположения местообитания
- высоты местообитания над уровнем моря

- рельефа местообитания и экспозиции
- состояния атмосферы (облачность и т.д.)
- времени суток и сезона года
- затенённости местообитания растительностью
- антропогенности ландшафта
- солнечной активности (11-летний солнечный ритм)
- глобальных изменений в атмосфере
- фаз луны и силы лунного света.

Пример. Согласно биоклиматическому закону Хопкинса, выведенному им применительно к условиям Северной Америки, сроки наступления различных сезонных явлений (фенодат) различаются в среднем на 4 дня на каждый градус широты, на каждые 5 градусов долготы и на 120 м высоты над уровнем моря, то есть чем севернее, восточнее и выше местность, тем позже наступление весны и раньше наступление осени.

Пример. На территории Европы сроки наступления сезонных событий изменяются на каждый градус широты не на 4, а на 3 дня. Соединяя на карте точки с одинаковыми фенодатами, получают изолинии, отражающие фронт продвижения весны и наступления очередных сезонных явлений. Это имеет большое значение для планирования многих хозяйственных работ.

По отношению к световому режиму выделяют экологические группы растений:

- светлюбивые (гелиофилы или гелиофиты)
- тенелюбивые (сциофилы или сциофиты)
- теневыносливые (факультативные гелиофилы).

По предпочтению светового режима выделяют экологические группы животных:

- дневные животные
- ночные животные
- сумеречные животные

Лекция 3.3. Вода и её экологическое значение

Вопрос 1. Свойства воды как экологического фактора

Вопрос 2. Адаптации организмов к режиму влажности

Вопрос 3. Адаптации организмов к режиму влажности

Вопрос 1. Свойства воды как экологического фактора

В жизни организмов вода выступает как важный экологический фактор. Известно, что без воды жизни нет. Живых организмов, не содержащих воду, на нашей планете не найдено. Все процессы питания, дыхания, выделения, т.е. обменные процессы протекают только с участием воды. Необходимое количество, требуемое организмами, часто является ограничивающим фактором в жизнедеятельности вида, обуславливающее его расселение и численность.

Говоря об экологическом действии воды в *сухопутной среде*, важно учитывать:

- количество воды;
- физическое состояние воды: жидкая, капельножидкая, парообразная или твердая (в виде снега, льда или града);
- особенности распределения на суше и насыщение водяными парами воздуха;
- влажность почвы (или другого субстрата);
- глубину залегания воды в почве;
- особенности распределения влаги в течение года — в зимнее или летнее время.

Все эти показатели характеризуют экологический фактор «вода».

Для сухопутных организмов очень важна влага, содержащаяся в воздухе.

Влажность воздуха — это содержание в воздухе водяного пара. Наиболее богаты влагой нижние слои атмосферы (1,5-2,0 км), где концентрируется примерно половина всей влаги. Содержание влаги в воздухе зависит от температуры последнего. При определенной температуре существует определенный предел насыщения воздуха парами воды. Этот предел называют **максимальным насыщением**, оно выражает в граммах массу водяных паров, способную полностью насытить 1 куб. м воздуха.

Обычно содержание паров в воздухе не достигает максимального насыщения. Физическое насыщение воздуха парами воды в данный момент и при данной температуре, выраженное в паскалях или миллиметрах ртутного столба, называют **абсолютной влажностью**.

Помимо абсолютной влажности воздуха, представляющей собой количество газообразной воды (пара) в граммах на 1 куб. м воздуха, выделяют и **относительную**. Относительная влажность выражается в процентах соотношения абсолютной влажности и максимальной.

Разность между максимальной и абсолютной влажностью выражает **дефицит насыщения воздуха** водяными парами или **недостаток насыщения**.

Дефицит насыщения имеет большое экологическое значение для организмов, так как с ним связана испаряющая сила воздуха.

С влажностью воздуха тесно связаны осадки, которые представляют собой результат конденсации водяных паров. Большое значение имеет сезонное распределение влаги в течение года, а также суточное колебание ее.

Вопрос 2. Адаптации организмов к режиму влажности

Условия водного режима сказываются на внешнем облике организмов, на их внутреннем строении, поведении и на всех процессах жизнедеятельности. Эти приспособления экологи делят на морфологические, физиологические и экологические, в том числе поведенческие и различные ритмологические особенности в жизни животных и растений.

К морфологическим приспособлениям от высыхания следует отнести:

Пример, особенности структуры покровов (непроницаемость, панцирность), наличие различных волосков и щетинок, воскового и лакового покрытия; расположение устьиц и их размеры, количество на единицу поверхности, особенности режима закрывания. У насекомых — строение спиракул (трахеальные отверстия), степень их защищенности щетинками (у жуков — надкрыльями), способность замыкать спиракулы.

К числу **физиологических приспособлений** к жизни в засушливых условиях можно отнести:

Пример, запасание большого количества воды в тканях растений и способность животных выделять сухие экскреты (мочевую кислоту и гуано); разнообразные способы продолжительного удержания ее, например, путем **реабсорбции** (лат. «ре» — приставка, означающая обратное действие и *absorptio* — поглощение), т.е. обратного поглощения воды в кишечнике, или путем связывания воды коллоидами, или выделять метаболическую воду, образованную за счет диссимилиации жиров и углеводов.

Способностью выделять воду путем окислительных процессов в ходе обмена веществ обладают многие беспозвоночные и позвоночные животные.

Пример, кенгуровая крыса, карманчиковая мышь в пустынях Нового Света и тушканчик в пустынях Старого Света, которые вовсе не пьют воду, так как полностью живут лишь за счет метаболической воды и реабсорбции воды в мочевыделительной системе (их почки концентрируют соли в моче, экономя тем самым воду). Днем они остаются в норах, не расходуя воду на температурную регуляцию, и сохраняют воду, выделяя очень концентрированную мочу.

Чрезвычайно многообразны приспособления **поведенческого** характера у животных. Среди них:

Пример, выбор мест, защищенных от высыхания, миграции в более влажные слои почвы, зарывание в подстилку, отлет с наступлением сухости к лесонасаждениям, и т.п. Так, к примеру, дождевых червей легко обнаружить в поверхностных слоях почвы лишь рано утром и вечером, в полдень же они оказываются на глубине не менее 20-35 см. В жаркие дни в сухой почве заглупление их может быть еще больше, где они еще и свертываются в тугий клубочек. Аналогичное перемещение наблюдается у многих личинок почвенных насекомых, например у жуков: щелкунов, хрущей и др. Многие в период засухи переходят на более сочные и влажные корма, если такой выбор возможен.

Организмы, не способные сокращать испарение, обладают обычно **ночной активностью**, пребывая днем в норах или зарываясь в песок. Как приспособление к выживанию в период засухи выступает **летняя спячка, диапауза** (т.е. период временного физиологического покоя в развитии и размножении) у животных и состояние **вынужденного покоя (жаропокоя)** у растений. Эти явления обычны в жизни обитателей пустынь и сухих степей. В таких районах есть организмы, у которых в зависимости от выпадения осадков за один и тот же вегетационный период неоднократно может приостанавливаться рост и развитие и возобновляться вновь с появлением влаги. Это наблюдается, **например,** у осоки вздутой, некоторых акаций и астрагалов.

Очень важным приспособлением к сухому климату является своеобразный **ритм сезонного развития** организмов.

Пример, так виды, как бурачок пустынный, проломник весенний, незабудка песчаная и другие, используя весеннюю влагу, успевают в очень короткие сроки (за 12-30 дней) прорасти, развить генеративные побеги, расцвести и сформировать плоды и семена. Такие однолетние растения называются **эфемерами** (греч. *ephemerae* — однодневный, мимолетный).

Эфемерами могут быть и насекомые, ракообразные (например, щитни, появляющиеся в большом количестве в весенних лесных лужах) и даже рыбы.

Пример, многие представители из отряда карпозубообразных, обитающие в небольших водоемах, лужах и даже в дуплах деревьев - африканские нотобранхи и афиосемионы, южноамериканские карпозубые (цинолебий, птеролебий и раховия) живут в кратковременных реках, образованных в период ливневых дождей. Пока существуют эти реки (2-3 месяца) рыбы успевают пройти полный цикл развития: из икры выводятся мальки, которые быстро растут, развиваются до взрослых и выметывают икру. С наступлением засухи родители гибнут. Наполнение рек водой вновь произойдет лишь спустя несколько месяцев, в период дождей. Все это сухое время года вышеназванные виды рыб переживают в виде икринок, лежащих в иле.

Для некоторых видов гидробионтов подсыхание стало необходимостью, без которого они теряют способность к развитию.

Пример, для понтерова нотобранха необходимо полуторамесячное содержание икры во влажном торфяном или илистом субстрате, без воды, а для золотополосного афиосемиона необхо-

димо шестимесячное подсушивание икры в горячем песке. Интересно, что икра западноамериканского фундулуса способна в течение нескольких месяцев переносить засуху, но стоит лишь залить ее водой, как из нее очень быстро, в течение 15-20 минут, происходит вылупливание личинок. Подсушивание яиц стало необходимостью у жаброногов и щитней, встречающихся в лужах, образовавшихся после таяния снега, в лесах умеренного пояса.

В очень короткие сроки влажного периода года успевают пройти полный цикл развития и некоторые многолетние растения (*эфмероиды*).

Пример. Многолетние растения эфмероиды: тюльпаны, гусиные луки, пролески, крокусы, птицемлечники, кандыки, рябчики, безвременники, осока вздутая, зубянка весенняя, ветреница дубравная, хохлатки, веснянки, ревень туркестанский. В течение короткого периода вегетации они успевают накопить в запасающих органах (клубнях, луковицах, корневищах) большое количество питательных веществ, достаточное для обеспечения метаболических и морфообразовательных процессов, протекающих в их почках возобновления.

Вопрос 3. Экологические группы организмов по отношению к влажности

По отношению к фактору влажности среди сухопутных организмов различают три разные *экологические группы*.

Это *гигрофилы* (влаголюбивые), *мезофилы* (предпочитающие умеренную влажность) и *ксерофилы* (сухлюбивые). Водный обмен у них различен. Обычно он протекает интенсивнее у гигрофилов и слабее у ксерофилов.

Пример. Примером гигрофилов могут служить мокрицы, ногохвостки, комары, стрекозы, уж, жужелицы, хамелеоны. Среди растений: калужница болотная, чистяк лютичный, кислица обыкновенная, луговой чай, зеленые мхи и другие. Все они не выносят значительного водного дефицита и плохо переносят даже кратковременную засуху. На временное высыхание почвы и воздуха эти растения немедленно реагируют увяданием или угнетенностью роста и гибелью генеративных органов.

Настоящими ксерофилами являются термиты, жуки-чернотелки, вараны, верблюды, австралийский рыжий кенгуру. Из растений это саксаулы, верблюжья колючка, песчаная осока, кактусы, алоэ, агава. У всех ксерофилов широко представлены многообразные механизмы регуляции водного обмена и приспособления к удержанию воды в теле и клетках, что слабо выражено у гигрофилов.

Однако деление организмов на три группы носит более или менее относительный характер, так как у многих видов степень потребности во влаге не постоянна в различных условиях и неодинакова она на разных стадиях развития организмов.

Пример, проростки и молодые растения многих древесных пород развиваются по типу мезофильных, тогда как взрослые растения имеют явные черты ксерофилов. Это особенно хорошо выражено у эвкалиптов.

Разделение организмов на влаголюбов и сухлюбов отображает их требовательность к необходимому количеству влаги. В то же время условия водного обмена у организмов определяются влажностью местообитания, и в зависимости от этого у них появляются черты приспособленности к жизни в условиях достаточного или малого водоснабжения. Особенно ярко это выражено у растений, так как лишённые возможности

свободного передвижения они приспособлены к жизни в местообитаниях с больших или малым количеством влаги.

Экологические группы растений. В конце XIX века Е. Варминг предложил различать три экологические группы сухопутных растений по их отношению к водному режиму в их местообитаниях: гигрофиты, мезофиты и ксерофиты. В 1950 году А.П. Шенников, приняв эту классификацию, включил в нее еще группу «гидрофиты» (живущие в воде), а среди ксерофитов предложил различать две группы — «суккуленты» и «склерофиты». С тех пор в ботанической литературе традиционно экологические группы называются терминами, отображающими приуроченность растений к режиму влажности местообитания (гигрофиты, мезофиты и ксерофиты), а не отношения самих организмов к влаге (гигрофилы, мезофилы, ксерофилы).

Гигрофиты (греч. *hygros* — влажный, *phyton* — растение) — растения, живущие около воды, т.е. обитающие в местах, где в почве и воздухе постоянно имеется много влаги. Растения, принадлежащие к этой экологической группе, всегда имеют крупные мягкие листья, устьица которых нередко располагаются с обеих сторон. Корни обычно толстые, мало разветвленные, корневые волоски представлены слабо, а то и вовсе отсутствуют, так как поглощение воды осуществляется всей поверхностью корня. Все органы тела растения покрыты однослойным эпидермисом, кутикулы почти нет.

В тканях всех органов у гигрофитов широко развита **аэренхима** (воздухоносная ткань), обеспечивающая аэрацию тела растения. Нередко аэренхима занимает значительную часть тела растения, поэтому сено, заготовленное из гигрофитов (например, из майника, осок, пушицы и др.), объемисто, но легковесно. У всех гигрофитов слабо развита регуляция смыкания устьиц. Практически устьица всегда находятся в открытом состоянии, и интенсивность транспирации, поэтому фактически равна физическому испарению. Много влаги испаряется и через наружные покровы. Этим можно объяснить тот факт, что сорванные побеги и листья гигрофитов быстро вянут. Широко представлено вегетативное размножение.

Мезофиты — растения, живущие в условиях достаточного увлажнения почвы. Это растения умеренно увлажненных местообитаний. К ним относятся многие луговые травы (клевер луговой, тимофеевка, ежа сборная), большинство лесных трав (ландыш, седмичник, зеленчук, папоротники), почти все лиственные деревья (осина, береза, клен, липа), многие полевые культуры и сорняки (рожь, картофель, капуста, пастушья сумка, рыжик), а также яблоня, смородина, вишня, малина, виноград и др.

Все представители данной экологической группы имеют хорошо развитую корневую систему, а на корнях всегда имеются многочисленные корневые волоски. Листья разные по размерам, но чаще большие, плоские, мягкие, нетолстые, с умеренно развитыми тканями: покровной, проводящей, механической, столбчатой и губчатой. Устьица всегда располагаются на нижней стороне листовых пластинок. Хорошо выражена регуляция устьичной транспирации.

Ксерофиты — растения, живущие в засушливых условиях. Это экологическая группа растений, приспособившихся к жизни в местообитаниях с засушливым климатом. Здесь представлены разнообразные растения — **суккуленты** и **склерофиты**.

Суккуленты (лат. *succulentos* — сочный, жирный) обладают способностью накапливать в своих тканях большое количество воды (кактусы, алоэ, молочаи, седумы и др.).

Водозапасующие ткани у них могут быть развиты в стеблях или листьях, и в соответствии с этим различаются: стеблевые суккуленты (кактусы, молочаи, стапелии) и листовые суккуленты (алоэ, агава, гастерия, молодило, очитки).

Тело суккулентов всегда покрыто толстым кутикулизованным эпидермисом и восковым налетом. Устьиц на поверхности тела почти нет. Если они есть, то мелкие, располагаются в ямках и большую часть времени закрыты, а открываются лишь на ночь. Все это предельно сокращает транспирацию.

Характерной особенностью суккулентов является высокая поглощающая способность растения. В период дождей отдельные виды вбирают в себя огромное количество воды. Накопленную влагу эти растения расходуют очень медленно. Обычно суккуленты произрастают в районах с жарким сухим климатом, но там, где изредка проходят дожди, хотя бы очень кратковременные, но обильные (ливневые).

Склерофиты (от греч. *skleros* — твердый *phyton* — растение) — это саксаул, верблюжья колючка, полыни, астрагалы, ковыли, типчаки, шалфей и др. В отличие от суккулентов, они не накапливают в себе влагу, но испаряют ее в большом количестве, постоянно доставая из глубоких слоев почвы. Тело этих растений жестковатое, сухое, иногда одревесневшее, с большим количеством механической ткани. Обычно склерофиты низкорослы, но с большой подземной частью. Листья многих растений данной экологической группы мелкие, сухие, иногда в виде игл, колючек, чешуи. Крупные листовые пластинки сильно рассечены или способны скручиваться в трубку. Растения часто покрыты жесткими волосками, восковым налетом или кристалликами соли. Легко переносят обезвоживание тканей. Сорванные облиственные побеги долго не вянут.

На листьях склерофитов всегда много устьиц. Обычно они очень мелкие, при недостатке воды легко смыкаются. При продолжительном прекращении подачи воды некоторые растения сбрасывают листья или части побегов, сокращая тем самым испарение. Многие переносят засушливое время в состоянии вынужденного покоя.

Влажность воздуха и почвы, выпадающие осадки влияют на организмы различно в зависимости от сопутствующего действия других факторов, особенно температуры.

Лекция 3.4. Температура и её экологическое значение

Вопрос 1. Тепловой режим как экологический фактор

Вопрос 2. Адаптации организмов к температурному фактору

2.1. Адаптации организмов к высоким температурам

2.2. Адаптации организмов к низким температурам

Вопрос 1. Тепловой режим как экологический фактор

Тепловой режим так же является одним из важнейших условий существования живых организмов, так как все физиологические процессы возможны лишь при определенных температурных границах, которые лежат в довольно узких пределах. Тепло имеет большое значение и в географическом распределении видов.

Известно, что тепло — это форма кинетической энергии, которая может превратиться в другие виды энергии и передаваться от относительно более нагретого тела более холодному.

Солнечная радиация, доходя до почвы, вызывает ее нагрев. Нагретая почва в свою очередь отдает часть полученной энергии атмосфере. Но атмосфера действует как экран, задерживая отраженную энергию, частично направляет ее обратно.

Передача тепла может идти также с потоками воздуха и в горизонтальном направлении из более теплого в более холодное место. Отношение количества отраженной тепловой энергии к количеству падающей на данную поверхность, выраженное в процентах, называется «*альбедо*». Единицей тепловой энергии является джоуль (Дж). Одна калория равна 4,186 Дж.

Считается, что термин «температура» выражает степень нагретости тела. Поэтому некоторые экологи подчеркивают необходимость различать понятия «тепло» и «температура», полагая, что «*температура*» — термин качественной характеристики, а «*тепло*» — количественной, поскольку для нагрева разных по массе тел до одинаковой температуры надо затратить различное количество энергии (меньше — на меньшую массу).

