

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
Ministry of Agriculture of the Russian Federation

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Московская государственная академия ветеринарной медицины и биотехнологии – МВА имени К.И. Скрябина»

Federal state-funded educational institution of the higher education "The Moscow state academy of veterinary medicine and biotechnology – MVA of K.I. Skryabin"

Евроазиатская региональная ассоциация зоопарков и аквариумов
Eurasian Regional Association of Zoos and Aquariums

В.А. Остапенко, С.Л. Нестерчук, С.В. Буга

ОСНОВЫ ЭКОЛОГИИ

УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ

Допущено федеральным учебно-методическим объединением в системе высшего образования по укрупненной группе специальностей и направлений подготовки 36.00.00 Ветеринария и Зоотехния в качестве учебного пособия для межвузовского использования в образовательных организациях, реализующих программы высшего образования по специальности 36.05.01 Ветеринария и направлению подготовки 36.03.02 Зоотехния

Москва – 2022

УДК – 574

В.А. Остапенко, С.Л. Нестерчук, С.В. Буга Основы экологии: учебное пособие. 2022 – М.: ООО НПО «Сельскохозяйственные технологии». 140 с.

Вниманию читателей предлагаются основные понятия и законы экологии, без которых в нынешней ситуации невозможно построение нормального общества. Приводится множество примеров, подтверждающих выводы, изложенные здесь. Книга написана авторами – сотрудниками Московской ветеринарной академии имени К.И. Скрябина и Белорусского государственного университета (Минск), на основании большого и длительного опыта ведения соответствующей дисциплины в их вузах. Текст дается в виде несколько сокращенного – конкретного материала, который делает книгу более лаконичной и доступной для чтения, чем издания других авторов, опубликованные ранее. Предназначается, в первую очередь, для слушателей бакалавриата, специалитета и магистратуры аграрных вузов, а также для студентов вузов биологического направления.

Рецензенты: Академик РАЕН, заслуженный эколог РФ, проф., д.б.н. Каледин А.П. (РГАУ-МСХА им. К.А. Тимирязева); Проф., д. вет. н. Сотникова Л.Ф. (МГАВМиБ-МВА им. К.И. Скрябина)

ISBN – 978-5-6047828-8-0

© В.А. Остапенко, С.Л. Нестерчук, С.В. Буга, 2022
© «Московская государственная академия ветеринарной медицины и биотехнологии – МВА имени К.И. Скрябина», 2022

ВВЕДЕНИЕ

Термин *экология* происходит от греческих слов *ойкос* – дом, жилище и *логос* – учение, наука. В буквальном изложении экология – это знание об обитателях «природного дома» и обо всем, что в нем происходит. В современном понимании *экология* – это наука об отношениях организмов или групп организмов между собой и с окружающей их средой. Отсюда логически вытекает **основная цель экологии** как науки – *получение наиболее полного и всестороннего представления о взаимоотношениях между живыми организмами и средой их обитания.*

Неизвестно, кому принадлежит этот термин, но использован он был впервые Эрнстом Геккелем в трудах «Всеобщая морфология организмов» (1866) и «Естественной истории миротворения» (1868). Геккель понимал экологию, как «науку о взаимоотношениях живого вещества с окружающей его средой».

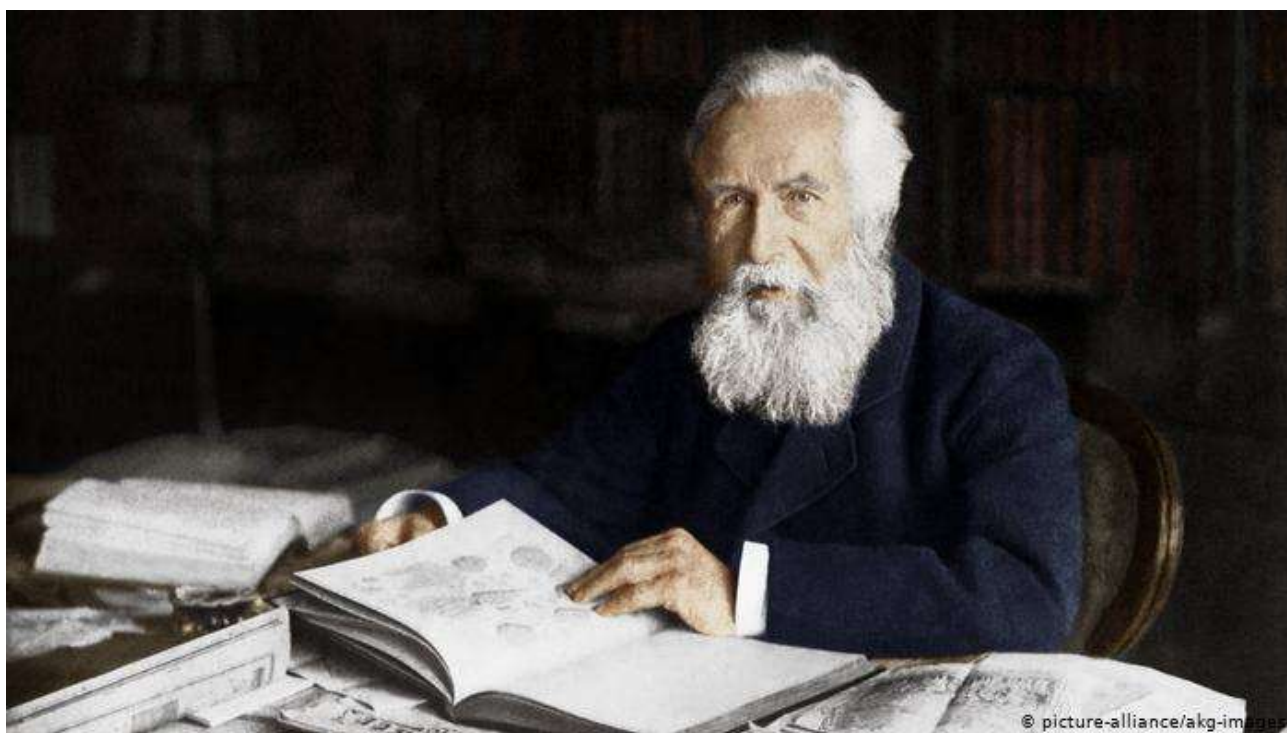


Рис. 1. Эрнст Генрих Филипп Август Геккель — немецкий естествоиспытатель и философ, автор терминов «питекантроп», «филогенез», «онтогенез» и «экология» (по <https://www.dw.com/pl/niemcy-poj%C4%99cie-ras-powinno-znikn%C4%85%C4%87/a-50432730>)

Экология имеет свои специфические **объекты исследования**: с одной стороны, это **среда обитания** во всех своих проявлениях и все характеризующие ее параметры, с другой стороны, **живые организмы** – живая

материя, в основном на трех уровнях ее организации: организменном (особи, индивидуумы и их группы), популяционно-видовом (популяции, таксоны рангов ниже видового и виды) и экосистемном (сообщества) (рис. 2).