Приход тепла на земную поверхность обеспечивается солнечными лучами и распределяется на Земле в зависимости от высоты стояния Солнца над горизонтом и угла падения солнечных лучей, т.е. по-разному представлен на разных широтах и высоте над уровнем моря, обеспечивая тем самым разный температурный режим в отдельных районах земного шара. Причем значение имеет и абсолютное количество тепла, и распределение его во времени, т.е. *тепловой режим*.

Тепловой режим — один из главных факторов, определяющих суточную и сезонную активность организмов. Он складывается из температурных условий, которым свойственны та или иная продолжительность и смена их в определенной последовательности в сочетании с другими экологическими факторами.

В характеристике температурного фактора очень важны его крайние показатели, продолжительность их действия, а также и то, как часто они повторяются. Изменение температуры в местах обитания, выходящее за пределы пороговой терпимости организмов, сопровождается их массовой гибелью.

Температурный фактор характеризуется ярко выраженными и сезонными, и суточными колебаниями. Это действие фактора в ряде районов Земли имеет важное *сигнальное значение* в регуляции сроков активности организмов, обеспечивая их суточный и сезонный режим жизни.

Вопрос 2. Адаптации организмов к температурному фактору

Значение температуры проявляется в том, что она изменяет скорость физико-химических процессов в клетках и всей жизнедеятельности организмов. Она влияет на анатомо-морфологические особенности организмов, на ход физиологических процессов, рост, развитие, поведение и определяет географическое распространение растений и животных.

По отношению к температуре как экологическому фактору все организмы могут быть разделены на *теплолюбивые (термофилы)* и *холодолюбивые (криофилы)*. *Термофилами* являются те, что хорошо растут и развиваются лишь в условиях довольно высоких температур, тогда как *криофилы* способны жить в условиях сравнительно низких температур (но обязательно положительных) и не выносят очень высоких. Термофилы —

это преимущественно обитатели тропических районов Земли, криофилы же населяют умеренные и холодные зоны.

2.1. Адаптации организмов к высоким температурам

Адаптации организмов к высоким температурам. Многие организмы обладают поразительной способностью переносить очень высокую температуру.

Пример. Так, верблюжья колючка переносит нагревание воздуха до 70°C, некоторые водоросли, например осциллятория нитчатая, обнаруженная в горячих источниках Йеллоустоунского национального парка, и цианобактерии в теплых водах ключей на Камчатке, постоянно живут при температуре 45-82 °С. При температуре 52 °С в горячих источниках Калифорнии живет рыбка пятнистый ципринодон. Некоторые виды жуков и бабочек способны выдерживать температуру 45-50 °С, такую же температуру выдерживают пресмыкающиеся.

Однако температурный оптимум большинства живых организмов находится в пределах 20-25 С. Лишь у некоторых, главным образом это обитатели очень жарких сухих районов, температурный оптимум жизнеспособности может быть смещен несколько выше и находится в пределах 25-28 °С.

Пример. Так, некоторые прямокрылые (кузнечики) проявляют полуденную активность в условиях пустынь Ближнего Востока при температуре 40 °С и выше. Для организмов наших умеренных и холодных зон оптимальны температуры от 10° до 20 °С, например, у ветреницы дубравной процесс фотосинтеза наиболее интенсивно протекает при 10 °С.

Способность переносить высокие температуры особенно удивительна у растений, так как они, в отличие от животных, не могут путем перемещения уйти в защищенные от перегрева места.

Многие животные с наступлением жары «уходят» в более прохладные, сильно затененные места, забираются на растения в тень кроны, зарываются в песок до глубины влажных и более прохладных слоев, забиваются в щели, норы, под камни. Многие организмы переходят на режим с ночной активностью.

Растения, не имея возможности активного укрытия от жары, переносят ее благодаря особым приспособлениям в строении, физиологии и ритме жизни. Среди них, помимо высокой жаростойкости клеток и тканей, обусловленных особыми физико-химическими свойствами их цитоплазмы, наблюдается сокращение поверхности тела (например, скручивание листьев, сбрасывание листьев и части годичных побегов).

В процессе эволюции у растений жарких мест выработалось сокращение листовых пластинок до размера игл, щетинок и чешуи, развитие волосков, создающих войлочное покрытие на надземных органах. У некоторых сформировалась сильная глянецвитость поверхности тела (особенно поверхность листьев), обеспечивающая отражение лучей, появление эфирных железок. Вырабатываемые ими эфирные масла в жару интенсивно испаряются и тем охлаждают тело.

У ряда растений (тамариск, кермеки) появилась способность путем выпота солей образовывать на надземных органах наросты кристаллов, которые преломляют и рассеивают горячие лучи солнца. И очень распространенным у растений жарких мест является способность впадать в состояние вынужденного покоя. Переживание неблагоприятного периода у многих растений происходит путем **видоизменения органов:** в виде луковиц, клубнелуковиц, корневищ и корнеклубней. Переживание такого периода путем

летней спячки и теплового оцепенения широко представлено и у многих животных, обитающих в аридных условиях.

Однако все эти свойства, сформировавшиеся у растений и животных как приспособление к условиям жаркого климата, не спасают их в случае внезапного появления высоких температурных воздействий, например, влиянием огня при пожаре. **Пирогенное** (огневое) воздействие лесными пожарами, степными «палами» обычно приводило к гибели множества растений, животных, грибов и различных микроорганизмов, что нередко сопровождалось и сменой существующих здесь биогеоценозов.

При характеристике температуры как экологического фактора необходимо различать температуру воздуха, температуру почвы и разность между ними. Это особенно важно в жизни растений, так как они способны поглощать питательные вещества из почвы лишь в том случае, когда температура почвы будет на несколько градусов ниже температуры воздуха.

Пример, лен и гречиха достигают наилучшего развития в том случае, если температура близ корней равна 10°C, а у надземных частей — 22°C. Если же температура почвы и воздуха будет равной 22°C, то состояние растений резко ухудшается и они не дают цветков. При дальнейшем повышении температуры почвы до 34°C, тогда как надземные органы остаются при 22 °C, у растений начинается отмирание верхушек почек, стеблей, а впоследствии погибает все растение.

Имеет значение и разность дневных и ночных температур. При этом ночная температура может служить критическим фактором в случае, если она принималась выше или опускалась ниже оптимальной.

Пример, Ф. Вент (1972) на примере некоторых южных сортов томата показал: если ночная температура поднималась выше 24 °C или падала ниже 16 °C, томаты вообще не завязывались. Их появление наблюдалось лишь при температуре ночью 18 °C. Как показывают растениеводы, для выращивания многих культурных растений оптимальная разница этих температур составляет 5-10 °C. В табл. указаны наиболее благоприятные температуры для цветения и завязывания семян растений, широко представленных в любительских садах.

Таблица. Оптимальные температуры для выращивания растений (по Ф. Венту, 1972)

Растения	Температура по Цельсию	
	Дневная	Ночная
Петуния	28	16
Цинния	27	18
Астра (каллистефус)	24	18
Левкой	16	13
Анютины глазки (виола)	16	8
Эшшольция	18	10

2.2. Адаптации организмов к низким температурам

Многообразные приспособления развиваются у растений и животных, обеспечивающие им выживание и в условиях низких температур.

Примером способности выносить очень сильные морозы могут служить древесные виды растений, живущие в условиях Центральной Сибири. В Якутии, например, нередко морозы достигают -60...-70 °C, а деревья и кустарники, не укрытые снеговым покровом, остаются живыми.

В тяжелых термальных условиях находятся живые организмы, обитающие в районах Арктики и Антарктики, где до 10 месяцев в году держатся очень низкие температуры, опускающиеся, например, в Антарктиде на продолжительные сроки ниже $-60...-70$ °С. И там обнаружены постоянные «жители»: водоросли, мхи, накипные и кустовые лишайники, на землях Виктории (Victoria Land) и Королевы Мод (Queen Maud Land) обнаружены ногохвостки (или снежные блохи), на побережьях материка обитают пингвины. В не менее трудных температурных условиях находятся растения и животные, обитающие на скалах многочисленных островов Арктики.

Суровым в холодных районах Земли (Приполярье, высокогорье) является не только зимний, но и летний период, в течение которого часто наблюдаются возвраты холодов, снегопады и заморозки. Они охлаждают воздух и сковывают почву. Снег, выпавший среди лета, нередко образует покров высотой до 7-12 см и может сохраняться на протяжении нескольких часов, не тая. В таких условиях у некоторых трав становятся жесткими и ломкими от замерзания цветки и листья.

Пример. в условиях высокогорий Центрального Тянь-Шаня, особенно в начале лета, можно наблюдать неоднократное замерзание цветков у мака оранжевого, фиалки алтайской, лука Семёнова, первоцвета холодного и некоторых других. У лютика Альберта и гегемоны лилейной цветки и листья замерзали до хрупкого и ломкого состояния. Однако с потеплением воздуха органы растений оттаивали и они продолжали цветение, далее у них развивались плоды и семена. Замерзание и оттаивание одних и тех же цветков и листьев происходило многократно, на протяжении ряда дней, тем не менее, потом у них образовались плоды и всхожие семена.

Аналогичное явление наблюдается и в условиях тундровых сообществ. Например, на севере Якутии у остро лодки черноватой при резком похолодании воздуха цветки покрывались льдом и на них повисали сосульки. Находясь в таком состоянии 10-14 часов, цветки с наступлением потепления оттаивали и продолжали цветение, раскрывались также и бывшие ледяными бутоны. Причем раскрытие цветков у многих растений происходило при температуре $2-3$ °С, т.е. в условиях, при которых у южных растений наблюдается явление «простуды» и даже гибели. Конечно, организмы, не приспособленные к жизни в таких условиях, не способны выдерживать ни таких низких температур, ни подобного режима их действия.

Холодостойкость видов, так же как и жаростойкость, сложилась исторически под постоянным влиянием условий окружающей среды. Холодостойкость растений обеспечивается целым рядом приспособлений на клеточном, тканевом и организменном уровнях. У организмов, не имеющих механизмов регуляции температуры тела (холоднокровные животные и растения), преобладают клеточные и отчасти организменные приспособления. У животных с хорошей терморегуляцией тела (теплокровные) лучше представлены механизмы организменной и тканевой адаптации.

Клеточные и тканевые адаптации к низким температурам выражаются, прежде всего, в изменении физико-химического состояния веществ, содержащихся в клетках. В них благодаря увеличению запаса пластических веществ повышается концентрация растворов, увеличивается осмотическое давление клеточного сока, уменьшается процент свободной воды, не связанной в коллоиды. Важным приспособлением к выживанию при низких температурах является отложение запасных питательных веществ в виде высокоэнергетических соединений — сахаров, жира, масла, гликогена и других.

В период подготовки к зимнему состоянию у **растений** происходят биохимические изменения в запасных питательных веществах. Например, большая часть накопленного за лето крахмала вновь превращается в сахара. Причем появляются такие сахара, которых мало содержится в клетках летом.

Тканевым механизмом приспособления к действию низких температур является распределение резервных энергетических веществ в теле организмов. При адаптации к холоду у организмов наблюдается «перемещение» веществ в органах. У многих растений к зиме сахара и масла откладываются в тканях надземных органов, а в подземных органах — крахмал. Причем в районах, где обычными бывают очень низкие температуры, у растений наблюдается большое накопление масла во внутренних слоях древесины, это увеличивает устойчивость организмов к сильным морозам.

У **животных** — обитателей полярных областей возрастает содержание гликогена в печени, повышается содержание аскорбиновой кислоты в тканях почек. Большие запасы питательных веществ откладываются в бурой жировой ткани. Бурый жир сосредотачивается в основном в области сердца, диафрагмы и в меж лопаточной области вдоль позвоночника. Особенно много бурого жира к зиме накапливается у животных, впадающих в спячку.

Содержащиеся в бурой жировой ткани вещества (гликогены, липиды и др.) обеспечивают организм энергией, необходимой для пробуждения от зимней спячки. Эта ткань богата митохондриями и цитохромами, в ней имеются большие скопления мелких капилляров, поэтому она является субстратом повышенных окислительных процессов и источником высокого теплообразования. Ясно, что местоположение больших скоплений бурого жира в непосредственной близости около жизненно важных органов — вблизи сердца и спинного мозга — имеет приспособительный характер.

У организмов, остающихся активными зимой, жировые запасы распределяются в основном в подкожной жировой клетчатке.

Пример. у тюленя жировые отложения, расположенные по поверхности тела, составляют до 20 % от веса тела, а у моржа — до 40 %. Причем эта величина чрезвычайно подвержена сезонным изменениям, и с наступлением весны вес шкуры с жировым слоем может падать на 60-70 % по сравнению со шкурой в осенне-зимнее время.

Адаптивный характер имеет и скопление полостного жира у многих животных, особенно тех, что питаются зимой холодной пищей. Так, у сибирского и монгольского крупного рогатого скота наблюдается мощное отложение околопочечного жира и в сальнике брюшной полости, что связывается большинством авторов с получением животными на зимних пастбищах мерзлого корма и значительным охлаждением в связи с этим внутренних органов брюшной полости.

Важным приспособлением к перенесению низких температур являются многие **поведенческие особенности** животных. Они проявляются:

- в перемещениях животных в места с более благоприятными температурами (миграции и перелеты),
- в изменениях сроков активности (сдвигая ее на более светлое время суток),
- в переходе на питание более калорийной пищей,
- в выборе мест для жилища,

- в утеплении гнезд и убежищ сухими листьями, пухом, углублении нор и закрывании входов в них,
- в принятии особой позы (чаще всего это скручивание кольцом и укутывание хвостом),
- в агрегации — собирании в группы («скупивание») на период холодов.

Поведенческие, морфологические (в том числе особенности покровов, размеры и формы тела) и физиологические приспособления проявляются у организмов на всех стадиях их онтогенетического развития, обеспечивая выживание видов в местах их обитания.

Колебания температурных условий, наблюдающиеся в отдельные годы, особенно в сочетании с другими факторами окружающей среды, неизбежно отражаются на численности популяций всех видов в любом биогеоценозе, этим оказывая влияние на состав и характер сообществ.

Лекция 3.4. Радиация как экологический фактор

Вопрос 1. Общее представление о факторе «радиация»

Вопрос 2. Отклик организмов на действие радиации

Вопрос 3. Влияние естественной ионизации на живую природу

Вопрос 1. Общее представление о факторе «радиация»

Одним из очень сильных «новых» абиотических экологических факторов в жизни природы и человека является радиация (лат. *radiosus* — лучистый). Она стала особенно значимой в настоящее время, когда человеком широко используется ядерная энергия.

Высвобождение ядерной энергии происходит при ядерных реакциях. В них, в отличие от других химических реакций, идет не только высвобождение энергии, но изменяются и сами атомы. Это происходит путем расщепления ядра или ядерного синтеза. Когда ядро урана или другого тяжелого элемента делится (расщепляется) образуются ядра более легких атомов — йода, цезия, стронция, кобальта и еще примерно 30 других. Все они обычно представляют собой нестабильные изотопы. Их называют «радиоактивными веществами» или **радиоизотопами**, или **радионуклидами**. В стабильное состояние они переходят, испуская элементарные частицы и высокоэнергетическое радиоактивное излучение.

Радиоактивное излучение при взаимодействии с веществом вызывает **ионизацию** составляющих его атомов и молекул. При ионизации атомы и молекулы облученного вещества становятся ионами, несущими положительный или отрицательный заряд. Излучение идет с выделением очень высокой кинетической энергии, способной выбивать электроны из атомов и присоединять их к другим атомам с образованием пар положительных и отрицательных ионов. С процесса ионизации начинается воздействие радиации на вещество живого организма, вызывая в нем серьезные изменения.

Открытие в конце Второй мировой войны всепокрушающей энергии атома, привело к активной разработке и испытаниям ядерного оружия в мире. Это обусловило огромной важности проблему его хранения, а затем и уничтожения атомных вооружений по договоренности между ядерными державами.

Параллельно с этим происходившее активное сокращение природных энергоресурсов на Земле, все более усиливающийся спрос на энергию для разных типов производств в эпоху научно-технического прогресса привели к созданию атомных электростанций. То и другое обусловило появление к 70-м годам XX века нового, очень мощного по воздействию экологического фактора — **ионизирующее излучение**. С момента заметного его появления в окружающей среде интенсивность его в наше время значительно повысилась. В настоящее время радиоактивное загрязнение приняло глобальный характер.

Из трех видов ионизирующего излучения, имеющих большое экологическое значение, два из них (альфа- и бета-частицы) являются корпускулярным (от лат. «корпускула» — частица) излучением и передают свою энергию всему, с чем они сталкиваются.

Альфа-частицы — состоят из двух нейтронов и двух протонов (это ядра атома гелия). Альфа-частицы сравнительно крупные (движутся медленнее других) и не проникают глубоко.

Например, кожа, ее роговой слой останавливают эти частицы, но при этом кожа получает сильную локальную ионизацию.

Бета-частицы — это быстрые электроны, проникающие вглубь кожи, тканей, вызывают там плотное распределение ионизации. Бета-частицы, обладающие меньшей массой и большей скоростью обладают большим, чем альфа-частицы пробегом в тканях.

Например, бета-частицы радиоактивного фосфора-32 имеют пробег в тканях равный 8 миллиметрам бета-частицы радиоактивного калия-40 обладают пробегом в 19 миллиметров, что почти в 600 раз больше, чем у альфа-частиц близкой энергии. (С.П. Ландау-Тылкина, 1974).

Третий вид излучения — это электромагнитное (или гамма-излучение и рентгеновское излучение). Оно проникает в облучаемый организм очень глубоко, может пронизывать тело человека. Это излучение, легко проникая в живые ткани, иногда не оказывает воздействия, но чаще вызывает ионизацию на большом участке, обуславливая лучевую болезнь.

Ионизирующее излучение всех типов оказывает очень большое повреждающее и даже губительное действие на живые организмы. В настоящее время накоплено и опубликовано много данных о загрязненности окружающей среды радиоактивными осадками в разных областях земного шара. Все они свидетельствуют, что ионизирующая радиация стала очень ощутимым экологическим фактором для всего живого населения планеты.

Мирное использование атомной энергии и массовые испытания атомного оружия обусловили выпадение на поверхность Земли большого количества вредных для здоровья людей и других живых организмов радиоактивных изотопов. Наибольшую опасность среди выпадений представляют долгоживущие радионуклиды стронция и цезия (Sr-90 и Cs-137). Выпадая из атмосферы, они аккумулируются в почве, включаются в биогеохимические циклы круговорота веществ, перемещаются в пространстве и во времени, становятся новыми компонентами химического состава почвы и таким образом оказываются природными факторами. В миграции Sr-90 и Cs-137 большую роль выполняют органические вещества, образующиеся при разложении растительных и животных остатков.