Предметом рассмотрения для этой **науки** являются *взаимоотношения между живыми организмами и средой их обитания*.



Рис. 2. Уровни организации живой материи (*no <https://dogcatdog.ru/urovni-organizacii-zivoj-prirody-tablica-shema-i-kratkaa-harakteristika/>*)

Экология животных является одним из разделов частной экологии, выделяемым наряду с экологией растений, экологией водорослей, экологией грибов, экологией микроорганизмов. Таким образом, **экология животных** – это наука об отношениях животных организмов или групп организмов с окружающей их средой. Ее принципы идентичны общеэкологическим, но рассматриваются сквозь призму специфики зоологических объектов. Поэтому экология животных теснейшим образом связана с различными разделами экологии и зоологии. Среди последних следует особо выделить морфологию и физиологию животных, этологию, зоогеографию. Данный раздел имеет

наибольшее практическое значение и для ветеринарии, и зоотехнии, поэтому в нашем учебном пособии мы делаем упор именно на экологию животных.

Различают два основных подхода к изучению экологических объектов. **Статический**, или **феноменологический подход** предполагает выполнение экологических наблюдений и описаний (например, определение структуры биологического разнообразия животных организмов). **Динамический**, или **каузальный, подход** нацелен на выявление причинно-следственных связей (как правило, при этом используется экологический эксперимент).

Как любая другая наука, экология пользуется как специфическими методами исследований, так и заимствует методологию других отраслей знаний. Среди используемых современной экологией животных **методологических подходов и принципов** следует особо выделить три:

1. **Принцип системности** означает, что любая экологическая система рассматривается как целое, обладающее свойствами, не сводимыми к сумме свойств его компонентов. Каждый уровень экосистемы характеризуется собственными, присущими только ему свойствами и, кроме того, обладает суммой свойств, входящих в него подсистем-компонентов. Примером может служить кумулятивное действие вырабатываемых животными ядов или синергическое антитоксическое действие слизи, продуцируемой находящимися в ограниченном объеме воды рыбами.

2. **Статистические методы** позволяют корректным образом количественно описать экологические процессы, рассматривая их как стохастические (вероятностный характер процессов, протекающих в биологических и экологических системах, подробно рассматривался в курсе биометрии).

3. **Моделирование**. Модель – это абстрактное описание того или иного явления реального мира, позволяющее делать предсказания относительно этого явления. Простейшие модели имеют неформализованную основу – это вербальные (словесные) и графические модели. Моделями являются подробные описания (диагнозы) зоологических видов, наскальные изображения охотничьих животных, схемы биологических циклов паразитов и т. п. Более совершенные модели имеют формализованную основу – это математические модели, например, динамики численности насекомых-вредителей, позволяющие предсказывать их численность в определенный момент времени и принимать обоснованные решения по управлению ею.

Экология как наука базируется на разных отраслях биологии (физиология, биофизика, генетика и др.) и тесно связана с небиологическими

естественными науками, на терминологический аппарат и технологические возможности которых опираются экологические исследования. Экология животных тесно связана и с прикладными направлениями науки – зоотехнией, охотоведением, лесоведением, защитой растений, ветеринарией, охраной природы.

Исходя из вышеизложенного, можно сформулировать разнообразные **задачи экологии**, от теоретических до прикладных:

1) исследование закономерностей взаимодействия живых организмов со средой обитания, в том числе в связи с антропогенным воздействием на природные системы;

2) прогнозирование изменений в природе под влиянием деятельности человека;

3) экологическая индикация при определении тех или иных компонентов и элементов среды обитания, в том числе биоиндикация загрязнения среды с использованием живых организмов;

4) управление процессами, протекающими в биосфере, в том числе регуляция численности популяций живых организмов;

5) сохранение биологического разнообразия и эталонов ненарушенных природных систем как сред обитания живых организмов;

6) создание научной основы рациональной эксплуатации биологических ресурсов, в том числе перехода от промысла животных, растений, грибов и микроорганизмов к их культивированию;

7) восстановление нарушенных природных систем (в том числе восстановление пастбищ, продуктивности водоемов и т. п.).

Неразумные попытки преобразовать природу вопреки ее законам, имевшие место в прошлом и не прекращающиеся в настоящее время, породили острую **проблему экологического кризиса**. Основная задача экологии в приложении к практике – создать необходимую научную базу для успешного и с минимальными издержками ее разрешения.

Первые экологические знания были накоплены человечеством на заре его развития. Знания об окружающей среде – животных, растениях, силах природы – были жизненно необходимы первобытному человеку, так как помогали выжить в весьма враждебном мире. Важнейшей вехой в развитии человечества стало освоение огня и других природных явлений, а также создание орудий, позволявших человеку преобразовывать среду своего обитания, что и положило начало возникновению человеческой цивилизации.

Наука как специфическая сфера общественного сознания начала оформляться в античном мире. Труды **Гиппократ**, **Аристотель**, других мыслителей того времени содержат массу сведений экологического плана. В эпоху средневековья научная деятельность в странах Европы подвергалась запретам, накопление научного знания практически прекратилось, многое было утрачено. В это время естествознание (а значит, и исследования экологической направленности) в той или иной степени развивались в странах Востока.

Многие работы натуралистов эпохи Возрождения носили явно экологический характер. Примером могут служить исследования **Антони ван Левенгука** (начало XVII в.) сообществ микроорганизмов виноградного сока на разных стадиях его сбраживания. В Российской империи в XVIII–XIX столетиях естествоиспытатели-натуралисты активно вели работу по описанию природы Восточной Европы и Северной Азии. Среди прочих огромный вклад в изучение животного мира внесли **П.С. Паллас**, **К.М. Бэр**, **М.А. Мензбир**, **А.Ф. Миддендорф**. Основоположителем собственно экологического направления в естествознании в России был профессор Московского университета **К.Ф. Рулье** (1814–1858), который призывал изучать живые организмы в их взаимоотношениях с окружающей средой, так как: «Ни одно органическое существо не живет само по себе; каждое вызывается к жизни и живет постольку, поскольку находится во взаимодействии с относительно внешним для него миром». Первой собственно экологической научной работой в России считается магистерская диссертация «Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии» (1855) его ученика **Н.А. Северцова**. Однако вплоть до XIX в. экологические исследования не дифференцировались среди прочих отраслей так называемых естественноисторических наук.