Вопрос 2. Отклик организмов на действие радиации

Наземная растительность — экран, задерживающий выпадающие из атмосферы радиоактивные осадки. Другой источник поступления радионуклидов в растения — поглощение их из почвы, если они попали туда из воздуха или при переносе их грунтовыми водами из мест захоронения радиоактивных отходов. Одни радионуклиды (фосфор-32, калий-40, кальций-46) вовлекаются в процессы обмена веществ, другие (стронций-90, цезий-137) откладываются в органах растений.

Поглощенные растениями радионуклиды довольно медленно выводятся из растительных тканей. Многие растения накапливают в своем теле и на его поверхности значительные концентрации радионуклидов.

Пример. очень мощным концентратором (накопителем) являются все виды ряски, сфагновые мхи, лишайники. Водоплавающие птицы, питаясь ряской, заражают свой организм радиоактивными веществами до очень высоких концентраций, нередко вызывающих их гибель.

Способность растений накапливать в своих органах радионуклиды представляет большую опасность для человека. Это хорошо изучено на примере известной в радиэкологии цепи питания «*лишайник — олень — человек*».

В тундрах Евразии и Америки общий фон радиации не больше, чем в других районах Земли, однако в организмах северных народов, особенно кочевников-оленоводов, содержание стронция и цезия повышено по сравнению с их содержанием у людей других районов. Это объясняется тем, что олени, составляя важную долю в питании людей Севера, большую часть года кормятся исключительно лишайниками, собирая этот корм с большой площади.

Суть проблемы концентрации радиоизотопов состоит не в количестве их, выпадающих с осадками, а в путях накопления некоторых из них в цепях питания.

Пример. Выпавший с дождем стронций-90 попадает сначала в траву, оттуда — в съевшую эту траву корову, а затем с молоком или сыром поступает в человеческий организм, где (будучи химическим аналогом кальция) накапливается в костном мозге. Это может привести к лейкемии или опухоли кости. Менее растворимый цезий-137 попадает в организм человека непосредственно с растительной пищей. Концентрируется он в мягких тканях, таких как печень или половые железы. В последнем случае нередко возникают наследственные патологии.

У растений действию ионизирующих излучений в наибольшей степени подвержен хромосомный аппарат ядра, что ведет к нарушению формообразовательных и обменных процессов. Особенно чувствительны к облучению быстро делящиеся клетки верхушечных меристем. Здесь нарушается процесс митоза, останавливается деление, появляются уродливые формы роста, замедляется развитие, появляется стерильность и быстрая гибель растений.

При облучении у большинства животных повреждаются зародыши. Появляется стерильность не только у животных, но и у человека, повышается частота мутаций и уродств. У животных раньше всего реагирует на облучение нервная система и кровь.

Поражающее действие ионизирующего излучения проявляется не сразу. Лучевая болезнь развивается постепенно даже при дозе, приводящей к гибели. Летальной дозой обычно характеризуют радиочувствительность организмов и видов.

Таблица. Средняя летальная доза в рентгенах (по СП. Ландау)

Организм	Доза	Организм	Доза
Обезьяны	550-600	Карась	1800
Собака	400	Змеи	3000-20 000
Кролик	800	Насекомые	от 1000 до 100 000
Крыса	600	Дрожжи	30000
Мышь	550	Инфузории	300 000-330 000
Куры	600-1000	Высшие растения	1000-150 000

Большую радиоустойчивость имеют многие высшие растения. Но сосна оказывается наименее устойчивым растением среди них (Ю. Одум, 1986). В зависимости от дозы, длительности ионизирующего излучения, биологическое действие радионуклидов может быть необязательно летальным, но всегда остаются некоторые «последствия» — слабеют защитные силы организма по отношению к инфекциям, наблюдаются появление опухолей, гибель половых клеток, бесплодие и многое другое. Экспериментальных данных в этой области накопилось достаточно.

Действие ионизирующих излучений на организмы стало предметом специальной научной дисциплины — **радиобиологии**, иногда называемой радиоэкологией.

Вопрос 3. Влияние естественной ионизации на живую природу

Ионизирующее излучение является не только результатом человеческой деятельности. Оно присутствует в природе Земли как **«естественный радиационный фон»**. Он складывается из **космического излучения** и **излучения природных радиоактивных веществ, находящихся в поверхностных слоях земной коры**.

Космическое излучение по своей энергии, поступающей на планету, в миллиарды раз больше, чем энергия частиц, получаемая в мощных атомных установках ускорителях. Но энергия космического излучения при прохождении через атмосферу, сталкиваясь в ней с ядрами атомов атмосферных газов, сильно падает, и состав частиц космических лучей меняется. Это очень существенно меняет их биологическое воздействие.

Кроме космического излучения на живые организмы непрерывно действует **излучение естественных радиоактивных веществ**. В природе существует около 50 естественных радиоактивных изотопов различных химических элементов. Ядра атомов большинства этих изотопов неустойчивы и, самопроизвольно распадаясь, они испускают ионизирующее излучение.

Пример, в природном кальции 0,785 % его состава занимает радиоактивный изотоп кальций-48. Весь остальной природный кальций представлен стабильными устойчивыми изотопами.

Такие химические природные элементы, как уран, торий, радий, полоний и другие совсем не имеют стабильных изотопов, они полностью являются радиоактивными.

Концентрация естественных радиоактивных веществ различна в разных местах на Земле. Более высокая — в горах, в горных породах, особенно в граните, в районах залегания урановых руд. Несколько ниже концентрация на равнинах и очень низкая на поверхности крупных естественных водоемов и в глубине вод.

Естественный радиоактивный фон является достаточно привычным для живых организмов нашей планеты. Вместе с тем в местах повышенной естественной радиации у

организмов наблюдается более высокий уровень их радиочувствительности. А большое разнообразие видов, видимо, как считают некоторые ученые, обусловлено большим количеством мутаций в популяциях населения этих районов.

Таким образом, ионизирующее излучение, хотя и невидимое, не ощущаемое рецепторами большинства живых организмов, непрерывно воздействует на всё живущее на Земле, на всю биосферу. Значение этого сильного действующего фактора еще до конца не раскрыто, хотя случающиеся катастрофы на АЭС, всевозможные испытания с ядерными веществами и ядерным вооружением дает человечеству огромный фактический материал губительного действия радиации.

Применение ионизирующего излучения в мирных целях: медицине, сельском хозяйстве, промышленности, в защите лесов и других естественных природных комплексах, в экологическом мониторинге, для познания процессов жизни и т.д., — находится еще только в начальной фазе, но оно требует большой осторожности.

Лекция 3.5. Биотические факторы

Вопрос 1. Многообразие биотических факторов

Вопрос 2. Влияние биотических факторов

Вопрос 3. Средообразующее действие растений

Вопрос 4. Средообразующее действие животных

Вопрос 5. Приспособленность организмов к биотическим факторам

Вопрос 1. Многообразие биотических факторов

Жизнь организмов в природе зависит не только от абиотических факторов, но и от того, как действуют на них другие живые организмы. На жизнь организмов влияют живущие рядом с ними высшие растения, бактерии, грибы и животные. Биотические факторы — это совокупность влияний жизнедеятельности одних организмов на другие и на окружающую среду. Эти факторы очень разнообразны и проявляются во взаимоотношениях организмов при совместном обитании.

Все многообразие биотических факторов обычно подразделяют на четыре группы. Влияние растений, высших и низших, относят к группе **фитогенных** факторов, влияние разнообразных животных — к группе **зоогенных** факторов, влияние грибов — к группе **микогенных** факторов, а влияние бактерий и других различных микроорганизмов — к группе **микробогенных** факторов.

Пример, хищные грибы — зоопегалы и монилиалы (*Arthrobotrys*, *Tridentaria*, *Dactylaria* и *Stylopage*, *Zoopagales*) образуют клейкие сети из колец или отдельные кольца из гиф. Нематода, ползая в почве, попадает в кольцо гриба (или приклеивается к его ловчей сети), которое действует механически. Внутренняя поверхность этих колец очень чувствительна к прикосновению и в ответ на раздражение клетки гифы кольца в течение 0,1 секунды резко увеличиваются в объеме, приобретая шаровидную форму, и таким образом накрепко удерживают нематоду. Вскоре затем гифа гриба проникает в тело нематоды, где и поглощает все внутреннее содержимое червя. Этим данные грибы служат хорошим средством в борьбе с нематодой.

Взаимодействие хищника и жертвы — яркий пример биотических факторов. Здесь пища выступает как экологический фактор, жизненно необходимый для хищника, так как поедаемое им животное (жертва) является источником энергии для жизни. В то же вре-

мя от количества (численности) хищника зависит численность и существование жертвы. Хищники регулируют динамику численности своих жертв. Но, с другой стороны, то или иное количество добычи обуславливает динамику численности хищников. Сходно складываются взаимоотношения и у паразита с организмом хозяина, который служит для него средой обитания и ресурсом пищи. Тот и другой имеют черты взаимного приспособления к совместному существованию.

Во всех взаимоотношениях этих систем — «хищник и жертва», «паразит и хозяин» в процессе взаимных приспособлений постоянно происходят естественный отбор и эволюция. В итоге как результат исторического развития сопряженных взаимоотношений в природе сформировались определенные приспособительные свойства и механизмы регуляции численности обоих компонентов системы. Поэтому они всегда удерживаются в пределах какой-то величины, приближающейся к оптимуму плотности популяций как хищника, так и его жертвы, то же и в системе «паразит-хозяин».

Взаимоотношения между организмами как свойство биотических факторов, сложны и многообразны. В целом роль биотических факторов можно разделить на три типа воздействий: **эдификаторное** (средообразующее значение), **трофическое** (обеспечение пищей и энергией), **топическое** (обеспечение мест питания, укрытия и для постройки гнезд).

Вопрос 2. Влияние биотических факторов

Влияние биотических факторов по-разному сказывается на организмах. В одних случаях оно носит **положительный** характер, в других — **отрицательный**. Влияние биотических факторов может осуществляться в форме **прямого** и **косвенного** действия.

Прямое влияние наблюдается в случаях, когда организмы, непосредственно соприкасаясь друг с другом, оказывают полезное или вредное воздействие на его органы, физиологические процессы, жизнедеятельность, вызывая его «угнетение» или «расцвет» как с точки зрения развития отдельных особей, так и с точки зрения изменения численности вида на занимаемой территории.

Часто в природе живые организмы **косвенно** влияют на другие живые существа либо посредством факторов неживой природы (**трансабиотически**), либо посредством других живых организмов (**трансбуотически**).

Говоря о действии биотических факторов, следует определить круг вопросов: рассматриваются ли действия биотических факторов на среду, на отдельные организмы, населяющие эту среду, или же действие этих факторов на целые сообщества. История изучения биотических факторов прошла путь накопления знаний примерно в этой же последовательности.

Экологические исследования о действии биотических факторов на организмы первоначально носили прикладной характер — в целях борьбы с вредителями, с паразитами, выявления пищи животных, хищничества. В настоящее время многопланово изучается действие биотических факторов на организмы, которое проводится как в природных условиях, так и в лабораториях.

Широко исследуются взаимоотношения между различными видами и отношения внутри одного вида. При этом особое внимание уделяется не только выявлению типов и форм взаимоотношений между организмами (т.е. внутривидовое влияние), а исследуется роль этих организмов (популяций и видов) в межвидовых взаимосвязях и функцио-

нировании в различных экологических системах и в биосфере в целом. При этом особое внимание уделяется действиям биотических факторов антропогенного происхождения.

Влияние биотических факторов в жизни природы проявляется повсюду. Это многообразие трудно отразить в кратком тексте. Потому ограничимся лишь рассмотрением ряда примеров влияния биотических факторов.

К числу **прямодействующих фитогенных факторов** можно отнести влияние паразитов, механическое, физиологическое и химическое воздействие.

Пример. паразитическое растение повилика, отсасывая воду, органические и неорганические вещества, вызывает общее нарушение обмена веществ у хозяина, задержку его роста и развития. Опутывая растение, повилика не дает ему распрямиться. Физиологическое и механическое действие паразита приводит к ослаблению хозяина, ассимилирующие органы которого работают не в полную силу. В результате у пораженных растений масса вегетативных органов бывает всегда меньше, чем у непораженных. Клевера, зараженные повиликой, обычно дают очень мало семян, да и те обладают низким процентом всхожести. Льняная повилика вызывает уменьшение длины и толщины стебля льна, снижает качество волокон. Полевая повилика (*Cuscuta arvensis*), например, способна передавать возбудителей вирусных болезней у растений: мозаику табака, желтуху астр, курчавость свеклы и др. Заразиха, паразитирующая на табаке, подсолнечнике и др., извлекает из растения-хозяина много фосфора и калия. Большое разрушающее действие оказывают грибы-паразиты (трутовики, ржавчина, головня, спорынья и др.). Они не только отсасывают питательные вещества у хозяина, но и отравляют его продуктами своей жизнедеятельности, являются переносчиками вирусов.

Большое механическое давление оказывают вьющиеся лианы — хмель, вьюнок и др. Обвивая стебли растения-опоры, они не только препятствуют их росту в толщину, но и, утолщаясь, сильно сдавливают опору, затрудняя передвижение по ней питательных веществ, нарушая развитие растения, на которое опираются. Особенно сильное воздействие, даже на древесные виды, оказывают лианы влажных тропических лесов. Очень сильно разрастаясь, они опутывают растение-опору корнями и стеблями, затеняют его, ломают крону, сдавливают и разрушают ствол, в конечном итоге губят его. В тропических лесах часто можно встретить лианы, поддерживаемые массивной «корзиной корней», образующейся на месте дерева-опоры. Высота такого «корневого ствола» лианы нередко достигает более 30 м. Внутри корневого кольца ствол дерева-опоры обычно гниет и погибает.

К прямому действию следует отнести и влияние растений друг на друга путем выделения различных физиологически активных веществ. Эта форма влияния была названа **аллелопатией** (от греч. *allelon* — взаимный и *pathos* — страдание, воздействие).

В настоящее время различают вещества, выделяемые высшими растениями (**колины** и **фитонциды**), и вещества, выделяемые микроорганизмами (**антибиотики**). Антибиотики (греч. *anti* — против и *bios* — жизнь) в большом количестве выделяют плесневые грибы, актиномицеты, водоросли и лишайники.

Колинами называются вещества, выделяемые высшими растениями, их подземными и надземными органами.

Среди колинов часто выделяют особую группу активных веществ — **фитонцидов** (греч. *phyton* — растение *caedo* — убиваю). Это чаще всего летучие вещества разной химической природы, обладающие способностью тормозить развитие других организмов. Благодаря фитонцидам растения невосприимчивы к некоторым заболеваниям. Например, черемуха летучими веществами, выделяемыми листьями, убивает различные виды простейших, отпугивает мух.

Большое количество летучих веществ, токсичных для многих микроорганизмов, выделяют можжевельник, сосна, тополь, эвкалипт. Микробы очень редко повреждают листья этих растений. Фитонциды и антибиотики, губительно действующие на другие организмы, выполняют в жизни фитонцидоносителей защитную функцию в борьбе с другими видами.

Пример. багульник болотный подавляет прорастание семян клюквы, корневища пырея своими выделениями задерживают прорастание семян культурных злаков, плоды яблони антоновки губят тлю.

Наибольшим действием обладают вещества, выделяемые растениями в период цветения. Очень высокой физиологической активностью отличаются и молодые растения. Некоторые виды, например таволга вязолистная, самые мощные фитонциды выделяют осенью.

Действуя на соседей химическими веществами, многие растения не только убивают патогенные микроорганизмы, отпугивают листоедов и других вредителей, но и «держат» вокруг себя незанятую другими растениями зону, называемую *фитогенным полем*. Злак луговик дернистый (щучка), достигший генеративного состояния, образует вокруг себя кольцо, где или вовсе нет других растений, или же их очень мало. Опыты показывают, что он обладает способностью химическим путем угнетающе действовать на проростки целого ряда видов.

Аналогичная картина наблюдается у многих степных видов. Растения, выделяя органические физиологически активные вещества, и после смерти не прекращают воздействия. Отмершая масса растений, разлагаемая гетеротрофами, создает определенную биохимическую обстановку, благоприятно или отрицательно воздействующую на другие организмы. Запаханые в почву остатки этих растений могут задержать развитие посевов и снизить урожай. Недаром опытные огородники советуют уносить с поля сорванные сорняки, потому что оставленные возле культурных растений, они вредят урожаю.

Легко образуются в корневых выделениях различные органические кислоты, например бензольная, кумаровая, галловая, хинная и другие. Все они высокоактивны. Присутствие их в почве делает практически невозможным совместное произрастание некоторых видов. Ядовитыми могут быть и вещества, образующиеся в почве в результате распада белков разных растений. Так, аминокислота валин, попадающая в почву из цитоплазмы растительных клеток, даже при очень малых концентрациях угнетает рост корней многих растений, например люцерны.

Выделения растений могут по-разному действовать на растения: угнетать рост и развитие корней, почти не влияя на стебли, или угнетать рост и развитие побегов, слабо влияя на скорость роста корней, могут стимулировать или замедлять развитие органов и, что также важно, оказывать влияние на растения путем участия в общем процессе почвообразования.

В природе часто наблюдается и положительное воздействие растений друг на друга. **Прямое положительное влияние** на высшие растения оказывают, например, грибы, образующие **микоризу**. Микоризообразование — широко распространенное в природе явление. В настоящее время микориза найдена более чем у 2000 видов высших растений. Её имеют большинство древесных и травянистых растений.

Тесное сожительство, или **симбиоз** приносит обоим организмам — высшему растению и грибу — известную пользу. Микоризные грибы получают от своего зеленого сожителя углеводы и витамины. Высший же симбионт в свою очередь, использует огромную всасывающую поверхность гриба для получения из почвы необходимой влаги и питательных веществ. Подсчитано, что поверхность соприкосновения клеток коры корня и гифы гриба, в эктотрофной микоризе в 10-14 раз больше, чем поверхность контакта с почвой клеток «голового» корня. Корневые волоски обеспечивают увеличение всасывающей поверхности корня лишь в 2-5 раз.

Увеличение поглощающей поверхности, создаваемое микоризой, благоприятно влияет на рост высших растений. Конечно, роль микоризообразующих грибов нельзя сводить только к прямому (контактному) влиянию на зеленые растения, т.е. лишь к деятельности гиф в корневых окончаниях. Следует учитывать и роль этих грибов в почвообразовательных процессах. Участвуя в переработке подстилки, поставляя в среду кислые и другие выделения, они оказывают весьма существенное влияние на весь режим питания высших растений. Особенно важен микотрофный способ питания в жизни молодых растений, их рост и развитие зависят от содержания в корнях микоризных грибов. Например, качественное состояние дубков прямо пропорционально их микоризности.

Тесное сожительство корней дерева (или травы) с грибом в микоризе создает благоприятные условия для жизни других организмов — спутников зеленых растений, в частности некоторых микробов.

Пример, для ризосферы дуба очень характерно присутствие таких микроорганизмов, как *Azotobacter chroococcum*, *Tricholoma legnorum*, *Pseudomonas fluorescens*, *Ps. liquefaciens* принимающих активное участие в переработке корневых выделений, корнепада (отмерших частей корней и корневых волосков) и органических выделений гриба. Наличие этих микроорганизмов в ризосфере заметно улучшает рост семян древесных растений.

Пример, масса трехлетних бактеризованных дубков на 22% превышает массу контрольных, не бактеризованных. Интересно, что образовавшийся в ризосфере комплекс микроорганизмов служит для высших растений своеобразной «оборонительной линией», защищающей их от проникновения патогенных грибов. Этот биологический барьер создается при помощи антибиотиков, выделяемых микроорганизмами. Положительное действие азотобактера на рост дуба проявляется и косвенным образом: способность бактерий продуцировать вещества, необходимые для роста и развития микоризных грибов, благотворно влияет на микотрофного сожителя дуба.

Таким образом, пользу извлекают оба организма — и зеленое растение, и грибы, которые поселяются на его корнях. Мало того, оба они, меняя среду, например состав почвы, режим влажности в ризосфере, создают благоприятные условия для поселения бактерий и даже животных (многие виды простейших, различные нематоды, клещи и ногохвостки), питающихся бактериями и грибами или выделениями корней и грибов. Этот пример показывает сложность фитоценологических отношений в природе, при которых трудно отделить прямое влияние организмов друг на друга от косвенного.

Вопрос 3. Средообразующее действие растений

Примером **косвенного воздействия** является средообразующая роль растений. Влияние растений на среду обитания велико. По сути дела, давая характеристику тому или иному местообитанию организмов, мы говорим об условиях жизни, созданных в

большой мере самими растениями, преобразующими особым образом комплекс абиотических условий окружающей среды. Условия жизни в ельнике созданы елью и сопутствующим ей комплексом различных видов микроорганизмов, грибов, животных.

Растения, которые в основном определяют специфичность местообитания природного сообщества, по предложению Г.И. Поплавской и В.Н. Сукачева называют **эдификаторами** (греч. *aedificator* — строитель).

Пример. береза, поселяясь на вырубках хвойных лесов, т.е. на оподзоленных почвах, своей эдификаторной деятельностью вскоре очень сильно изменяет их. Поглощая минеральные вещества из почвы, она возвращает многие из них в виде опада (листьев, корневых волосков, кончиков корней, кусочков коры, веток и др.).

Особенно интенсивно береза вовлекает в круговорот азот и зольные элементы. В почве, обогащенной азотом и кальцием, усиливаются процессы нитрификации. В связи с этим возрастает зольность подстилки и уменьшается кислотность. Обогащаясь гумусом, почва улучшает структуру, изменяет окраску, становится более темной. Поэтому весной такая почва раньше оттаивает и лучше прогревается. Это в свою очередь ведет к существенному повышению биологической активности почвы. Оживляется деятельность почвенной фауны и флоры, увеличивается скважность и адсорбционная способность верхних слоев. В результате подзолистые почвы вырубки хвойных лесов переходят в дерново-подзолистые, а при длительном существовании березняков — даже в дерновые (А.А. Ниценко, 1972)

Последние характеризуются особым населением, которое во многом отличается от того, которое жило здесь раньше, до поселения березы. Но не только через почвообразование береза проявляет свою эдификаторную деятельность: затенение, создаваемое ее кронами, влияние в связи с этим на световой, водный и температурный режимы, присутствие в сообществе организмов, сопутствующих березе (ее паразиты, различного рода фитофаги и др.), — все это усиливает ее воздействие на окружающую среду.

Средообразующее действие разных растений различно. Одни из них являются очень сильными эдификаторами, другие — слабыми. Сильным средообразующим действием обладают ольха, осина, дуб, ель, мхи, особенно сфагнум; из трав — бобовые, злаки, мать-и-мачеха, пижма, полынь, спорыш, мокрица, сныть и др.

Средообразующее действие растений по-разному сказывается на разных видах.

Пример. условия, которые создает ель, для одних растений благоприятны, для других — угнетающи. Возьмем для сравнения кислицу и землянику. Та и другая часто встречаются в ельниках. Кислица обыкновенная в еловых лесах, особенно на хорошо дренированных почвах, образует сплошной ковер. Растение хорошо цветет, плодоносит. Сильное плодоношение и вызревание семян указывают на хорошее состояние кислицы в этих местообитаниях. Но как только ельник вырубают, кислица быстро, в течение 2-3 лет выпадает из травостоя, формирующегося на вырубке, уступая место другим видам, например таким, как земляника. Сохраняются лишь отдельные экземпляры, нашедшие укрытие вблизи стволов оставшихся деревьев.

Иное наблюдается у земляники. У тех растений, которые встречаются в ельнике, весьма хилый и угнетенный вид: листья довольно тонкие, почти нет цветоносных побегов, а если развиваются, то обычно слабые, с мелкими цветками. На генеративных побегах не более 1-3 цветков и лишь кое-где можно найти плоды, которые, как правило, оказываются мелкими, суховатыми. Все это свидетельствует о том, что это растение, хотя и живет в еловом лесу, испытывает явное угнетение из-за условий, создаваемых елью. С вырубкой ели исчезает важный средообразующий элемент, и земляника в большинстве случаев преобразуется — у нее разрастаются усы, дающие много сильных дочерних побегов, и растение быстро занимает территорию. Его внешний облик, обильное цветение (на одном генеративном побеге может развиваться до 10 цветков), размеры плодов и сила вегетативного возобновления показывают, что здесь, в отсутствие затенения, создаваемого елью, земляника находится в благоприятных условиях.

Вопрос 4. Средообразующее действие животных

Животные, как зоогенный фактор, также очень существенно оказывают влияние на окружающую их среду, производя в ней значительные изменения.

Пример, с дарвиновских времен широко известна роль дождевых червей в почвообразовательных процессах; на мельницах и элеваторах с большим количеством зерна наличие там зерноядных насекомых вызывает иногда повышение температуры на 25 °С по сравнению с окружающей средой (А.К. Бродский, 1992).

Белая медведица на острове Врангеля, залегая на зимовку в ледяную берлогу, изменяет там своим присутствием температуру, притом настолько, что к моменту рождения медвежат температура в берлоге более чем на 40° выше в сравнении с наружной (СМ. Успенский, 1978).

Очень разнообразное влияние животные оказывают на растительный мир. Животные влияют на растения по-разному. Насекомые-опылители в поисках пищи садятся на цветок, пачкаются в пыльце и, перелетая на другой цветок, осуществляют перекрестное опыление. В этом отношении **«пища как экологический фактор»** обеспечивает взаимодействие между организмами. Такое же большое значение в жизни растений имеют животные, распространяющие плоды и семена.

Птицы, различные млекопитающие (овцы, медведи, олени, крупный рогатый скот, грызуны, ежи, слоны, обезьяны и многие другие), черепахи, муравьи и т.д. способствуют распространению растений на большие расстояния. Роль животных в этом процессе может быть различной.

В одних случаях семена или плоды распространяются путем случайного прикрепления к животным (к шерсти, перьям, лапам, клювам и т.п.) или во время заготовки животными запасов пищи, при постройке гнезд и жилищ.

В других случаях распространение семян бывает связано с поеданием плодов животными. При этом значительная часть семян, проходя через пищеварительный тракт животных, гибнет, но некоторые остаются неповрежденными и, попав в землю, прорастают.

Пример, побывав в пищеварительном тракте крупного рогатого скота, сохраняют способность прорасти более половины семян подорожника ланцетолистного и более четверти семян ромашки непахучей. Пройдя через пищеварительную систему свиньи, сохраняют всхожесть большинство семян мари белой и щавелька мышиного. Воробьи с пометом распространяют семена спорыша (горец птичий), крапивы жгучей, мятлика однолетнего и других. На Галапагосских островах растет многолетний томат, у которого путем самосева прорастает не более 1 % семян. Но если плоды поедают гигантские черепахи, жительницы этих островов, и они остаются в их пищеварительных органах 2-3 недели, то количество прорастающих семян увеличивается до 80 %. Установлено, также, что семена черники и брусники для прорастания также должны пройти через кишечный тракт животного, а семена вероники, голубики, рябины лучше прорастают в тех случаях, когда они попадают в почву с экскрементами птиц. При этом экскременты служат для проростков не только источником питательных веществ, а способствуют изреживанию густого Мохового покрова и тем благоприятствуют укоренению молодых растений и их развитию. Множество сорных трав на лугу появляются в тех местах, где был оставлен коровий помет. То же наблюдается в естественных растительных сообществах. Например, с пометом зайцев в лесу появляется много сорняков. Многие ягодные растения в лесах умеренного пояса нашей страны распространяет медведь. На местах старых медвежьих экскрементов развиваются густые всходы черемухи, малины и других видов.

Большую роль в распространении растений играют муравьи.

Пример, кандыки, чистотел, копытень, ожика, фиалки, вероники, хохлатки и другие даже имеют на семенах особые выросты (*элайосомы*) для привлечения муравьев. Элайосомы, богатые маслом или сахаристые, служат им лакомой пищей. Муравьи несут добычу к себе в жилище, но иногда теряют ее или, откусив питательные придатки, бросают семена (иногда даже по пути к муравейнику) и тем самым осуществляют распространение этих растений.

Способствуя распространению семян, животные в то же время их уничтожают.

Пример, клест и белка не заглатывают семена и плоды, а очищают их от кожуры, расклевыывают и разгрызают. Много семян уничтожают мышевидные грызуны, зерноядные птицы.

Животные наносят серьезные повреждения и вегетативным органам растений.

Пример, глухари ощипывают хвою и почки сосны и ели, мышевидные грызуны и зайцы «окольцовывают» стволы деревьев, тем самым способствуя внедрению в них стволовых вредителей. Бобры, питаясь древесиной деревьев, главным образом осины, довольно быстро изреживают ее насаждения. Лоси и олени, помимо обдирания коры на деревьях, объедают верхушки у кустарников и древесного подроста, вызывая кривоствольность растений. Массовое уничтожение молодых деревьев приводит к изменению состава растительности и даже к смене биогеоценоза.

Подобных примеров действия зоогенных факторов в природе можно привести много, особенно если вспомнить о насекомых, среди которых имеется колоссальное количество самых различных вредителей, наносящих большой ущерб различным органам растений.

Насекомые или поедают органы растений — почки, листья, бутоны, плоды, корни и т.д., или высасывают из них растительные соки. Все это приводит к ослаблению растений. А вводимые насекомыми в ткани растений при сосании выделения слюнных желез часто разрушают крахмальные зерна и вызывают ненормальное накопление глюкозы в клетках и т.д. В результате происходит задержка в развитии растений. Особенно вредно для растений уничтожение хвои и листьев. Сосна при большой потере хвои еще может оправиться, а ель — как правило, нет. Особенно чувствительна к повреждению хвои пихта сибирская. Наиболее устойчивы кедр сибирский и лиственницы, особенно лиственница даурская, но и их часто поражают вредители.

Потеря хвои и листьев и обусловленное этим ослабление растений способствуют быстрому заселению деревьев стволовыми вредителями. Короеды, златки, некоторые жуки-усачи и другие вторичные вредители быстро нападают на ослабленные деревья. Иногда их бывает так много, что кора пораженных деревьев выглядит густо продырявленной.

Насекомые (тли, трипсы, клопы и др.) не только отсасывают у растений питательные вещества, но и переносят возбудителей заболеваний. Вирусную болезнь табака рябуху передают тли и табачный трипе, мозаику свеклы распространяет свекловичный клоп, вирус мелкоплодной вишни переносят цикады.

Много вреда растениям наносят землерои. Слепушонки, суслики и другие поедают не только надземные части растений, но и подземные — клубни, луковицы, корневища. Утратив их, растения теряют способность к вегетативному возобновлению или погибают. Это приводит к выпадению из травостоя ряда видов.

Пример, очень большие опустошения производят в растительном покрове пустынных пастбищ Средней Азии долгопалый суслик и песчанка. Суслик в течение вегетационного периода уничто-

жает до 60 % побегов осоки вздутой, являющейся там основным компонентом растительного покрова, а в кладовых песчанки находили запасы бульбочек луковичного мятлика массой до 1240 г. (Ю. А. Дубровский, 1978). Крот питается животной пищей, преимущественно дождевыми червями, но, проделывая ходы в почве, обрывает корни многих растений, способствует иссушению корней и почвы. На его выбросах — кротовинах — часто поселяются сорняки, мхи. В то же время кроты оказывают на растения и положительное влияние, уничтожая многих корневых вредителей, например личинки щелкуна.

Значительным зоогенным фактором в природе выступают копытные. Помимо прямого действия (поедание надземных частей растений и вытаптывание) они оказывают на растения и большое косвенное влияние: уплотняют почву, вносят в нее экскременты и тем обогащают почву органическими и минеральными веществами. Таким образом, копытные существенно влияют на весь процесс почвообразования в данном местобитании, а также на водный режим и аэрацию подземных органов растений, на рост и развитие надземных частей. Полагают, что кущение у злаков появилось в процессе эволюции под воздействием травоядных животных, особенно копытных.

Влияние животных проявляется очень многообразно и, в частности, заметно сказывается на регулировании численности видов в биогеоценозах.

Пример, в лесах Беловежской пущи в настоящее время растет большое количество экземпляров волчьего лыка (*Daphne mezereum* L). Внешний вид растений, их обильное плодоношение свидетельствуют о хорошем жизненном состоянии этой популяции. Увеличению численности волчьего лыка, вероятно, способствует отмечающаяся там в последние годы высокая плотность копытных животных, питающихся веточным кормом. Олени, косули, зубры, совсем не едят волчьего лыка, но поедают много других кустарников и подрост лиственных древесных пород (Пономарева И.Н., 1978). В результате конкурентные связи волчьего лыка в биогеоценозе ослабли, что привело к увеличению численности его популяций. Кроме того, у многих видов кустарников повреждения привели к снижению плодоношения, что повлекло за собой сокращение разнообразия плодов в лесном биогеоценозе. Это, вероятно, вынудило плодоядных животных (прежде всего птиц) включить в свой рацион плоды волчьего лыка и тем самым способствовать его массовому распространению по обширной территории Беловежской пущи.

Таким образом, даже сам факт непоедаемости растения животными косвенным образом содействует увеличению численности вида на данной территории и тем, следовательно, способствует своеобразию целого ряда процессов во всем биогеоценозе.

Вопрос 4. Приспособленность организмов к биотическим факторам

Влияние биотических факторов вызывает, конечно, у организмов целый ряд приспособительных реакций со стороны растений и животных. Так, в ответ на затенение, которое появляется с разворачиванием листьев древесных пород в лесу, многие светолюбивые виды в процессе эволюции перешли к эфемероидному типу развития генеративных побегов с коротким периодом цветения ранней весной. Среди них: гусиный лук желтый, ветреница дубравная, ветреница лютичная, медуница неясная, различные хохлатки и другие виды. Особые ритмы сезонной активности, сходные с хозяином, приобрели организмы, паразитирующие на растениях.

Как приспособление к частому отчуждению побегов при стравливании скотом у луговых и пастбищных растений появились высокая побегообразующая способность и особый ритм в развитии генеративных побегов. Усиление выделения биологически актив-

ных веществ (фитонцидов) при ранении растений также носит приспособительный характер как действенный способ защиты от вредителей и паразитов.

В природе у совместно обитающих растений, животных, грибов и бактерий наблюдаются разнообразнейшие взаимоотношения, которые обеспечили формирование многочисленных и различных приспособлений к совместной жизни. Все их можно объединить в три группы приспособлений: **топические** (лат. *topos* — место) — приспособления живых организмов на основе совместного обитания; **трофические** — на основе питания; **генеративные** — связанные с процессом размножения.

Разнообразие действия биотических факторов в природе огромно. В большинстве случаев при постоянном и регулярном их действии биотические факторы вызывают у взаимодействующих организмов (и видов) специфические черты приспособленности: анатомо-морфологические, физиологические, поведенческие, ритмологические и другие. Все они возникли исторически, путем сопряженного исторического развития (коэволюции) при совместном сосуществовании организмов. Кроме того, влияя прямо и косвенно, полезно и вредно, воздействуя на внутривидовом и межвидовом уровнях, биотические факторы всеми своими сторонами обеспечивают совместное (биогеоценотическое) существование огромного количества видов на небольшой занимаемой поверхности. В этом отношении роль биотических факторов в природе велика

Лекция 3.6. Антропогенные факторы

Вопрос 1. Общие представления об антропогенном факторе

Вопрос 2. Отклик организмов на действие антропогенного фактора

Влияние человека как экологического фактора в природе велико и чрезвычайно многообразно. В процессе своей деятельности человек создал большое количество самых разнообразных видов культурных растений и домашних животных, воздвиг искусственные биогеоценозы и существенным образом преобразовал естественные природные комплексы. На многих территориях он создает особые, часто почти оптимальные условия жизни многим видам, создал свою среду обитания.

Произведя громадное разнообразие сортов и видов растений и животных, человек способствовал появлению у них новых свойств, обеспечивающих им выживание в неблагоприятных условиях, в борьбе за существование с другими видами и невосприимчивость к воздействию патогенных организмов.

Своей деятельностью человек вызывает глубокие изменения и в **биогеоценозах**. При этом изменения, осуществленные им, создают для одних видов благоприятные условия размножения и развития, для других — неблагоприятные. В результате между видами возникают новые численные отношения, перестраиваются пищевые цепи, появляются приспособления, необходимые для существования организмов в измененной среде. Действия человека обогащают или обедняют сообщества.

Воздействие человека в природе может быть **сознательным** (специальным) и **необдуманым** (случайным).

Сознательно человек создает новые биогеоценозы, выводит высокопродуктивные и устойчивые к заболеваниям формы, расселяет одни виды и уничтожает другие. Эти воздействия часто носят положительный характер, но нередко они являются отрица-

тельными. **Пример:** необдуманное расселение многих растений, животных, различных микроорганизмов, загрязнение среды, хищническое уничтожение целого ряда видов и т.п.