Выше отмечено, что термин *экология* был предложен выдающимся биологом **Эрнстом Геккелем** в 1866 г. Термин *биоценоз* ввел в 1877 г. немецкий гидробиолог **К. Мёбиус**. Оформление экологии в самостоятельную дисциплину произошло в начале XX столетия, однако этот термин оставался малоупотребимым. Окончательно утвердился он лишь после Второй мировой войны. Первые советские экологические работы рубрицировались по направлению *биоценология*. Автором первого отечественного учебника по экологии животных был профессор **Д.Н. Кашкаров**.

В развитие экологии внесли значительный вклад отечественные ученые – **Н.И. Вавилов**, **В.Н. Сукачев**, **Е.Н. Павловский**, **М.С. Гиляров**, **А.В. Яблоков**, **Н.Ф. Реймерс** и другие. Особая заслуга в развитии экологии принадлежит **В.И. Вернадскому** – основателю учения о биосфере (рис. 3).

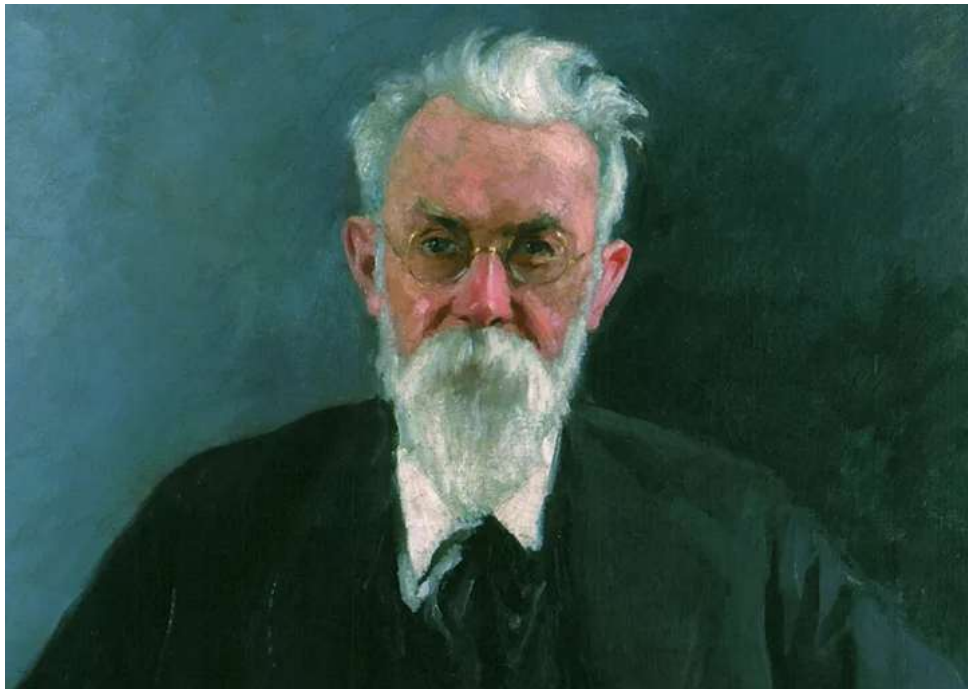


Рис. 3. Портрет академика Владимира Ивановича Вернадского работы И.Э. Грабаря ([no http://worldcrisis.ru/crisis/3732021](http://worldcrisis.ru/crisis/3732021))

В круг научных интересов В.И. Вернадского входили: минералогия, кристаллография, геохимия, геология, почвоведение, радиогеология, биология, палеонтология, биогеохимия, метеоритика, философия и история науки. Кроме того, он занимался организаторской и общественной деятельностью.

Из учения о взаимосвязи организма и среды, экология трансформировалась в наше время в науку о структуре природы, о том, как функционирует биосфера Земли в её целостности. Экология становится основой позиционирования индустриального общества в природе.

Массовый поворот к различным аспектам экологии, особенно природоохранным, в сознании населения произошел в развитых капиталистических странах Европы и Северной Америки в конце 60-х гг. XX века. С этого времени многие группы населения стали интересоваться проблемами загрязнения среды обитания, охраны природы, ресурсосбережения, ростом народонаселения. Широким фронтом развернулись охотно финансируемые экологические исследования. Стали организовываться экологические научные центры, началась подготовка собственно специалистов-экологов. В странах социалистического лагеря этот процесс не принял лавинообразного характера. Осознание широкими массами населения, стоящих перед обществом экологических проблем произошло лишь в конце 80-х гг., особенно после аварии на Чернобыльской атомной электростанции.

Общая экология представляет собой систему научных дисциплин. Ее делят на *аутэкологию*, которая исследует отношения и взаимодействия со средой обитания *особи* какого-либо вида; на *демэкологию*, изучающую процессы, происходящие в *популяции* или внутри вида; и *синэкологию* – изучающую взаимоотношения связи разных совместно обитающих организмов друг с другом в условиях неорганической среды. Синэкология изучает следующие уровни организации живой материи: *биоценоз*, *экосистему*, *биосферу*.

Исходя из этого, в современной экологии можно выделить 2 основных подхода: экосистемный и популяционный. В первом случае основной упор делается на изучение естественных совокупностей организмов, относящихся к разным трофическим уровням и неживых компонентов среды, находящихся в тесной взаимосвязи. В пределах экосистемного подхода можно различить *структурное* направление, изучающее строение экосистем, и *функциональное*, делающее упор на изучении происходящих в экосистемах процессов. Оно достигло особенно больших успехов, видимо, потому, что опиралось на более универсальные показатели, связывающие результаты жизнедеятельности многих организмов различных видов. Популяционный подход концентрирует основное внимание на изучении популяций – совокупностей особей одного вида, обитающих на определенной территории или акватории. Наиболее важные вопросы здесь связаны с выявлением факторов, ограничивающих распространение тех или иных популяций и роста их численности. Переход от уровня рассмотрения отдельных особей к уровню популяций был совершен **Ч. Дарвиным** в его теории о происхождении видов.

По конкретным таксономическим ветвям общая экология делится на экологию растений и экологию животных. Как самостоятельная научная дисциплина формируется социальная экология, или экология человека.

Воздействие человека на природу (антропогенное воздействие) – необходимое условие его (человека) существования. В результате возможно непрерывное обеспечение людей жизненными благами и воспроизводство человеческого общества. Воздействие человека сказывается на всех ресурсах и компонентах биосферы – почвенном покрове, гидросфере, атмосфере, животном и растительном мире, литосфере. Даже труднодоступные районы Земного шара – Арктика, Антарктика, высокогорья, глубины океанов, околоземное космическое пространство оказались в той или иной мере

затронуты хозяйственной деятельностью человека, а это неизбежно влечет за собой изменения в экосистемах, ландшафтах, природных комплексах.