К **случайным** относятся те воздействия, которые происходят в природе под влиянием человеческой деятельности, но не были заранее предусмотрены и запланированы им: случайный завоз различных организмов с грузом, с пищевыми продуктами, распространение различных вредителей, паразитов, непредвиденные последствия, вызванные сознательными действиями в природе, например, нежелательные явления, вызванные осушением болот, постройкой плотин, распашкой целины, выпасом скота, орошением, выкашиванием, вырубкой леса, застройкой территории и т.п.

К этому следует добавить еще промысел животных, их акклиматизацию (интродукцию) и реакклиматизацию, многообразные формы растениеводческой и животноводческой деятельности, мероприятия по защите растений, охране редких и экзотических видов и т.п. Даже одно перечисление этих воздействий на природу показывает грандиозность антропогенного фактора. И почти все это совершается на протяжении длительной истории существования человека.

Сейчас ни один из экологических факторов не оказывает столь существенного, многообразного и всеобщего, т.е. планетарного влияния, как человек, хотя это наиболее молодой фактор из всех воздействующих на природу. Влияние антропогенного фактора усиливается. С момента появления человека на Земле и в настоящее время оно стало настолько широким, что практически сейчас на нашей планете нет сообществ, на которых в той или иной степени не отражалось бы влияние человека, имея в виду не только сухопутные биогеоценозы, но и водные. Изменения происходят не только в макромасштабах, но и у отдельных видов.

Пример, только распашка целинных земель показала интересные изменения в населении биогеоценозов тех мест. Так, распаханность целинных земель, по данным В.В. Яхонтова (1962), между станциями Джизак и Ростовцево дало почти полное вытеснение саранчевых насекомых, таких как атбасарка, мароккская кобылка, ибо они откладывают свои яйца лишь в плотные, сильно задерненные почвы. Заметно сократилось число проволочников, так как в рыхлых почвах их больше стали уничтожать хищные жуки (карабиды), последних, в свою очередь стало намного больше. Распашка и орошение целины под посевы привели к полному искоренению термитов на освоенных землях Голодной степи и в зоне Северного туркменского канала.

С другой стороны, на освоенных землях, на посевах злаковых культур стали в больших количествах размножаться пшеничный трипс, злаковые тли, некоторые виды клопов, например вредная черепашка, различные виды стеблевых блошек, толстоножка и др. Многие из этих видов оказались представленными такой большой численностью, что стали доминирующими, тогда как коренные, ранее существовавшие здесь виды исчезли или были оттеснены в крайние условия, или же были смещены в другие экологические ниши.

Изменения коснулись не только животного населения, изменилась растительность, состав микрофауны и микрофлоры, изменились многие звенья в цепях питания.

Интересно, если сравнить соотношение видов в естественных биоценозах, мало тронутых влиянием человека, с нарушенными, «окультуренными» биогеоценозами или с агробиоценозами, то мы увидим, что в ненарушенном всегда присутствует много различных видов. Их влияние не вызывает особенно существенных изменений, так как это все представители различных экологических ниш, выполняющие неодинаковое действие

в биогеоценозе. Они предъявляют различные требования к средствам жизни, имеют разные жизненные формы и своеобразные ритмы развития и потому все «уживаются» на одной и той же территории, а сама экосистема сохраняется в более или менее равновесном состоянии.

Появившееся влияние человеческой деятельности, например, выпас скота, сразу же приводит к выпадению из биогеоценоза ряда видов. В результате на данной территории размещается сообщество с малым числом видов растений, не поедаемых скотом, каждый из которых представлен значительной численностью. Возникший подобным образом биогеоценоз мало устойчив, он легко подвергается различным флуктуациям (колебаниям) численности популяций, что приводит к большим сдвигам в биогеоценозе. Усиливающееся действие фактора (выпас) может вызвать глубокие изменения биогеоценоза вплоть до полной его деградации.

Вопрос 3. Отклик организмов на действие антропогенного фактора

Деятельность человека вызывает целый ряд приспособительных реакций и со стороны организмов. Появление сорняков, придорожных растений, амбарных вредителей и других подобных им является следствием естественного отбора как приспособления организмов к человеческой деятельности в природе. При этом появились организмы, которые полностью или почти полностью утратили связь со свободной природой, например, амбарный долгоносик, некоторые мучные жуки из рода Триболиум и др.

Многие местные виды приспособляются не только к жизни в условиях агробиоценозов, но и вырабатывают особые приспособительные черты строения, приобретают ритмы развития, соответствующие условиям жизни на обрабатываемых территориях, способные выдерживать уборку урожая, различные агротехнические мероприятия (система обработки почв, севообороты, сортировка семян), химические средства борьбы с вредителями.

У многих организмов, в ответ на химические методы борьбы, проводимые человеком, появилась устойчивость к различным инсектицидам, обусловленная появлением особых, видоизмененных по химическому составу, липоидов, способностью жировой ткани растворять и накапливать в себе значительное количество яда, а также в связи с усилением ферментативных реакций в обмене веществ, способностью превращать ядовитые вещества в нейтральные или неядовитые. К числу приспособлений, появившихся у организмов в связи с человеческой деятельностью, относятся, например, сезонные миграции синиц из леса в город и обратно.

Интересно, что зимой в городах эти птицы с поразительной тщательностью (и регулярностью) обследуют одно окно жилого дома за другим. При этом в поисках корма сдирают клювом бумажную упаковку с коробок, пакетов, банок и других предметов, по внешнему виду очень далеких от «привычных» кормовых объектов, встречающихся им в условиях леса. Примером влияния антропогенного фактора может служить также способность скворцов занимать под гнезда скворечники. Искусственным домикам скворцы отдают предпочтение даже в том случае, когда рядом на дереве имеется дупло.

Подобных примеров можно привести много, и все они свидетельствуют, что влияние человека является чрезвычайно мощным экологическим фактором глобального масштаба. Человек уже уничтожил 2/3 площади лесов на планете и много видов живот-

ных и растений. На громадных площадях он заменил естественный растительный покров выращиванием культурных растений, а крупных представителей фауны — домашними животными. В природную среду внесены тысячи новых (синтезированных) химических веществ. Человек, как житель биосферы, живет за счет природы. Потому он сам и все людское общество оказывают многостороннее и глубочайшее воздействие на природу.

Пример, Б.Г. Иоганзен (1979) все это целенаправленное мощное антропогенное влияние в живой природе делит на 4 группы: 1) использование и истребление; 2) возделывание и приручение; 3) интродукция и акклиматизация; 4) селекция новых форм организмов.

Одновременно с этим человек своей производственной деятельностью целенаправленно, но во многом непредвиденно и очень сильно влияет на живую природу и окружающую среду, разрушает местообитания живых организмов и изменяет ареалы многих видов. Особенно велико такое влияние на среду обитания живых организмов: сбросом промышленных и бытовых отходов в окружающую среду, нарастающее загрязнение воды, почвы, атмосферы и всей природы в целом.

Пример, установлено, что выбросы диоксида серы (SO_2) сталелитейными заводами в Канаде повлекли за собой гибель растительности в радиусе 8 км от источника, причинили большой ущерб деревьям и кустарникам на расстоянии 16 км и создали опасность для природных сообществ в радиусе 30 км от источника. Встречающиеся теперь повсеместно и часто кислотные дожди (с pH менее 4) ранят листву у растений, разрушают растительный покров, губят молодь ценных рыб в водоемах, вымывают катионы из почвы, подавляют модификаторы.

Модификаторы — это химические компоненты среды, которые влияют на физиологию и поведение, активность организмов-редуцентов. Такими свойствами обладает большинство пестицидов, фунгицидов, используемых человеком для защиты сельскохозяйственных культур, и загрязняющие вещества в виде тяжелых металлов. Ионы меди, цинка, кадмия, никеля и других являются сильными фунгицидами, замедляющими процесс разложения в подстилке.

Активное разрушение природных экосистем и постройка на их местах городов, промышленных и сельскохозяйственных предприятий, транспортных путей уже привели к исчезновению многих видов растений и животных.

Эти и многие, многие другие примеры свидетельствуют о противоречивом, чрезвычайно мощном и часто внезапном влиянии антропогенных факторов в живой природе, жизни самого человека и человечества, в существовании всей планеты Земля. Важно подчеркнуть, что на воздействие природных абиотических и биотических факторов, обычно носящих циклический, постоянный характер, у живых организмов имеются выработанные в процессе эволюции приспособительные свойства, тогда как на многие антропогенные воздействия, обычно действующие внезапно и нерегулярно, у живых организмов таких приспособлений нет. В этом тоже проявляются особенности действия антропогенных факторов, о чем люди должны всегда помнить и учитывать, планируя ту или иную деятельность в природе.

Тема 4

ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ ЭКОЛОГИИ ОРГАНИЗМОВ (АДАПТИВНАЯ МОРФОЛОГИЯ ОРГАНИЗМОВ)

Лекция 4.1. Экологические адаптации организмов

Лекция 4.2. Ритмы жизни организмов

Лекция 4.3. Жизненные формы организмов

Лекция 4.1. Экологические адаптации организмов

Вопрос 1. Понятие об адаптации организмов

Вопрос 2. Типы адаптаций

Вопрос 3. Экологические группы организмов

Вопрос 1. Понятие об адаптации организмов

Одна из важнейших проблем экологии — изучение механизмов, лежащих в основе **приспособления** (адаптации) организмов к факторам внешней среды. Под адаптацией (лат. *adaptation* — приспособление, прилаживание) понимается совокупность морфофизиологических, поведенческих, популяционных и других особенностей данного биологического вида, обеспечивающая возможность специфического образа жизни организмов в определенных условиях внешней среды.

Адаптации обеспечивают уравнивание свойств живого организма с постоянными или изменяющимися условиями среды. В зависимости от длительности и повторяемости этих изменений адаптации могут носить циклический характер и быть более или менее стойкими. Сам термин «адаптация» характеризует наличие приспособлений, а не выявление механизмов, лежащих в его основе. Однако все адаптации формируются только путем эволюции при участии естественного отбора в процессе взаимодействия организмов со средой обитания.

«Организм и среда» — это словосочетание отображает систему основополагающего взаимодействия живой и неживой природы. Все организмы, приспособившись к условиям среды в конкретном индивидуальном выражении, проявляют в общей стратегии жизни свои специфические функции живого, реализуют свойства вида (популяции) по своим особым законам и свойствам. Поэтому знакомство с явлением адаптации у организмов позволит понять особенности жизнедеятельности живых организмов, их способность к выживанию в постоянно меняющихся условиях окружающей среды и выяснить пределы возможности существования и развития вида (популяции) в природе, разработать мероприятия по их использованию, разведению и сохранению.

В раскрытии этих процессов и явлений наука экология сделала много ценных обобщений и выводов, поясняющих как организмам, а, следовательно, и видам удается выживать в постоянно изменяющихся условиях внешней среды.

Следует отметить, что существование организмов и их успешное развитие всегда зависит от условий среды обитания и от пределов толерантности (лат. *tolerantia* — терпение) свойств этих организмов.

Среда, окружающая организмы, постоянно полна всевозможными изменениями: смена времен года, смена дня и ночи, частые непредсказуемые изменения погоды, раз-

ногодичные климатические колебания, многообразнейшее антропогенное воздействие. Поэтому выживание организмов прямо зависит от того, как они могут справляться со всеми этими изменениями среды. Тем более, что диапазон жизнеспособности организма и его толерантность ограничены сравнительно узким диапазоном предела выносливости вида, закрепленным в наследственности.

Оказывается, организмы, взаимодействуя со средой обитания, способны отчасти изменять и даже контролировать условия среды, приспособлявая их к своим потребностям жизни.

Пример. Самец одного из видов сорных кур — «Большеное» (*Megarodiidae*), живущих в Австралии и на островах Малайского архипелага, перед началом размножения роет глубокую яму и заполняет ее растительным опадом — ветками и листьями, создавая таким путем большую кучу. Высота созданной им кучи может достигать 1 м и более. За счет гниения растительного «мусора» постепенно температура внутри кучи значительно повышается. Тогда самка откладывает яйца в вырытые самцом ходы. Интересно, что после этого самец неотлучно находится около такого гнезда. Если температура в нем повышается очень сильно, то он разваливает кучу и охлаждает гнездо, если, наоборот, температура снижается — он снова все сгребает в кучу и сверху насыпает еще слой веток и листьев. И так в течение двух месяцев до проклевывания птенцов. Южноамериканская квакша цветная (*Hyla faber*) в период размножения на мелководьях пресных водоемов строит из ила запруды (кольцевой вал), куда откладывает икру. Зимородки, ласточки береговушки, некоторые буревестники выкапывают норы для гнезда. Африканские общественные ткачики (*Ploceidae*) устраивают колониальные гнезда под одной общей крышей, сплетенной птицами и служащей им хорошей зонтичной защитой в период дождей, с которым совпадает время гнездования ткачика.

Муравейники, термитники, разнообразные гнезда птиц и насекомых, норы, вырытые животными, а также кучность всходов березы, густые заросли побегов иван-чая, мокрицы (звездчатки средней) и многие другие примеры эдификаторных свойств свидетельствуют, что организмы, изменяя (создавая) условия окружающей среды, приспособляют их к своим потребностям и тем обеспечивают благоприятность своего существования, выживания во внешней среде.

Однако главное, благодаря чему организмы выживают в природе, способность быстро реагировать на воздействие окружающей среды и изменять свои свойства, если изменения условий среды длятся на протяжении большого периода времени. В обоих случаях организм «подлаживается» (адаптируется) к среде, приводя свою структуру и функции в соответствие с новыми условиями и поддерживая свойственный ему **гомеостаз**.

Гомеостаз (греч. *homois* — подобный, одинаковый и *stasis* — неподвижность, состояние) — **способность организма как системы противостоять изменениям (наружным и внутренним) и сохранять динамическое равновесие состава и свойств**, т.е. поддерживать устойчивое состояние.

Вопрос 2. Типы адаптаций

Первоначально на изменения в среде организм реагирует рядом молниеносно идущих реакций, служащих для сохранения своего внутреннего гомеостаза (устойчивого состояния) и поддержания его организменных функций на оптимальном уровне. Например, в оборонительной реакции от нападающего хищника организм-жертва испытывает стресс. Это сразу сопровождается ограничением дыхания из-за торможения дыхательного центра (А.Д. Слоним, 1971). При этом в организме практически сразу же возникает нехватка кислорода. Это состояние сопровождается значительным уменьшением мышечного тонуса, а, следовательно, и понижением кислородного запаса. В итоге зверек

жертва (мышь или полевка, садовая соня) «замирают» на месте. Такое замирание грызунов часто спасает их от некоторых хищников, замечающих лишь движущуюся жертву.

Пример. Наиболее ярко пассивно-оборонительная реакция среди сухопутных млекопитающих наблюдается у ежей. Она представлена реакцией скручивания тела в шар. Оказывается, как пишет этот автор, скручивание у ежа сопровождается не только изменением позы, но и резким сокращением пространства дыхательных путей из-за погружения рта и носа в полость, ограниченную сокращающейся кольцевой кожной мышцей. Возникающая таким образом физиологическая гипоксемия при скручивании, приводит к расслаблению скелетной мускулатуры, деятельность которой находится в состоянии функционального антагонизма с кожно-мышечным аппаратом ежа. Установлено, что кратковременное 15-минутное скручивание у ушастого ежа вызывает снижение потребления кислорода в среднем на 43,5%, по сравнению с раскрученным состоянием. При этом наблюдается прогрессирующая гипоксемия. Процент насыщения кислородом артериальной крови тем ниже, чем дольше продолжается состояние скручивания.

Среди адаптации, наблюдают *морфологические, анатомические, физиологические, ритмологические, поведенческие* и другие приспособления организмов к условиям среды обитания. Все они, в том числе поведение организма, проявляются как составляющие физиологических адаптаций — наследственно обусловленных и возникающих в процессе индивидуальной жизни организма.

Пример. Некоторые экологи, исходя из времени воздействия среды на организм, различают три типа адаптации:

1. Быстрые («острые») изменения в регуляции функций, возникающие в ответ на внешние и внутренние сдвиги, продолжительностью от нескольких секунд до нескольких минут, а иногда и часов.
2. Слабые адаптивные ответы организма на изменения во внешней среде; они включают острые и обратимые процессы и те, что протекают в течение всей индивидуальной жизни организма. Продолжительность этих сдвигов — от 1-2 часов до нескольких лет.
3. Адаптации в эволюционном аспекте, т.е. черты приспособленности, обусловленные генетическими свойствами организмов, выработавшимися у них в процессе эволюции — чрезвычайно медленного процесса, вовлекающего ряд поколений и растянутого во времени на миллионы лет.

В этой классификации сделана попытка отделить элементы адаптации *врожденных* (т.е. наследственно закрепленных свойств вида и генотипа особи) от *приобретенных* в течение онтогенеза — индивидуальной жизни организма.

К группе онтогенетических адаптации относятся изменения гормональных отношений (например, стресс), различные тканевые и клеточные процессы, связанные с поддержанием общего уровня физиологических реакций организма, которые обеспечивают гомеостаз и нормальную жизнедеятельность, свойственные особям данного вида.

Важнейшими адаптациями организмов к условиям среды являются: термическая, осмотическая, окислительно-восстановительная, пищевая (ферментативная), поведенческая и др. Они свойственны фактически всем без исключения живым существам, в том числе и растительным организмам. При этом можно говорить о разных типах адаптации, охватывающих различные уровни регулируемых систем — клеточный, тканевый, органический и уровень целостного организма.

Так, участие в приспособительных реакциях специфических белков в качестве ферментной системы, избирательная проницаемость цитоплазматических мембран, способность к удержанию отдельных ионов (кальций), использование потенциальной

энергии фосфатов (АТФ и АДФ) в процессе обмена веществ, ускорение или замедление фотосинтезирующих процессов под воздействием факторов внешней среды — служат примером **клеточных адаптаций**. Также и **тканевые адаптации** обнаруживаются по отношению к колебаниям температуры тканей, снабжению их кислородом, содержанию воды и ионного состава, содержанию углекислого газа. К **организменным адаптациям**, кроме изменений в клетках и тканях, отдельных органах, относятся изменения двигательного поведения (миграция, укрывание, зарывание, обездвиживание и пр.).

Следует отметить, что у организмов с постоянной температурой тела (теплокровные, или **гомойотермные** животные) обычно адаптации связаны с вовлечением регуляторных механизмов, поддерживающих температурный гомеостаз, а у организмов с непостоянной температурой тела (холоднокровные, или **пойкилотермные** животные) адаптации «настраивают» свое физиологическое состояние на тот или иной определенный уровень жизнедеятельности, наиболее соответствующий условиям внешней среды.

Чрезвычайно ярко выражены клеточные, тканевые и организменные адаптации у некоторых насекомых при воздействии низких температур. Многие из насекомых при небольших заморозках погибают, но особи целого ряда видов хорошо переживают зиму, впадая в спячку. При этом они способны переносить значительное переохлаждение тела, когда температура внешней среды понижается до -20 – -25°C мороза, а нередко и -30°C – -35°C . Выживание обеспечивается тем, что в клетках и тканях к зимнему периоду спячки накапливается значительная концентрация защитных растворов, подобных глицеролу, способному понижать точку замерзания примерно на $+20^{\circ}\text{C}$.

Вопрос 3. Экологические группы организмов

Виды, обладающие приспособительными свойствами по отношению к режиму действия какого-либо фактора внешней среды, объединяют в так называемую **экологическую группу**.

Пример. По отношению к условиям увлажнения выделяют экологические группы: гидатофиты, гидрофилы, гигрофилы, мезофилы и ксерофилы; к режиму освещения — светолюбые (гелиофилы), тенелюбы (сциофилы) и теневыносливые (факультативные гелиофилы), а животных по этому фактору обычно делят на группы: дневные, ночные и сумеречные. Выделяют экологические группы по отношению к теплу, к типам почв, солености воды, по отношению к пище (например, зерноядные, всеядные, насекомоядные) и пр. Во всех случаях представители той или иной экологической группы имеют адаптивные свойства конвергентного (лат. *converge* — приближаюсь, схожусь) характера, выражающие сходство разных видов по отношению к данному фактору, что проявляется в их анатомии, морфологии, физиологии, поведении, ритме и географии (распространении по земному шару).

В результате векового влияния экологических факторов и приспособительных реакций живых существ возникает поразительное соответствие двух систем: организмов с окружающей средой. Это соответствие выражается в виде особого анатомо-морфологического строения и физиологии, способах нарастания, питания, выборе мест обитания, в связях с другими организмами, в особенностях поведения. Проявляется оно очень заметно и во внешнем облике организмов.

Лекция 4.2. Ритмы жизни организмов

Вопрос 1. Ритмы в природе

Вопрос 2. Биологические ритмы (биоритмы)

Вопрос 1. Ритмы в природе

Смена дня и ночи, зимы и лета, чередование приливов и отливов, глобальные оледенения и потепления — это все связано с определенными периодическими изменениями в природе, происходящими под влиянием многих космических факторов. К их числу относятся вращение Земли и Луны, 11-летние циклы солнечной активности и даже движение Солнечной системы в Галактике. Регулярное, в равные промежутки времени, повторение явлений в природе называют словом **«ритм»** (греч. *rhythmus* — ритм, равномерность). Все многообразие наблюдаемых ритмов в природе изучает наука **ритмология**, объединяющая исследования разных областей науки — физики, астрономии, химии, геологии, биологии, экологии, медицины и др.

Имеются сведения о ритмах и в социальных процессах, например, фундаментальные идеи А.Л. Чижевского (1897-1964), подкрепленные массой доказательств, о влиянии солнечной активности на социальные процессы человечества и творческую деятельность личности; Л.Н. Гумилева о пассионарности в этносах и о роли климатических колебаний в истории народов Евразии; С.И. Бараша об эволюционной истории человека в зависимости от космической «дирижерной» роли климата. Природу ритмических процессов в биологических системах изучает **биоритмология**.

Обычно космические ритмы связаны со всевозможными движениями, которые мы наблюдаем и в которых сами участвуем вместе с нашей планетой. Ритмы, повторяющихся изменений с периодом 24 часа, называют **суточными**, а с периодом от 20 до 28 часов — **околосуточными** или **циркадными** (лат. *circa* — около и *dias* — день). Ритмы с периодом изменений от 10 до 13 месяцев называют **годовыми**, или **цирканными** (около-годовыми).

Космические ритмы (по С.А. Гуляеву, В.М. Жуковскому, С.В. Комову, 2000)

Ритм	Период	Явление	Причины
Приливный	0,5 сут.	Морские и атмосферные явления	Осевое вращение Земли
Суточный и циркадный	1 сут.	Чередование дня и ночи	Осевое вращение Земли
Годичный или сезонный, цирканый	1 год	Смена времен года; сезонные явления	Обращение Земли вокруг Солнца; наклон оси вращения планеты
Солнечная активность	11 лет	Различные физиологические и биохимические явления	Дифференциальное вращение Солнца; магнитное поле Солнца
Глобальный климатический	50-100 тыс. лет	Глобальные потепления и похолодания	Прецессия земной оси, изменение формы и наклона земной орбиты
Галактический год	250 млн. лет		Обращение Солнца вокруг центра Галактики

Одним из главных глобальных ритмов Земли, определяющих огромную совокупность явлений и процессов в природе, служат годичный и суточный ритмы и связанные с

ними смена времен года, дня и ночи, а также изменения температуры, освещенности и количества солнечной энергии, поступающей на поверхность планеты. Смена времен года, дня и ночи — это следствие двух вращений нашей планеты — вокруг собственной оси и по орбите вокруг Солнца.

Для жизни растений и животных наиболее важное значение имеют температура, влажность, световой режим, атмосферное давление и другие климатические факторы, а также электромагнитное поле, приливы и отливы. У всех живых организмов в результате длительного естественного отбора на годичный и суточный ритмы выработался характерный для каждого вида годичный (и суточный, равный 24 ч) цикл с определенной последовательностью и длительностью периодов интенсивного роста и развития, размножения, подготовки к зиме и зимовки. Совпадение фаз жизненного цикла организмов со временем года, к условиям которого она приспособлена, имеет решающее значение для существования организма. Поэтому у видов в процессе исторического развития циклические явления, повторяющиеся в определенном ритме, были восприняты и усвоены живой материей, и у организмов выработалось свойство периодически, в таком же ритме, изменять свое физиологическое состояние. Повторение во времени определенных процессов и явлений в состоянии живых организмов называют **биологическим ритмом**.

Биологические ритмы присущи всем живым организмам и отмечаются на всех уровнях организации: от внутриклеточных процессов до популяционных, биогеоценотических и биосферных.

Вопрос 2. Биологические ритмы (биоритмы)

Это периодически повторяющиеся изменения интенсивности и характера биологических процессов и явлений в жизни организмов и в целом живой природы. Биологические ритмы в той или иной форме присущи всему живому миру и наблюдаются на всех уровнях организации живой материи: от внутриклеточных биохимических процессов до популяционных, биогеоценотических и биосферных.

Биоритмы организмов поддерживаются выработавшимся в процессе эволюции внутренним механизмом, позволяющим живым существам циклически менять свое физиологическое состояние. Они участвуют в создании временной упорядоченности биологических явлений, служат основой интеграции всех процессов, протекающих в живом многоклеточном организме. Биологические ритмы наследственно закреплены у видов и являются результатом естественного отбора и адаптации к условиям обитания.

Физиологические механизмы, обеспечивающие способность организмов реагировать на определенные интервалы времени или явления, связанные с этими интервалами, называют **биологическими часами**.

Все организмы обладают способностью достаточно точно определять время дня и года. Биологические часы — это условный термин, указывающий на способность живых организмов ориентироваться во времени. В основе такой ориентации находится строгая периодичность физико-химических процессов, протекающих в клетках (эндогенный биологический ритм). Полагают, что природа биологических часов обусловлена способностью живых организмов воспринимать среды (суточная и сезонная периодичность электрического и магнитного поля Земли, солнечной и космической радиации и пр.). Биологические часы свойственны всем клеткам эукариот и наблюдаются на различных уровнях

биологических систем. Наиболее ярко способность отсчета времени проявляется в суточных ритмах.

При помощи биологических часов у организмов устанавливаются суточные, сезонные, приливо-отливные, годовые и другие ритмы различных физиологических процессов. Можно сказать, что биологические часы управляют сезонными и суточными ритмами как всего организма в целом, так и его внутриклеточными и внутриорганизменными процессами.

Различают **внешние (экзогенные)** ритмы организма, следующие за циклическими изменениями в окружающей внешней среде и **внутренние (эндогенные)** ритмы, определяющиеся жизнедеятельностью самого организма. Внутренние, или эндогенные ритмы, часто называют физиологическими, так как они обеспечивают нормальную жизнедеятельность организмов во времени: любой живой организм должен постоянно переходить из состояния физиологической активности в состояние физиологического покоя. Если этого не происходит, то у организма нарушаются физиологические функции. Эндогенные ритмы дают организмам также возможность ориентироваться во времени и заранее готовиться к предстоящим длительным изменениям среды. Существует предположение, что регуляция эндогенных ритмов у млекопитающих связана с гипоталамо-гипофизарной системой головного мозга.

Приспособленность к периодическим изменениям внешней среды выражается не только в непосредственной реакции на изменение ряда факторов, но и в наследственно закрепленных внутренних суточных и сезонных ритмах. Внутренние сезонные ритмы перестраиваются с большим трудом и часто лишь через несколько поколений. Например, животные Южного полушария, перевезенные в наши зоопарки, размножаются обычно осенью, под зиму, когда на их родине весна. Многие комнатные растения цветут в наших местах зимой, когда на их родине лето. Таким растением, например, является бразильский зигокактус, цветущий у нас в канун Нового года, за что и получил у цветоводов названия «декабрист» или «рождественский кактус».

Внешние ритмы могут возникать как реакция на периодические изменения комплекса факторов среды, они проявляются у организмов в основном в двигательной активности, т.е. в процессах, не сопровождающихся существенными отклонениями физиологических функций. К внешним суточным ритмам относится, например, дневное и ночное перемещение дождевых червей в почве, насекомых — в кроне деревьев, планктона — в водоемах; у растений — суточное движение листьев, лепестков цветка, выделение нектара и эфирных масел.

Различают еще и **экологические ритмы**. Эти ритмы способны подстраиваться в определенном пределе к изменениям цикличности внешних условий — запаздывания или преждевременного прихода сигнала, которые при ослаблении действия внешних факторов приобретают период, несколько отличающийся от обычных констант.

Биологические ритмы проявляются в различных физиологических процессах — одревеснении зимующих побегов растений, отложении запасных питательных веществ в клубнях и луковицах, корневищах, листопаде; линьке, накоплении жировых запасов перед спячкой или перелетами у животных. К сезонным биоритмам фактически относится периодичность всех процессов развития растений: начало вегетации, цветение, пыление ветроопыляемых растений, созревание семян и плодов, обсеменение, листопад и пре-

кращение вегетации. То же совершается у животных — в их жизнедеятельности наблюдаются ежегодно примерно в одни и те же сроки года (сезона) повторяющиеся явления, связанные с циклически меняющимися условиями внешней среды. Это дает основание для вывода, что периодичность в жизни растений, животных и грибов есть результат приспособления к годичному ритму, сопровождающемуся регулярно повторяющимся изменением комплекса климатических условий.

Реакция организмов на суточный ритм освещения, то есть на фотопериод, проявляющаяся в изменениях морфологических, биохимических, поведенческих и физических свойств и физиологических функций организмов. Под фотопериодическим контролем находятся практически все метаболические процессы, особенно те, что связаны с развитием и размножением. Благодаря фотопериодизму у растений и животных выработались свойства, обеспечивающие им существование в условиях определённого светового режима.

Биологически ритма проявляются во многих физиологических процессах, протекающих и в организме человека (например, суточное колебание артериального давления, суточные колебания температуры тела, колебания физического состояния). Нарушение установившихся ритмов жизнедеятельности может снижать работоспособность, оказывать неблагоприятное воздействие на здоровье человека.

Лекция 4.3. Жизненные формы организмов

Вопрос 1. Понятие о жизненной форме

Вопрос 2. Примеры классификации жизненных форм

Вопрос 3. Система жизненных форм по И.Г. Серебрякову

Вопрос 4. Жизненные формы животных организмов

Вопрос 5. Индикаторное значение жизненных форм

Вопрос 1. Понятие о жизненной форме

Среда всегда действует на организмы целым комплексом экологических факторов, потому и черты приспособленности возникают в ответ не на отдельные факторы, а на весь комплекс экологических факторов. Под влиянием комплекса условий окружающей среды живые организмы в процессе исторического развития приобрели различные приспособительные черты, выражающиеся в особенностях обмена веществ, в строении, в способах развития и жизнедеятельности, в динамике жизненных процессов.

В природе нередко можно видеть, что организмы, принадлежащие к разным систематическим группам, но живущие в одинаковых (или подобных) экологических условиях, приобретают сходные черты в целом ряде признаков, и особенно во внешнем облике организмов. Конвергирование бывает настолько четко выражено, что можно разные виды объединить в одну общую группу, отображающую свойства окружающей среды. Такие группы организмов, имеющие сходные черты внешнего облика, строения, физиологии, получили название **жизненных форм организмов**. Как синонимы или близкие понятия к жизненной форме употребляются термины «**биоморфа**» и «**экобиоморфа**»

Представление о жизненных формах возникло давно, еще в трудах Дж.Рей, А.Гумбольдта, Е. Варминга и развивалось вначале в ботанике, характеризуясь адаптивным содержанием.

Поэтому жизненные формы часто определяют как «приспособление растений к местообитанию, выраженное в анатомо-морфологических, экологических и физиологически признаках, сочетающихся друг с другом» (Е.П. Коровин, 1934); или — «результат длительного приспособления растения к местным условиям существования, выраженный в его внешнем облике» (В.В. Алехин, 1944); — «тип животного, находящегося в соответствии с окружающими условиями» (Д.Н. Кашкаров, 1944); или — «группы животных, объединенных суммой общих морфобиологических адаптивных черт, исторически возникших у видов, сходных по характеру питания» (А.Г. Банников, 1955).

Пример. Жизненные формы трактуются как группы организмов, в общем строении которых более или менее отчетливо выражены одинаковые приспособления к условиям жизни. Например, седмичник европейский, майник двулистный, кислица обыкновенная в своем облике имеют сходные черты, по которым их можно отнести в одну группу жизненных форм — «столонообразующих растений». Слепушонка, крот, медведка, далеко отстоящие друг от друга в филогенетическом отношении, принадлежат к одной группе жизненных форм «землерои».

Из приведенных примеров видно, что одна и та же жизненная форма может быть представлена у разных видов, отражая явление внешнего сходства — **конвергенции**. В то же время один и тот же вид в разных условиях может иметь разные жизненные формы.

Пример. Широко известны примеры образования стелющихся форм у многих хвойных, в частности у лиственницы сибирской на Таймыре, у ели обыкновенной на Крайнем Севере. Проведенные И.Н. Пономаревой (1955) исследования в Центральном Тянь-Шане показали, что можжевельник туркестанский (арча) в условиях лесного пояса гор, на высоте 2600-2800 м над уровнем моря, имеет форму невысокого дерева, высотой 5-6 м, а в субальпийском поясе гор (3000-3300 м над уровнем моря) приобретает форму стланца; терескен серый и эфедра хвощовая, или хвойник, в Представление о жизненных формах возникло давно, еще в трудах Дж.Рея, А.Гумбольдта, Е. Варминга и развивалось вначале в ботанике, характеризуясь адаптивным содержанием.

Поэтому жизненные формы часто определяют как «приспособление растений к местообитанию, выраженное в анатомо-морфологических, экологических и физиологически признаках, сочетающихся друг с другом» (Е.П. Коровин, 1934); или — «результат длительного приспособления растения к местным условиям существования, выраженный в его внешнем облике» (В.В. Алехин, 1944); — «тип животного, находящегося в соответствии с окружающими условиями» (Д.Н. Кашкаров, 1944); или — «группы животных, объединенных суммой общих морфо-биологических адаптивных черт, исторически возникших у видов, сходных по характеру питания» (А.Г. Банников, 1955). То есть жизненные формы трактуются как группы организмов, в общем строении которых более или менее отчетливо выражены одинаковые приспособления к условиям жизни.

Например, седмичник европейский, майник двулистный, кислица обыкновенная в своем облике имеют сходные черты, по которым их можно отнести в одну группу жизненных форм — «столонообразующих растений». Слепушонка, крот и даже насекомое медведка, далеко отстоящие друг от друга в филогенетическом отношении, принадлежат к одной группе жизненных форм «землерои».

Из приведенных примеров видно, что одна и та же жизненная форма может быть представлена у разных видов, отражая явление внешнего сходства — **конвергенции**. В то же время один и тот же вид в разных условиях может иметь разные жизненные формы. Широко известны примеры образования стелющихся форм у многих хвойных, в частности у лиственницы сибирской на Таймыре, у ели обыкновенной на Крайнем Севере. Проведенные И.Н. Пономаревой (1955) исследования в Центральном Тянь-Шане показали, что можжевельник туркестанский (арча) в условиях лесного пояса гор, на высоте 2600-2800 м над уровнем моря, имеет форму невысокого дерева, высотой 5-6 м, а в субаль-

пийском поясе гор (3000-3300 м над уровнем моря) приобретает форму стланца; терескен серый и эфедра хвощовая, или хвойник, в сухих степях предгорий (на высоте 1800 м над уровнем моря) имеют форму полукустарников, тогда как в сухих степях высокогорных районов (на высоте 3800-4000 м над уровнем моря) тот же терескен приобретает подушковидную форму, а эфедра — даже форму кустарника шпалерного типа с размещением в почве основных скелетных частей растения.

Изменения жизненной формы под влиянием комплекса условий нередко носят обратимый характер. Это особенно часто проявляется при интродукции видов. Как показали исследования, некоторые особи высокогорного можжевельника обыкновенного, имеющего стланиковую форму, при пересадке в долинные районы в большинстве случаев восстанавливали свою первоначальную прямостоячую форму. Также и особи горной кустарниковой формы рябины, карликовой осины, пересаженные на равнину, в питомник, быстро начинают расти вверх, приобретая высокоствольную форму. Спустя некоторое время у растений четко выделяется один главный ствол.

Жизненные формы — одно из основных понятий, которое выражает своеобразие свойств организмов (в пределах их нормы реакции), выработавшихся исторически под влиянием всего комплекса факторов среды обитания. При этом почти во всех системах жизненных форм в качестве основного критерия приспособления организмов к среде в первую очередь выделяются морфологические свойства, отражающиеся в особенностях внешнего облика, т. е. в габитусе (от лат. *habitus* — облик, внешний вид). Однако надо отметить, что габитус как фенотип организма развивается в онтогенезе в результате его роста и развития в определенных условиях окружающей среды. При этом приспособление к среде идет и путем выработки своеобразного внешнего облика, прилаживания физиологических процессов, обеспечивающих гомеостаз, биохимических свойств, ритма жизнедеятельности и всего способа сосуществования (т.е. «уживаемости» — по Б.А. Тихомирову) среди других видов.