Можно выделить 4 главные формы воздействия человека на биосферу:

1. Изменение *структуры* земной поверхности – распашка степей и лугов, вырубка лесов, осушение болот, создание искусственных водоемов и др.
2. Изменение *состава* биосферы, круговорота и баланса, входящих в него веществ – добыча полезных ископаемых, создание отходов выработанных пород, выбросы различных веществ в атмосферу и гидросферу, изменение влагооборота.
3. Изменение *энергетического* и, в частности, *теплового* баланса отдельных регионов и планеты в целом.
4. Изменения, вносимые *в биоту* – совокупность живых организмов, истребление некоторых организмов, создание новых пород животных и сортов растений, перемещение организмов в новые места (интродукция).

По подсчетам ученых, человечество сейчас активно использует 55% суши, 12% речной воды, половину ежегодного прироста леса; в результате строительства и горных работ ежегодно перемещается более 4 тысяч куб. км породы; ежегодно из недр извлекается более 100 млрд тонн руды и сжигается 7 млрд. тонн условного топлива. Потребление O_2 за последние 100 лет составило 240 млрд тонн, за это же время в атмосферу выброшено 360 млрд тонн CO_2 , что значительно увеличило его содержание в атмосфере. Автомобили ежегодно выбрасывают в воздух огромное количество оксидов углерода и различных углеводородов – продуктов неполного сгорания.

Наиболее заметны изменения и преобразования почвенного покрова. По существу, все земли, пригодные для использования в сельском хозяйстве, утратили естественный растительный покров и заняты искусственными биоценозами – агроценозами.

На всех континентах меняется режим водотоков, появляются новые водоемы – водохранилища, каналы, осушаются болота; леса вырубаются и заменяются искусственными насаждениями. Меняется газовый состав атмосферы; уменьшается численность одних и увеличивается других видов животных и растений; меняется климат отдельных районов, городов и промышленных агломераций. Нарушаются биоценозы микромира в почвенной и водной средах, а ведь микроорганизмы поддерживают плодородие.

Общие необратимые потери земельных ресурсов в мире за весь исторический период достигли 20 млн км² и превысили современную пахотную площадь планеты. Ежегодно теряется 5-7 млн га различных земель. Возникла

проблема так называемого «теплового загрязнения» планеты: ежегодно в биосферу выбрасывается $142,8 \times 10^{15}$ кДж тепла и 1 млрд тонн продуктов неполного сгорания.

Все антропогенные изменения в природе можно разделить на 2 категории: преднамеренные и попутные.

Преднамеренные преобразования – это освоение земель под посевы сельскохозяйственных культур или многолетние насаждения (сады, плантации и пр.), сооружение водохранилищ, строительство промышленных предприятий, городов и других населенных пунктов, путей сообщения, рытье карьеров и котлованов для добычи полезных ископаемых, осушение болот, изменение русла и направления течения рек.

Попутные изменения – это изменения газового состава атмосферы, загрязнение окружающей среды, образование депрессионных воронок, обеднение видового состава животного и растительного мира, развитие эрозионных процессов, усиление аллергических заболеваний людей, образование фотохимических туманов (смога), ускорение коррозии металлов и т.д. Большая часть попутных изменений в природе неизбежна, однако необходимо стремиться свести их к минимуму или найти решение, полностью устраняющее некоторые виды негативных процессов.

Возникла крайняя необходимость по слежению (контролю) за экологической ситуацией в мире. Для этого служит мониторинг – система наблюдения и контроля за состоянием окружающей среды. Он состоит из 3-х ступеней:

1. собственно, наблюдения;
2. оценка состояния среды;
3. прогноз возможных изменений.

Мониторинг предусматривает наблюдение за антропогенными изменениями, а также за естественной, малоизмененной природой (чтобы были объективные сравнения при оценке антропогенных изменений). В системе мониторинга различают 3 уровня: санитарно-токсический; экологический и биосферный.

Санитарно-токсический мониторинг – наблюдения за состоянием качества окружающей среды, главным образом, за степенью загрязнения природных ресурсов вредными веществами и влиянием этого процесса на человека, животный и растительный мир. А также, определение наличия шумов, аллергенов, пыли, патогенных микроорганизмов, неприятных запахов, сажи, контроль за содержанием в атмосфере окислов серы и азота, окиси

углерода, соединений тяжелых металлов, качеством водных объектов, степенью их загрязнения различными органическими веществами, нефтепродуктами, радионуклидами.

Экологический мониторинг – определение изменений в экологических системах (биогеоценозах), природных комплексах и их продуктивности, а также выявление динамики запасов полезных ископаемых, водных, земельных и растительных ресурсов. Наиболее важный показатель – биологическая продуктивность биогеоценоза за определенный промежуток времени. Здесь проводят сопоставление нарушений природных комплексов с охраняемыми и заповедными территориями.

Биосферный мониторинг (рис. 4) – позволяет определить глобальные фоновые изменения в природе (интенсивность радиации, наличие в атмосфере CO_2 , озона, тепла и степень ее запыленности, циркуляцию газов между океаном и воздушной оболочкой Земли, мировые миграции птиц, млекопитающих, рыб, насекомых (особое значение имеют при этом биосферные заповедники), погодно-климатические изменения на планете.



Рис. 4. Объекты биосферного мониторинга

(no <https://infourok.ru/prezentaciya-na-temu-ekologicheskij-monitoring-1800874.html>)

В СССР наблюдения за состоянием природной среды из космоса систематически проводили, начиная с 1960-х годов. Советские ученые – первопроходцы в этом направлении исследований. В настоящее время методы дистанционного зондирования Земли из космоса в сочетании с наземными и аэровоздушными наблюдениями, позволяют решать многие практические задачи.

Развитая система мониторинга позволяет перейти от наблюдений к прогнозированию состояния окружающей среды и природных ресурсов, процессов и возможных нарушений сложившихся равновесий в ближайшие годы и на обозримую перспективу. Предполагаемые экологические изменения к концу прогнозируемого периода определяют сопоставлением показателей, получаемых методом экстраполяции тенденций в экологических системах, применения природоохранных средств и технологий (очистных сооружений, безотходных технологий и пр.) и сохранения самовосстановительных способностей природы. Прогнозирование ведется по *отраслевому* и *региональному* принципам. Только в сочетании этих направлений можно получить обобщенные данные о предполагаемом состоянии окружающей среды и природных ресурсов на обозримую перспективу. Особенно перспективно развитие математической экологии, задачей которой является перевод эмпирически накопленных сведений и закономерностей в математические модели, которые позволяют прогнозировать состояние и поведение популяций и сообществ. В эпоху научно-технического прогресса экология стала научной основой природопользования и охраны природы, способствуя, таким образом, оптимизации взаимодействия общества и природы (рис. 5).

Рис. 5. Этапы взаимодействия общества с природой
(no <https://ppt-online.org/538229>)



ФАКТОРИАЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ

Среда – это тела и явления (объекты и процессы), с которыми организм находится в прямых или косвенных отношениях.