Вопрос 2. Примеры классификации жизненных форм

Учение о жизненных формах было начато еще А. Гумбольдтом (1806) как о *физиономических* и *географических типах растений*, отображающих разнообразие растительности на земном шаре. Позднее А. Гризобах и Е. Варминг стали рассматривать жизненные формы как пример *эфармонических* (т.е. приспособительных) черт проявления у растений.

Сам термин «жизненные формы» был впервые использован Е. Вармингом в 1884 г. Им он обозначил форму, в которой вегетативное тело растения «индивида» находится в гармонии с внешней средой в течение всей жизни, от семени до отмирания.

В начале XX века в серии работ датский геоботаник Кристен Раункиер (1860-1938) предложил систему жизненных форм, которая широко используется и до настоящего времени. В основу определения и группирования жизненных форм он положил один признак — различие растений в переживании неблагоприятного времени года (холод, морозы или засуха, затопление и пр.). При этом из комплекса адаптивных признаков избрал также один признак, а именно: положение почек возобновления или верхушек побегов по отношению к поверхности почвы (или воды) в течение неблагоприятного периода года. На этой основе Раункиер выделил 5 типов жизненных форм (он сам называл их «биологическими типами»). Среди них:

1. **Фанерофиты** (P) — растения, почки возобновления у которых расположены высоко над землей (более 30 см).

2. **Хамефиты** (Ch) — почки возобновления расположены близко к поверхности почвы (от 30 до 5 см).

3. **Гемикриптофиты** (H) — растения, у которых почки возобновления и верхушки побегов находятся непосредственно на поверхности почвы, под подстилкой.

4. **Криптофиты** (K) — почки возобновления расположены в почве на разной глубине. Среди них имеются геофиты — под землей: корневищные, луковичные, Клубни; гелофиты (болотные) и гидрофиты (водные), у которых почки возобновления находятся под водой.

5. **Терофиты** — однолетники, переживающие неблагоприятный период в виде семян.

Полагая, что указанные жизненные формы образовались в результате адаптации к данному климату, К. Раункиер стал использовать их в качестве «индикатора», т.е. показателя климатических условий, как «биологического спектра» климатических условий жизни растений в разных географических зонах.

Система жизненных форм Раункиера нашла широкое применение в ботанико-географических и экологических работах. Вместе с тем ее стали активно критиковать, так как к тому действительно имелись основания: в ней не учитывались свойства почвы и биотические связи биогеоценозов. Кроме того, система была мало применима для определения жизненных форм у разнообразия тропических растений и др.

Из российских ученых оригинальную классификацию жизненных форм предложил Г.Н. Высоцкий (1915). Группы жизненных форм он распределял, опираясь на способы вегетативного размножения и распространения растений. Л.И. Казакевич (1922) разделял жизненные формы в зависимости от длительности жизни побегов и от сохранения их подземных частей. В.Р. Вильяме (1920) на примере луговых злаков различал жизненные формы: корневищные, рыхлокустовые и плотнокустовые растения. Обсуждение многообразия жизненных форм привело к появлению большого количества различных систем жизненных форм, в том числе и в трудах наших отечественных фитоэкологов.

Вопрос 3. Система жизненных форм по И.Г. Серебрякову

Наиболее полное выражение сущности жизненных форм, и детально разработанное учение о жизненных формах было сделано крупным отечественным фитоморфологом и экологом Иваном Григорьевичем Серебряковым (1914-1969). В своих замечательных работах на основе исследований онтогенетического развития жизненной формы у огромного числа видов из разных географических зон он обосновал новое — *эволюционно-морфологическое* направление изучения жизненных форм.

И.Г. Серебряков на основе зависимости свойств побега от комплекса абиотических и биотических условий разработал целостную систему жизненных форм, образующих соподчиненные группы, сформированные в ходе эволюции растительного мира. Все многообразие жизненных форм он заключил в четыре отдела: древесные растения, полудревесные, наземные травы и водные травы. Каждый отдел включает несколько типов, которые подразделяются на классы, подклассы, группы и доходит до собственно жизненных форм.

Характеризуя понятие о жизненной форме растений, он писал: «Жизненные формы отражают особенности среды, через специфику роста и развития растений в господствующих почвенно-климатических и ценологических условиях. Среда действует на форму через изменение жизнедеятельности организма и, особенно, через изменение интенсивности и направления роста, а также длительности жизни его вегетативных органов» (1962). Он подчеркивал, что было бы ошибкой считать, что жизненные формы возникают только под влиянием неблагоприятных факторов среды, так как они являются результатом всей жизнедеятельности организма, как в онтогенетическом плане, так и в плане их сезонного развития, т. е. отражают не только неблагоприятные, но и благоприятные условия роста и развития организмов. Таким образом, жизненные формы по И.Г. Серебрякову — это результат всей жизнедеятельности организма в условиях конкретного биогеоценотического окружения.

Основным критерием в определении разнообразия жизненных форм И.Г. Серебряков выбрал **побег**, точнее его строение, развитие, ритм, длительность жизненного цикла скелетных осей растений и направление роста этих осей, сформированность генеративных частей побега, ибо в этом проявляется **жизненное состояние организмов**, обитающих в тех или иных условиях окружающей среды.

Глубокое изучение структурообразования, в частности побегообразования и ритма развития побегов, позволили И.Г. Серебрякову подойти к вопросу о классификации жизненных форм с принципиально новых позиций. В основу был положен характер нарастания, длительность жизни и сформированность побегов в зависимости от комплекса факторов окружающей среды.

Использование этих критериев оказалось удобным и перспективным. Располагая огромным фактическим материалом, на основе которого можно было приступить к крупным обобщениям, И.Г. Серебряков дает описание и анализ наиболее характерных жизненных форм многочисленных видов покрытосеменных и хвойных растений — на базе изучения онтогенеза вегетативных органов в связи с их функциональной направленностью, и создает оригинальную классификацию жизненных форм, отражающую их эволюционные отношения. При этом главным содержанием процесса эволюции жизненных форм у покрытосеменных растений от деревьев к травам являлось **сокращение длительности жизненного цикла**, и, следовательно, морфологические и анатомические изменения надземных скелетных осей у побегов на фоне изменения влажности и температуры внешней среды.

Деревья. Согласно И.Г. Серебрякову, к этой жизненной форме относятся многолетние растения с одним одревесневевшим стволом, сохраняющимся на протяжении всей жизни растения. Все деревья являются обитателями влажных, частично аридных (т.е. засушливых) областей, от экваториального до умеренно-холодных поясов. Они могут быть листопадными и вечнозелеными. В эту группу входят и представители хвойных растений отдела голосеменных.

Среди них можно выделить деревья с прямостоячими стволами, «кустовидные» (немногоствольные) и «одноствольные с низкими стволами». К первым относятся такие, как дуб черешчатый, береза повислая, липа мелколистная, осина, тополь и другие. Их ствол всегда растет прямо вверх — **ортотропно**. У многих при спиливании ствола могут вырасти из спящих почек новые один или несколько заменяющих (вторичных) стволов.

Деревья — эта жизненная форма растений распространена очень широко и является показателем оптимальных условий местообитания в данной географической зоне.

В условиях повышенной влажности и довольно низких температур короткого лета (т.е. в субарктическом и субальпийском климате) у многих древесных растений проявляется многоствольность и без спиливания главного ствола, например, у березы пушистой, рябины, ольхи. Такие растения имеют вид куста, состоящего из 3-5 стволов.

В *сухих районах, лесостепных и саванново-лесных* условиях (т.е. в ксерофильных редколесьях) развиваются деревья с низкими стволами. Их крона располагается близко к поверхности почвы, а главный ствол почти не выделяется среди боковых ветвей (маслина, лох, фисташка, зонтичная акация). Имеются древесные формы и с лежащими стволами — *стланцы*, часто встречающиеся в субарктических и субантарктических районах. Они формируются в местах, мало пригодных для жизни высоких древесных растений, — там, где очень долгая зима, прохладное лето, где часто дуют холодные ветры или бывает толстый снеговой покров. В России стланцы обычно встречаются близ северных границ лесной зоны, в субальпийском поясе гор или на скалистых уступах, обдуваемых сильными ветрами и в сухо-степном поясе южных склонов гор. Типичные примеры — кедровый стланник, арча туркестанская, арча казацкая и другие.

В условиях яркого освещения, большой сухости воздуха и почвы, в районах, где отсутствует холодный (зимний) период, где в течение года наблюдается четкое переживание периодов дождей и засухи, т.е. в сухих тропических мелколесьях, развиваются деревья со слабо ветвящимися стволами и даже совсем неветвящимися. У многих растений обычно на верхушках имеются одна или многочисленные розетки крупных жестких или небольших мясистых листьев (драцена, юкка, панданус, алоэ). В подобных условиях растут также деревья с недоразвитыми листьями и мясистыми стволами (разные виды африканских молочаев, многие кактусы, деревья-бутыли с непропорционально раздутыми стволами — баобабы, бутылочные пальмы, слоновые деревья из тыквенных и др.)

Кустарники представлены большим числом видов. У этих растений одновременно развито много равных по размеру стволов. Главный ствол, имеющийся в начале жизни, живет недолго, и когда он есть, то почти не выделяется по длине среди боковых. Все стволы (главный и боковые) живут от 2-3 до 10-15 лет, но сами особи могут жить очень продолжительное время. Высота стволов кустарника обычно невелика — от 0,5-0,8 м до 5-6 м.

Жизненная форма *кустарника* сформировалась в процессе эволюции под воздействием условий среды с зимними дождями, или с сухим и жарким летом, или в условиях затенений под пологом леса. И хотя они встречаются почти повсеместно (значительно перекрывая пояс распространения деревьев), наиболее важную роль играют в сложении биогеоценозов в районах аридного климата тропических областей и тепло умеренных зон северного и южного полушарий. В широколиственных лесах они как бы заняли невостребованные затененные пространства между ярусом трав и деревьев. Кустарники, как и деревья, обычно являются важными *эдификаторами* в биогеоценозах.

Многообразие местообитаний, в которых произрастают кустарники, определило различия во внешнем облике этих растений, в способах нарастания и формирования кроны. У одних видов, обитающих главным образом в сухих районах с ярким освещением, кустарниковая форма образуется за счет лишь боковых побегов, в большом количе-

стве отходящих от нижней, но надземной части главного ствола (олеандр, тёрн, степная вишня). Новые стволы у многих из них могут возникать лишь как корнеотпрысковые (вишня). У другой, весьма многочисленной группы кустарников, произрастающих в затененных и достаточно увлажненных местообитаниях (например, в дубравах), все стволы образованы путем ветвления в подземной и околоземной части растений. К ним относятся орешник, шиповник, бересклет, барбарис, калина, бузина, смородина и др.

Кустарнички — это третий тип жизненных форм древесных растений. К ним относятся брусника, черника, вереск, гонобобель, Кассандра, багульник и другие. Для них характерен низкий рост стеблей (от 5-7 см до 50-80 см). Главный стебель, имеющийся лишь в начале жизни, существует недолго (3-7 лет). На смену ему развиваются укореняющиеся боковые подземные одревесневающие стебли. Они, как правило, развиваются из спящих почек. Каждый вновь появляющийся куст, вырастая из спящей почки, первоначально растет подобно стolonу — в почве параллельно ее поверхности (т.е. плагиотропно), затем переходит к вертикальному (ортотропному) росту главной оси, а выйдя на поверхность, начинает ветвиться. Такой разветвленный укоренившийся побег (представляющий собой надземный «кустик») называется «*парциальным кустом*». У взрослых кустарничков может быть развито сразу несколько парциальных кустов. Продолжительность жизни каждого из них обычно не превышает 5-10 лет, тогда как сами растения (как особи) живут очень долго. От каждого парциального куста в свою очередь могут развиваться новые, а отделившись от материнского, они дают начало новым растениям.

Формирование данной жизненной формы в историческом развитии происходило под влиянием условий умеренно-холодных, холодных зон и высокогорных областей, в местообитаниях рыхлой, но малоплодородной почвы. Кустарнички являются **индикатором** (показателем) этих условий.

Среди жизненных форм следует выделить полудревесные растения, к которым относятся **полукустарники** и полукустарнички (степные полыни, прутняк, камфаросма, терескен, эфедра, астрагал прутняковый и др.). Все они свидетельствуют об аридности местообитаний. Характерным признаком для этой жизненной формы является регулярное отмирание верхних частей надземных побегов. Оставшиеся части стеблей одревесневают и в таком виде сохраняются на протяжении нескольких лет. Длина травянистых стеблей у полукустарников достигает 30-200 см (у полукустарничков — 50-30 см), тогда как одревесневающая часть у каждого из них измеряется лишь 3-5 или 10-20 см. На этих одревесневших надземных частях многолетнего побега всегда имеются почки возобновления, из которых на следующий год развиваются многочисленные новые травянистые годичные стебли. Этим полукустарники и полукустарнички всегда отличаются от настоящих древесных и травянистых растений.

Травы. Очень большой и разнообразной группой жизненных форм являются *наземные травянистые растения*. Их Серебряков разделяет на две группы: плодоносящие много раз в своей жизни (**травянистые поликарпики**) и плодоносящие лишь однажды (**травянистые монокарпики**).

Травянистые поликарпики. Они широко представлены от экваториальных до арктических и субантарктических стран. Это обычные наземные травы, многообразные по облику, биологии и экологии, но для всех них характерно то, что их надземные ортотропные (отвесно вертикальные) побеги ежегодно в конце вегетационного периода от-

мирают. В течение ряда лет и на зиму из надземных сохраняются лишь плагиотропные (наклоненные к горизонту или горизонтальные).

Подземные части побегов функционируют как органы возобновления или как запасающие. Дав начало новым надземным и подземным побегам, они у большинства растений отмирают (крокус, тюльпан, картофель, адокса мускусная, чистяк лютичный и др.). В то же время у целого ряда видов подземные побеги сохраняются живыми много лет (купена, ландыш, ирис и др.).

Подушковидные растения. Среди древесных и травянистых жизненных форм встречаются подушковидные растения. Это, как правило, многолетние травянистые, реже — древесные, часто вечнозеленые растения. Для всех них характерны *чрезвычайно маленький годичный прирост главной оси и очень сильное ветвление боковых побегов*, которые, располагаясь радиально или этажами, создают компактную форму «подушки». Подушковидные растения приурочены обычно к местообитаниям или с влажной, холодной и малоплодородной почвой, или в сухих жарких областях в условиях очень сухих глинистых и каменистых почв, среди скал и на осыпях. Но и в тех и в других случаях растения развиваются в условиях очень сильного, яркого освещения.

В горах Центрального Тянь-Шаня можно часто встретить многолетние подушковидные растения. Например, в пустынно-степных биогеоценозах произрастает красивоцветущее растение акантолимон алатавский, образующее колючие подушки одревесневшего типа. Размеры подушки могут достигать в диаметре 10-15 см у молодых и 80-120 см у старых растений, при этом над почвой они возвышаются не более чем на 15-30 см. С возрастом подушки приобретают уплощенную форму. Годичный прирост побегов акантолимона в среднем достигает 7 мм, на которых развивается по 20-22 зеленых колючих листа (длиной 2-4 см). Отмирая, листья не опадают, а остаются на растении в течение 15-16 лет (Пономарева, 1955). Там же, но среди скал и в трещинах крупных камней лесо-лугово-степного пояса можно встретить красивоцветущее подушковидное растение параквилегию крупноцветковую (похожую на садовую аквилегию или водосбор). Это стержнекорневой травянистый поликарпик. Благодаря большому количеству боковых побегов у параквилегии образуется ампельная (висячая) подушка до 25-30 см в диаметре. Как и у акантолимона, на побегах этого растения долго (до 8-11 лет) сохраняются остатки отмерших листьев.

В альпийском поясе, на высоте 3500-4000 м над уровнем моря, особенно на моренах близ оконечности ледника или на зарастающих сырых осыпях произрастают подушки дриадоцвета и камнеломки. Своеобразие их роста и развития, длительность сохранения отмерших листьев (или их частей) — до 25-35 лет — способствуют созданию особого микроклимата внутри растения и отепляют почву подушкой, чем обеспечивается более благоприятное существование в суровых условиях высокогорий.

Сравнивая суточный ход температур внутри подушек разных размеров, можно видеть, что у мелких он мало отличается от хода температур на голой поверхности почвы, тогда как внутри крупных суточный ход температур более сглажен. Это отражается в увеличении размеров годичного прироста побегов и силе ветвления. У молодых и потому мелких экземпляров дриадоцвета четырехтычинкового прирост побегов за год равен 2-3 мм с 4-5 зелеными листьями, тогда как у крупных взрослых растений побеги нарастают ежегодно по 5-10 мм и развиваются 5-6 листьев.

В условиях пустынно-степных сообществ высокогорий Центрального Тянь-Шаня и Памира часто встречаются подушковидные растения, образованные полукустарниками: терескеном, камфаросмой, прутняком и др. Этому способствуют имеющиеся там почвенно-климатические условия: высокая сухость почвы и воздуха, низкая температура в течение всего года, сильные ветры и обычно очень яркое освещение.

Травянистые монокарпики. Обычно они являются представителями областей с засушливым климатом и спутниками полевых культур в агробиоценозах. Они широко распространены в умеренной зоне северного полушария. Многолетние и двулетние монокарпики часто имеют утолщенный корень, в котором содержатся запасные питательные вещества.

Пример. Среди таких растений встречается ряд видов в семействах зонтичных (морковь, сельдерей, борщевик, дудник, дорема песчаная), крестоцветных (редька, редис, свербига восточная) и др. Среди **однолетних травянистых монокарпиков** есть растения длительно вегетирующие (пастушья сумка, василек синий, дымянка, мак и др.), эфемеры (крупка весенняя, вероника весенняя, проломник), полупаразиты (очанка, погремки, марьяники, мытники и др.) и паразиты (повилика).

Таким образом, своеобразие побегов у травянистых растений, длительность их жизни, способы нарастания и расположения, ритмы сезонного развития, а также большая способность активно расселяться вегетативным или семенным путем обусловили разнообразие их жизненных форм и тем обеспечили способность к освоению самых различных местообитаний, в том числе и с очень суровыми условиями. Представители одной и той же жизненной формы могут принадлежать к разным экологическим группам.

Пример. Клевер луговой и астрагал выделяющийся относятся к стержнекорневым растениям, но принадлежат к разным экологическим группам: клевер, произрастающий на лугах, является мезофитом, астрагал, обитающий в сухостепных районах, — ксерофитом. Манжетка обыкновенная и копытень европейский, будучи представителями короткокорневищных растений, по отношению к свету распределяются по разным экогруппам: манжетка является светолюбом, а копытень — тенелюбом. В то же время оба вида по отношению к фактору влажности принадлежат к одной экологической группе — мезофитам. Такое же наблюдается и у животных.

Начатое И.Г. Серебряковым эволюционно-морфологическое направление изучения жизненных форм активно продолжено его учениками и последователями. Исследованы жизненные формы у огромного количества видов всех ботанико-географических зон нашей страны. Исследовано их развитие в онтогенезе (в условиях популяций из различных биогеоценозов) и с эволюционных позиций. Эти исследования развивают идеи и теоретические положения о жизненных формах, выдвинутые Серебряковым.

Однако исследования показали, что морфообразовательные процессы развития жизненных форм в разных систематических группах растений могут происходить по-разному.

Примером служит теория морфогенеза побегов и эволюции жизненных форм растений в пределах крупного таксона. Эту теорию разработала Т.И. Серебрякова. Она исследовала многообразие жизненных форм в целом порядке злаков (мятликовых). В основу классификации жизненных форм злаков ею был положен наиболее существенный, по утверждению автора, с точки зрения эволюции вегетативный признак — отсутствие или наличие *роsetки листьев на побеге*. Этот признак использован в сопоставлении с другим важным для этой группы растений признаком — с формой кушения. Опираясь на разнообразие жизненных форм у разных представителей злаков, Т.И. Серебряковой удалось выстроить эволюционный

ряд видов (и форм) от наиболее примитивных до высокоразвитых, т.е. филогенетически более продвинутых.

Вопрос 4. Жизненные формы животных организмов

Жизненные формы животных тоже очень разнообразны. Однако до настоящего времени единой системы жизненных форм животных в экологии пока нет, так как не определен еще зооэкологами единый принцип построения такой системы. Существуют многочисленные варианты системы жизненных форм животных, причем принципы построения этих систем у разных авторов не одинаковы. Например, в зависимости от способов передвижения и добычи пищи, а также с учетом среды обитания **Д.Н. Кашкаров** выделяет в системе пять основных крупных групп жизненных форм животных с подгруппами по характеру их передвижения в разных средах:

Плавающие формы

1. Чисто водные: а) нектон, б) планктон, в) бентос.
2. Полуводные: а) ныряющие, б) неныряющие, в) лишь добывающие из воды пищу.

Роющие формы

1. Абсолютные землерои (всю жизнь проводящие под землей).
2. Относительные землерои (выходящие на поверхность).

Наземные формы

1. Не делающие нор: а) бегающие, б) прыгающие, в) ползающие.
2. Делающие норы: а) бегающие, б) прыгающие, в) ползающие.
3. Животные скал.

Древесные лазающие формы

1. Не сходящие с деревьев.
2. Лишь лазающие по деревьям.

Воздушные формы

1. Добывающие пищу в воздухе.
2. Высматривающие ее с воздуха.

Сходно с этим **А.Н. Формозов** подразделял жизненные формы животных по характеру сред обитания:

1. Наземные. 2. Подземные (землерои). 3. Древесные. 4. Воздушные и 5. Водные.

По приуроченности к определенным местообитаниям Г.В. Никольский подразделяет рыб на группы: 1. Морские рыбы. 2. Пресноводные 3. Проходные 4. Солоноватые. В каждой из названных групп выделяет специфические адаптивные формы.

Пример. Среди «морских рыб» он выделяет: пелагических и донных, океанических и неритических (прибрежных) и глубоководных (абиссальных); среди «пресноводных» — реофильных (текучих вод) и лимнофильных (стоячих вод); среди «проходных» — трофически морских и трофически пресноводных; среди «солоноватых» — полупроходных и собственно солоноватоводных.

Выделение жизненных форм у насекомых осуществляется многими исследователями по ярусному распределению животных в биотопах, поскольку оно отображает комплексное влияние факторов внешней среды на свойства организмов (видов) и их образ жизни.

Пример. На этой основе В.В. Яхонтов выделяет в системе семь крупных категорий жизненных форм: **геобионты** — обитатели почвы; **эпигеобионты** — обитатели более или менее открытых участков почвы; **герпетобионты** — живущие среди органических остатков на поверхности поч-

вы, под опавшей листвой; *хортобионты* — обитатели травяного покрова; *тамнобионты* и *дендробионты* — обитатели кустарников и деревьев; *ксилобионты* — обитатели древесины; *гидробионты* — водные насекомые. В каждой категории В.В. Яхонтов выделяет еще несколько групп жизненных форм. Категорию геобионты подразделяет на группировки: а) ризобионты — насекомые, связанные с корневой системой растений (корневые тли, личинки некоторых пауков, долгоносиков и др.); б) сапробионты — обитатели разлагающихся органических остатков (личинки жуков бронзовок, многих мух и др.); в) копробионты — жители навоза; г) планофилы — насекомые, которым свойственно частое передвижение, возможно, с непродолжительным выходом на поверхность (хищные жужелицы и др.).

Относительно состояния вопроса о жизненных формах животных мы согласны с И.А. Шиловым (1997), который пишет: «Построение системы жизненных форм зависит в первую очередь от того, какие экологические вопросы должна «высветить» эта система. Можно, например, говорить о жизненных формах автотрофов, фаготрофов (макроконсументов) и сапротрофов или микроконсументов (Ю. Одум, 1975). С таким же правом можно строить классификацию жизненных форм по обитанию в разных средах (водные организмы — наземные — обитатели почв), по типам передвижения (плавающие — бегающие — лазающие — летающие и др.), по характеру питания и другим признакам». Однако при всем разнообразии и подходах к классификации жизненных форм они в любом случае представляют особую экологическую нишу в биогеоценозах как комплексную структурную единицу в пространственных и функциональных связях между видами. К сожалению, в настоящее время нет единой системы, объединяющей многообразие жизненных форм у животных, и нет общепринятого подхода в их определении. Приведенные выше примеры классификаций жизненных форм животных касаются лишь части животного мира и не отображают всего его эколого-функционального разнообразия. § 5.4. Распределение жизненных форм по земной поверхности.

Вопрос 5. Индикаторное значение жизненных форм

В сходных местообитаниях обычно живут виды, относящиеся к сходным жизненным формам. И процентное участие их в одинаковых биоценозах бывает одинаковым, даже если сообщества территориально удалены друг от друга.

Изучение многообразия жизненных форм — важное направление в экологических исследованиях. Жизненная форма наглядно свидетельствует не только об образе жизни организмов популяции (вида). Она помогает определить специфику биогеоценоза, его развитие, структуру и своеобразие условий жизни в нем, его динамику и историческое развитие в их взаимосвязи со средой. Исследование разнообразия жизненных форм является также надежным средством экологической оценки местообитания. Например, наличие стержнекорневых травянистых поликарпиков является показателем природных сообществ с достаточной аэрацией почвы и сравнительно глубокого залегания грунтовых вод. Индикатором местообитаний с рыхлыми, нормально увлажненными и достаточно аэрируемыми почвами служат длиннокорневищные поликарпики, а столонообразующие — свидетельствуют о рыхлых, но малоплодородных почвах. Поэтому, сопоставляя состав жизненных форм в природных сообществах, можно охарактеризовать условия жизни в них, экологическую емкость местообитаний.

Индикатором условий могут быть и жизненные формы животных. Так присутствие в биогеоценозе землероев (например, крота), делающих в почве много ходов, свидетельствует не только о рыхлости почвы, но и об её сравнительно высоком плодо-

родии, тогда как присутствие землероев (например, сублика), делающих глубокие норы, характерно для районов с жарким сухим климатом, где редкий травостой, почвы плотные и хорошо прогреваемые.

Как уже отмечалось, распределение жизненных форм по земной поверхности неодинаково в разных географических зонах и разных сообществах. Это связано не только с биологическими свойствами видов, но и с условиями среды обитания, с почвенно-климатическими особенностями района. В сходных местообитаниях обычно живут виды, относящиеся к сходным жизненным формам. И процентное участие их в одинаковых биогеоценозах бывает похожим, даже если сообщества территориально удалены друг от друга.

Близкие типы биогеоценозов в пределах одной географической зоны, даже значительно разобщенные в широтном направлении, характеризуются очень сходным составом жизненных форм растений и процентом их участия в травостое.

Однако, сопоставляя показатели участия каких-либо жизненных форм в биогеоценозах одного и того же типа, можно видеть, что они близки друг к другу, но неодинаковы. Так, различным будет процент длиннокорневищных растений в луговых степях лесостепи: в европейских луговых степях они составляют 16,3%, в западносибирских — 15,8; в восточносибирских — 18,9; в нагорьях крымской яйлы — 19,6. Следовательно, условия жизни в этих однотипных природных сообществах не равнозначны, а имеют свои индивидуальные черты. Длиннокорневищных растений в луговых степях примерно 15-20%. В то же время на лугах их бывает не менее 25%, а в степях их обычно 4-8, изредка 10-12%. Точно так же ползучих растений в луговых степях 1-2 %, тогда как на лугах их всегда не менее 7-10 и даже 15 %. Такое сопоставление жизненных форм растений в биогеоценозах позволяет сделать вывод, что сравниваются два разных их типа: луговые степи и луга. Значит, жизненные формы помогают уточнить тип биогеоценоза.

Вопрос 5. Встречаемость жизненных форм в географических зонах

В большинстве географических зон нашей страны особенно многочисленны травянистые поликарпики, из них наиболее распространены кистекорневые, рыхлокустовые и корневищные формы. Процент кистекорневых, например довольно высок во всех зонах — от арктических тундр до полупустынь южных районов в странах ближнего зарубежья. Особенно много их в смешанных лесах и лугах Подмосковья. Даже в пустынных биогеоценозах Каракумов среди травянистых поликарпиков кистекорневые составляют довольно высокий процент.

В разных зонах процент плотнокустовых растений меняется мало — от 3,3 до 6,2; лишь в полупустынях Прикаспия они составляют 10,5%. Постоянен и довольно низок во всех зонах холодного и умеренно холодного климата процент луковичных и клубневых, но в полупустынях и пустынях их число возрастает до 10,5%.

В распределении стержнекорневых растений можно отметить два максимума: один из них приходится на арктические тундры горных районов Таймыра, где их насчитывается более 13 %, другой — на полупустыни Прикаспийской низменности, там их 29,3 %. В то же время в таежных зонах стержнекорневых только 2,1%.

Распределение жизненных форм покрытосеменных растений (в %) в различных ботанико-географических зонах (по И. Г. Серебрякову, 1954)

Жизненные формы растений	Типы растительности и районы исследований >						
	Арктические тундры Зап. Таймыра	Кустарничковые тундры и лесотундры Зап. Таймыра	Таежная зона Приполярье Урала	Смешанные леса и луга Подмосковья	Дубравы и степи Курского гос. заповедника	Полупустыни Прикаспия	Песчаная пустыня Каракумов
Деревья	—	1,7	5,1	4,3	2,3	—	—
Кустарники	1,2	5,6	9,5	6,0	4,6	—	—
Кустарнички	3,8	5,6	6,3	3,1	0,7	—	—
Стланики	1,2	2,2	0,7	—	—	—	—
Подушки	11,8	5,6	—	—	—	—	—
Полукустарники	1,9	3,4	—	—	0,8	7,9	17,5
Стержнекорневые	13,1	5,6	2,1	5,6	17,2	29,3	0,8
Кистекокорневые	18,1	23,0	25,3	30,8	34,8	21,7	2,5
Рыхлокустовые	17,5	17,4	15,0	15,8	15,2	1,5	—
Корневищные	21,9	20,8	30,2	25,3	14,8	6,6	0,8
Плотнокустовые	6,2	5,6	3,8	3,3	4,2	10,5	—
Луковичные и клубневые	1,9	2,2	0,6	2,8	2,8	10,5	9,1
Корнеотпрысковые	1,2	1,2	1,4	3,0	4,6	12	4,2
Монокарпики	—	—	—	—	—	—	63,3

С продвижением на юг заметно увеличивается количество корнеотпрысковых растений, и особенно возрастает процент монокарпиков. В *песчаных пустынях* монокарпики составляют две трети от общего числа всех представленных там жизненных форм.

Такая же закономерность в распределении жизненных форм наблюдается при сопоставлении разных поясов растительности в горных районах. Проследим это на примере трех поясов растительности северного склона хребта Терской-Алатау, в Центральном Тянь-Шане, где было обследовано в общей сложности более 250 видов растений. Данные приведены в табл. 5.5. Из нее видно, что кустарники в большинстве своем распространены в лесолуговостепном поясе. Выше по склону их процент во флоре падает. Стланики и подушки приурочены к альпийскому поясу. Полукустарники лучше всего представлены в сухостепном поясе и совершенно отсутствуют на альпийских лугах. Стержнекорневые преобладают в сухостепном поясе, но в лесном и альпийском их процент также высок.

Кистекокорневых растений в альпийском и лесном поясах примерно одинаково много (36,4 и 39,4%), тогда как в сухих степях их найдено только 3,5% (лишь 2 вида растений). Плотнокустовые в пределах исследуемых поясов, как и при зональном распределении, имеют два максимума: в сухостепном, где их насчитывается 8,4%, и в альпийском. В лесном поясе их всего лишь 1,7%. Однако в этом исследовании не учитывали растительность степных участков лесолуго-востепного пояса, а ограничивались лишь списком видов, отмеченных на лугах и лесных полянах, экспонированных на север, восток и близкие к ним румбы. При учете растений остепненных участков данного пояса, несомненно, процент плотнокустовых заметно повысится. В альпийском поясе плотнокустовых сравнительно много (5,7%), хотя здесь так же, как и в лесном поясе, не учитывались виды, приуроченные к сильно освещаемым остепненным склонам.

Как и следовало ожидать, луковичные и клубневые растения широко распространены в сухостепном поясе, тогда как в альпийском поясе их число заметно сокращается, а клубневые совершенно исчезают из травостоя.

Следует заметить, что по мере поднятия в горы, так же как и при продвижении на север страны, резко убывает процент однолетников в травостое биогеоценозов. В лесном поясе из 127 видов лишь 7 (т. е. 4,4%), а в альпийском поясе только 5 видов однолетников (т. е. 5,7%), причем из них лишь очанка татарская (полупаразит) остается типичным однолетником, четыре остальных (горечавка туркестанская, горечавка Карелина, плеврогина темноватая и мятлик однолетний) являются здесь озимыми однолетниками, двулетниками, а мятлик даже и трехлетником. На примере последнего можно наблюдать, как при переходе от равнин к высокогорью не только увеличивается процент многолетних растений, но и однолетники становятся многолетниками.

Случаи изменения длительности жизни растений в связи с переменой условий произрастания известны с давних пор. Эти закономерности впервые были установлены известным ботаником Ш. Бонне в 1884 году. На ряде растений он показал, что однодвулетние виды равнинных мест высоко в горах развиваются как многолетники. Мятлик однолетний (*Poa annua*) в этом отношении является наглядным примером. Интересно, что в альпийском поясе гор Центрального Тянь-Шаня, т. е. на высоте 3800-4000 м над уровнем моря, многие экземпляры (не все) развиваются по типу трехлетников, в лесном (2600-2900 м над уровнем моря) — по типу двулетников, а в сухостепном (900-1600 м над уровнем моря) наряду с двулетниками встречается много экземпляров, развивающихся по типу озимых однолетников.

Пример с мятликом однолетним и рядом других растений в полной мере иллюстрирует, что жизненные формы отражают особенности среды через специфику роста и развития в господствующих почвенно-климатических условиях. Это подтверждает слова И.Г. Серебрякова: «Среда действует на форму через изменение жизнедеятельности организма и особенно через изменение интенсивности развития и направления роста, а также длительности жизни его вегетативных органов».

Потребности человека, использующего разнообразные жизненные формы растений — от деревьев до эфемерных однолетников, заставляют изучать процессы их формирования в естественной обстановке и при интродукции, исследовать формообразующую роль факторов среды, выявлять экологическую приуроченность жизненных форм и их участие в сложении биогеоценозов.

Таким образом, жизненная форма растений и животных — это исторически возникшее биогеоценотическое приспособление для наиболее полного использования местобитания и для пространственного расселения по земной поверхности. Их группирование по тем или иным признакам являет собой примеры экологической классификации растительного и животного мира. Если систематическая классификация растений и животных строится на основе родства организмов, то экологическая классификация (т. е. классификация жизненных форм) выявляет возможные пути приспособления организмов к среде обитания. Н.М. Чернова называет жизненную форму «основной единицей экологической системы растений».

По нашему мнению, жизненные формы являются также основной архитектурной единицей биогеоценоза, обеспечивающей его пространственное, временное, функцио-

нальное и средообразующее значение. Разнообразие жизненных форм в природных сообществах дает возможность разместиться огромному количеству населяющих его видов.

Вопросы для обсуждения и задания

1. Перечислите основные методы научных исследований, применяемых в экологии.
2. Когда применяются стационарные методы исследования?
3. Какова роль маршрутных и стационарных исследований в экологии?
4. Укажите роль полевых и лабораторных методов экологических исследований.
5. Что такое мониторинг?
6. Чем мониторинг отличается от экспедиции?
7. Какие виды мониторинга различают в экологии?
8. В каких случаях используется метод моделирования?
9. Что обозначают термином «кадастр»?
10. В чем отличие методов «описание» и «наблюдение»?
11. Как осуществляется оценка плотности населения?
12. Назовите методы научных исследований, применяемых в экологии.
13. Каковы особенности экологического эксперимента?
14. Какие экологические проблемы решают с помощью биомониторинга и биоиндикации?
15. На примере одного комнатного растения (любого, имеющегося в вашем распоряжении) опишите его условия обитания и выразите ваше исследование в виде графической схемы.
16. Смоделируйте условия экологического эксперимента по проращиванию семян гороха (или тыквы, пшеницы и др.).
18. На какие группы делят абиотические экологические факторы?
19. Какие факторы входят в группу биотических?
20. Какое обобщение содержит закон толерантности?
21. Что означают понятия «стенобионты» и «эврибионты»?
22. Каково значение сигнальных факторов в жизни организмов и видов?
23. Что обозначают термины «фотопериод» и «фотопериодизм»?
24. На каком уровне жизни действуют экологические факторы?
25. Охарактеризуйте экологические группы организмов по отношению к фактору «свет».
26. Охарактеризуйте экологические группы организмов по отношению к фактору «вода».
27. Охарактеризуйте экологические группы организмов по отношению к фактору «температура».
28. Почему антропогенные факторы не включены в состав биотических факторов?
29. В чем особенность действия антропогенных факторов?
30. На примере комнатного растения (бальзамин, пеларгония, бегония и др.) экспериментальным путем определите скорость положительной фототропной реакции в условиях интенсивного и слабого освещения в помещении лаборатории.