Под **факторами среды**, то есть **экологическими факторами**, подразумеваются любые элементы среды, способные оказывать на живые организмы то или иное влияние (рис. 6). В свою очередь, организм реагирует на экологический фактор специфическими приспособительными реакциями. Способность к адаптации, приспособлению, – фундаментальное свойство органической жизни. Эта способность обеспечивает возможность живым организмам выжить в конкретных условиях их обитания.

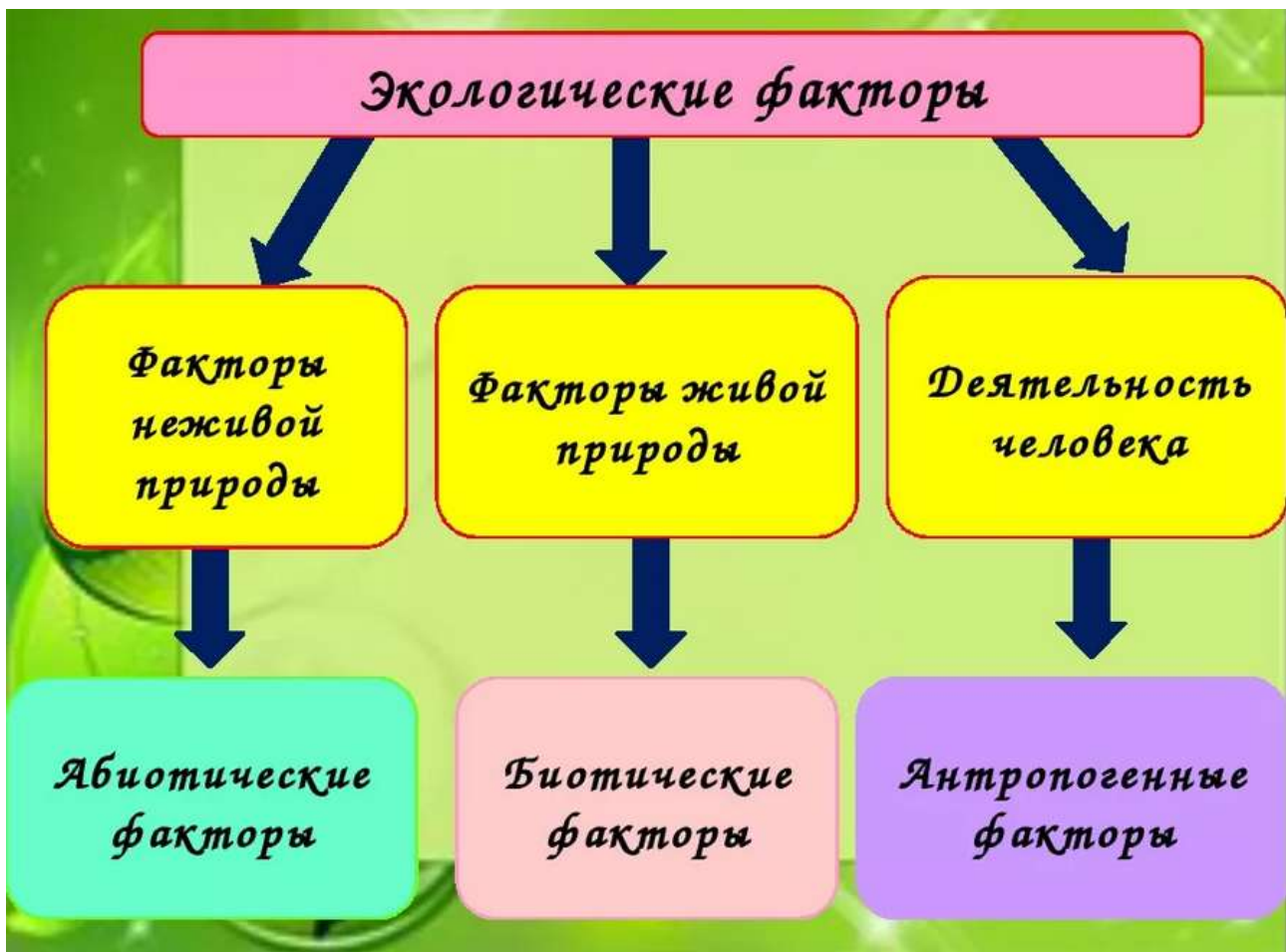


Рис. 6. Факторы среды (экологические факторы)

(no <https://infourok.ru/prezentaciya-k-uroku-faktori-sredi-obitaniya-klass-492579.html>)

Существует большое число различных классификаций **экологических факторов**. Так, факторы среды можно разделить на:

- факторы неживой природы, т. е. **абиотические**;

- факторы живой природы, т. е. **биотические**.

Под **абиотическими факторами** понимается воздействие материи (в форме вещества и/или полей) и ее основных характеристик (температура, величина ускорения свободного падения и т. п.). Среди прочих выделяются следующие группы абиотических факторов:

- **климатические** (температура, вода/влажность, свет, атмосферное давление, ветер и др.);
- **эдафические** (механический состав, влагоемкость, воздухопроницаемость, плотность почвы);
- **орографические** (рельеф местности, высота над уровнем моря, экспозиция склона);
- **химические** (газовый состав воздуха и наличие химических загрязнений; состав воды — содержание растворенных веществ и взвесей; кислотность, осмотическое давление и состав почвенных растворов; химический состав грунта).

Климатические факторы являются одними из важнейших, определяющими условия обитания животных и других живых организмов на суше. Данные обычных метеорологических наблюдений дают представление о **макроклимате** определенной территории. Те же показатели для отдельного биотопа позволяют нам судить о его **мезоклимате**. Соответственно, мезоклимат северного и южного склонов одного и того же холма будет различаться. Понятие **микроклимата** относится к малым (площадью до десятков квадратных дециметров) участкам поверхности почвы, растительного покрова и т.п. Например, полуденная температура коры на северной и южной сторонах ствола дерева в солнечный день может различаться на десятки градусов.

Биотические факторы — это разного рода воздействия живых организмов, в том числе особей своего вида. Под **микробиогенными** факторами подразумевается деятельность бактерий, вирусов, риккетсий и других микроскопических организмов; **микогенными** — грибов; **фитогенными** — растительных организмов; **зоогенными** — деятельность животных организмов.

Несколько в стороне стоит **антропоический (антропогенный) фактор** как специфическая деятельность человека. Но нередко, в связи с постоянно растущим воздействием человека на окружающую среду, его выделяют в самостоятельный фактор — антропогенный (рис. 6).

Другие системы классификации экологических факторов основаны на иных критериях. Например, можно разделить факторы на **зависящие от**

численности (плотности) организмов и не зависящие от таковой. Так, региональный макроклимат практически не зависит от состава и плотности животного населения региона. В то же время животные могут существенно влиять на микроклиматические условия. Например, при тотальном объедании хвои или листвы деревьев насекомыми в лесу изменяется ветровой режим, влажность, динамика температуры на уровне крон и у поверхности почвы. Эти изменения неизбежно скажутся на последующих поколениях этих же насекомых, а также их конкурентах и энтомофагах.

Актуальна дифференцировка экологических факторов по периодичности их действия. Именно этот критерий лежит в основе классификации профессора **А.С. Мончадского**, который предложил выделять следующие их группы:

- **первичные периодические** – явления, связанные с вращением Земли и Луны (смена времен года, параметры солнечной радиации, приливно-отливные явления, определяемые положением Луны относительно Земли);
- **вторичные периодические**, являющиеся следствиями действия первичных периодических (суточный ход температуры, влажности, освещенности, динамика кормовых ресурсов и т. п.);
- **непериодические** – факторы, не имеющие правильной цикличности (стихийные явления, механический и химический состав почвы, орографические факторы как таковые, залповые выбросы вулканического вещества или же техногенных ксенобиотиков и т. п.).

Эволюционно у живых организмов выработались приспособления к действию периодических факторов. Неблагоприятное воздействие непериодических факторов зачастую оказывается фатальным, поскольку живые организмы не в состоянии выработать соответствующие адаптации вследствие непредсказуемости их проявления.

По пространственно-временному параметру можно выделить **стабильные и лабильные экологические факторы**. Значения первых (например, уровень гравитации, содержание азота в атмосферном воздухе) константно в течение весьма продолжительных периодов времени. Действие вторых подвержено выраженным изменениям во времени и пространстве. Изменения во времени могут быть:

- **правильно-периодическими (регулярными)** – это сезонные и суточные ритмы, приливно-отливные явления;

- **случайными (нерегулярными)** – изменения погодных условий (вплоть до катастрофических стихийных явлений, таких как бури, тайфуны, ливни, обвалы, оползни, сели и т.п.), землетрясения, залповые выбросы ксенобиотиков, падение метеоритов и т.п.;
- **векторными (направленными)** – направленное изменение климата, опустынивание, зарастание водоемов, рост концентрации углекислого газа в атмосфере, нарастание выброса в окружающую среду соединений серы и других ксенобиотиков.

Действие отдельных факторов следует отграничивать от действия комплексов факторов. Например, восточная экспозиция склона холма сама по себе (как наличие уклона) имеет мало отличий от северной или юго-западной. Однако она определяет освещение склона лучами восходящего солнца и прогрев – полуденного, а также более раннее наступление вечерних сумерек, выражающееся в снижении освещенности, дополняемом понижением температуры и повышением относительной влажности приземного слоя воздуха.

Экологические факторы могут воздействовать как:

- **ограничитель**, обуславливая возможность или невозможность существования в данных условиях (например, низкие температуры для теплолюбивых форм; уровень снежного покрова для копытных; недостаток кормов для птиц зимой);
- **раздражитель**, приводя к проявлению соответствующих физиологических и поведенческих адаптивных реакций (например, при высоких температурах многие млекопитающие прибегают к гипервентиляции легких, что ведет к охлаждению тела за счет испарения);
- **модификатор**, инициируя морфологические и физиолого-биохимические перестройки (пустынные формы насекомых обычно обладают интенсивнее склеротизированными покровами тела со светоотражающими свойствами, тогда как обитатели влажных биотопов имеют слабо склеротизированные покровы и окраску, позволяющую телу лучше аккумулировать тепло солнечных лучей, – примером могут служить мигрирующие саранчовые, обитающие в полупустынях, либо плавнях рек);
- **сигнал**, информируя об изменении в параметрах других экологических факторов (например, сокращающаяся продолжительность

светового времени суток информирует животных о предстоящих сезонных изменениях температур).

При этом экологический фактор может выступать в качестве:

- **условия**, которые животными не расходуются и не могут быть исчерпаны; один организм не может сделать условия недоступными или менее доступными для другого (примером могут служить температура или относительная влажность воздуха, общая соленость воды);
- **ресурса**, который потребляется животными организмами (это могут быть кормовые ресурсы, микроэлементы в химически доступной форме, растворенный в воде кислород и т. п.);
- **источника информации**, то есть сигнала (например, свет как индикатор открытого пространства инициирует у скрытоживущих насекомых реакцию поиска укрытия или затаивания).

Разнообразие экологических факторов весьма велико, велика специфика и проявления, действия их на животные организмы. Установление общих закономерностей действия факторов среды также является предметом экологии.

Закон экологического оптимума (рис. 7) может быть сформулирован следующим образом: *«Каждый переменный фактор имеет лишь определенные пределы положительного влияния на организмы. Как недостаточное, так и избыточное действие фактора отрицательно сказывается на жизнедеятельности особей»*.

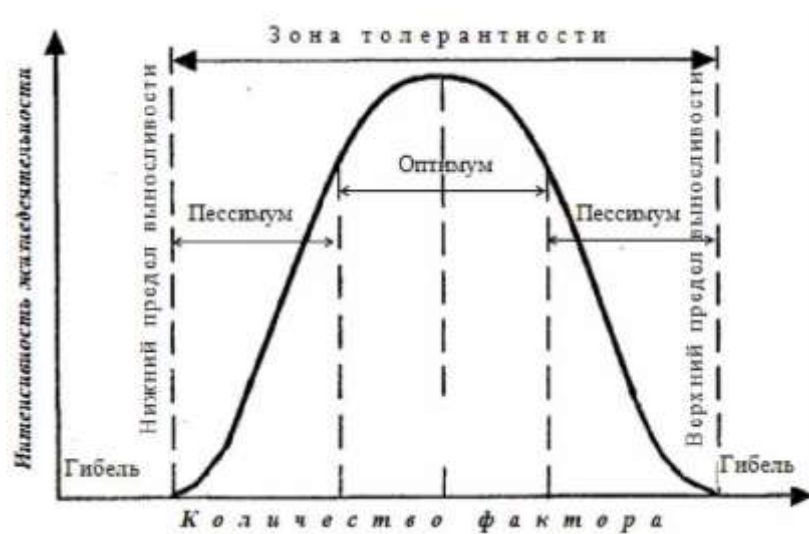


Рис. 7. Графическое изображение Закона оптимума
(no <https://en.ppt-online.org/277668>)

Следствием из этого закона является **правило лимитирующего действия факторов**, которое гласит, что *факторы среды, значения которых наиболее далеки от оптимума, в первую очередь ограничивают возможность существования вида в данных условиях.*

Лимитирующие факторы среды предопределяют географический ареал видов и других таксонов животных. Ареал паразита не может выходить за пределы ареала его хозяина. Ласточки и стрижи прилетают позже других птиц не вследствие собственно своей исключительной теплолюбивости, а из-за сезонных изменений плотности аэропланктона. Зимующие в городах средней России утки-кряквы подтверждают, что основной причиной перелетности этих птиц является отсутствие достаточной кормовой базы в период ледостава.

Несколько иная формулировка – *отсутствие или невозможность процветания определяется недостатком (по качеству или по количеству) либо, наоборот, избыточным проявлением любого из факторов, уровень (интенсивность) которых близок к предельно переносимому* – известна как **закон толерантности Шелфорда**. Близок к нему и закон минимума Ю. Либиха (рис. 8).



Рис. 8. Закон ограничивающего (лимитирующего) фактора, или Закон минимума Либиха, — один из фундаментальных законов в экологии, гласящий, что *наиболее значим для организма тот фактор, который более всего отклоняется от оптимального его значения.* Поэтому во время

прогнозирования экологических условий или выполнения экспертиз очень важно определить слабое звено в жизни организма. Сформулирован Юстусом фон Либихом в 1840 году. Позже, в 1913 году, закон обобщён и дополнен В.Э. Шелфордом (Закон толерантности) ([no https://infourok.ru/prezentaciya-po-biologii-na-temu-sreda-obitaniya-organizmov-i-ee-faktori-2754435.html](https://infourok.ru/prezentaciya-po-biologii-na-temu-sreda-obitaniya-organizmov-i-ee-faktori-2754435.html))

Каждому организму свойственен свой диапазон толерантности, переносимости воздействия различных экологических факторов. Это зона между критическими точками, за пределами которой его существование невозможно. Для оценки широты этого диапазона используется понятие **экологической валентности**. Широкой экологической валентностью, в частности, характеризуются многие из широко, иногда всесветно, распространенных животных.

Виды с широкой экологической валентностью носят название **эврибионтных**, с узкой – **стенобионтных**. Чаще имеется информация о степени экологической валентности животных по отдельно взятым экологическим факторам. Отсюда и соответствующие термины:

- **стенотермы** – животные, способные существовать в узком температурном диапазоне, **эвритермы** – в широком диапазоне;
- **эврифаги** – потребители широкого круга кормовых объектов, **стенофаги** – узкого круга объектов.

Представители различных систематических групп животных существенно отличаются друг от друга как по положению оптимума, так и по экологической валентности. Иногда формулируется соответствующее **правило несовпадения диапазонов (спектров) экологической валентности разных видов**. Песцы, обитатели тундры, переносят колебания температуры в диапазоне от -55°C до $+30^{\circ}\text{C}$, и их диапазон толерантности равен 85°C . Животные умеренных широт в большинстве своем эвритермны. Напротив, обитатели пещер, теплых источников, обитатели тропических лесов и коралловых рифов, как правило, стенотермны. Например, у ракообразных *Copilia mirabilis* диапазон толерантности равен примерно 6°C , и они могут обитать только в воде теплых источников с температурой в диапазоне $23-29^{\circ}\text{C}$.

Многие виды рыб эвригалинны, то есть способны жить в водоемах разного уровня солености – от пресных до соленых. Так, судак обычен в лиманах Азовского и Черного морей; каспийскую сельдь в XIX в. в промышленных масштабах добывали на Волге. Напротив, коралловые полипы

стеногалинны, и локально опресняющие морскую воду сильные ливни могут приводить к массовому отмиранию поверхностно расположенных полипов.

Среди животных есть как эврифаги (тараканы, муравьи-кочевники, опоссумы, крысы, свиньи, павианы, енот, бурый медведь, а также человек), так и стенофаги (тутовый шелкопряд, фламинго, трубкозуб, коала, большая панда).

Правило неоднозначности действия факторов на различные процессы у одного и того же организма можно проиллюстрировать примером бабочек мельничной огневки, – повышение температуры ведет к интенсификации обмена веществ у этих насекомых и снижению их двигательной активности (тепловое оцепенение).

Правило вариабельности ответных реакций на действие факторов среды у разных особей одного вида проявляется в том, что диапазон толерантности, критические точки, оптимальная и пессимальная зоны не совпадают для отдельно взятых индивидуумов. Эта вариабельность определяется индивидуальными наследственно обусловленными характеристиками особей, половыми, возрастными и физиологическими различиями. Так, у общественных пчелиных срок жизни самцов ограничен несколькими месяцами, тогда как самки зачастую живут годами. Жертвами хищников, болезней, неблагоприятных погодных условий в первую очередь становятся физиологически ослабленные (низкими температурами, бескормицей и т. п.) особи. Минимальные критические температуры для покоящихся стадий развития насекомых намного ниже, чем для активных. Яйца многих тлей, открыто расположенные на хвое и побегах растений, сохраняют жизнеспособность при продолжительных зимних морозах до -35°C , тогда как личинки погибают уже после нескольких часов воздействия слабоотрицательными (-5°C) температурами. Как правило, наиболее чувствительны к экстремальным значениям экологических факторов животные в период размножения. Из вышесказанного можно сделать вывод, что **экологическая валентность вида всегда шире экологической валентности особи.**

Следующее правило гласит, что **приспособленность к одному фактору среды не зависит от приспособленности к иным факторам**, либо в иной формулировке, – **к каждому фактору среды животные приспосабливаются взаимонезависимо.** Эвригалинные виды могут быть как стенотермными, так и эвритермными, стенофагами или эврифагами. Совокупность диапазонов экологических валентностей по всему набору экологических факторов составляет **экологический спектр вида.**

Экологические факторы могут взаимодействовать, но не являются полностью взаимозаменяемыми. Так, низкие температуры при сильном ветре воспринимаются как еще более низкие, а жара легче переносится при низкой относительной влажности воздуха, что является для прогнозирования синоптиками «ощущаемой» температуры воздуха.

Большинство животных отличаются мобильностью, высоким уровнем развития сенсорно-регуляторных систем, что обеспечивает им специфические возможности в регистрации тех или иных параметров окружающей среды и оперативном использовании имеющихся адаптационных возможностей. Имеет смысл рассмотреть специфику действия на животных некоторых из основных экологических факторов.

Электромагнитные поля, свет, звуковые волны

Различного рода поля могут оказывать существенное воздействие на животных. Электрические поля имеют большое значение для водных и мелких размеров сухопутных животных. Тем не менее, лишь немногие водные животные могут целенаправленно генерировать электрические поля и с высокой точностью регистрировать изменения напряженности их силовых линий. Специальные электрические органы есть у электрических скатов, электрических угрей, мормирообразных и некоторых других рыб, которые используют их для защиты, а также парализации своих жертв. Слабой интенсивности электрические поля неизбежно возникают при проведении нервных импульсов и сокращении мускулатуры. Именно их регистрирует своим специализированным анализатором акула-молот, способная безошибочно обнаруживать полностью зарывшихся в грунт рыб и других животных, совершающих дыхательные движения и сохраняющих биение сердечной мускулатуры.

У мелких наземных животных с покровами тела, не увлажняемыми электропроводящими секретами, существенную проблему представляет накопление на их поверхности зарядов статического электричества вследствие трения о поверхность различных субстратов. Опасность может представлять электростатическое притяжение к посторонним предметам. Кроме того, электрические разряды способны нарушить нормальную работу некоторых рецепторов. Предполагается, что неподвижные шипы, щетинки и иные хетоидные образования у насекомых выполняют функцию своеобразных «молниеотводов».

Магнитные поля используются животными для ориентации в пространстве. Так, силовые линии магнитного поля Земли служат ориентирами при навигации у многих перелетных птиц.

Электромагнитные волны в зависимости от частоты представляют собой звуковые, инфра- и ультразвуковые волны, световое, инфракрасное, ультрафиолетовое, рентгеновское и иные виды излучений. Как правило, в окружающей среде одновременно представлен спектр колебаний различных частот.

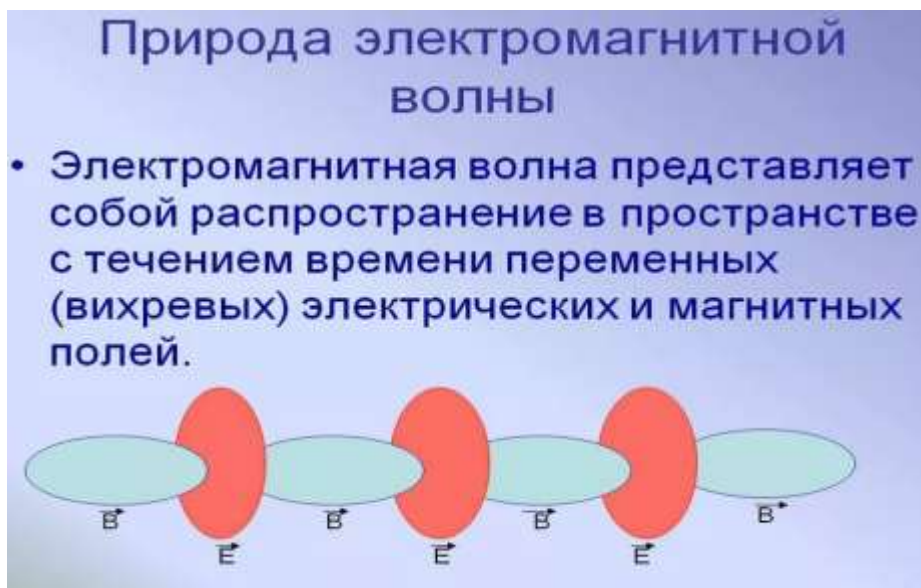


Рис. 9. Природа электромагнитной волны

(no <https://infourok.ru/prezentaciya-po-fizike-elektromagnitnie-volni-i-ih-vliyanie-na-cheloveka-3432256.html>)

Космическая радиация – это единственный внешний источник энергии на Земле (рис. 10). В энергетическом балансе планеты 99,9 % составляет лучистая энергия Солнца, 0,1 % приходится на другие источники энергии Земли. Поверхности планеты в среднем достигает лишь 47 % прямой и рассеянной радиации, 19 % поглощается атмосферой, остальное отражается в космос.

Прямая радиация содержит волны длиной 0,1–30 000 нм, причем на долю ультрафиолетового излучения приходится 1–5 %, излучения в видимой части спектра – 16–45 %, инфракрасного – остальное. Жесткое (т. е. коротковолновое) ультрафиолетовое и рентгеновское излучение задерживается верхними слоями атмосферы, в том числе благодаря озоновому слою. Рассеянная радиация характеризуется максимумом в сине-фиолетовой части видимого спектра (400–480 нм), что и определяет соответствующую окраску небосвода.

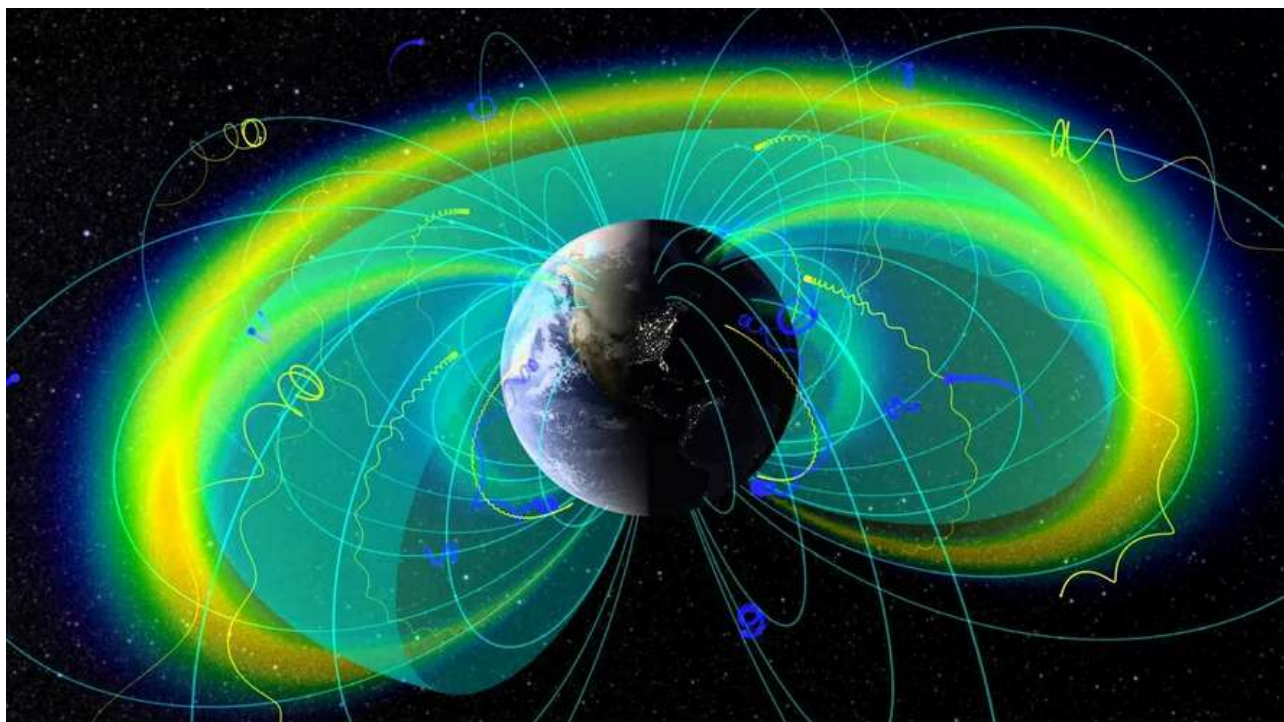


Рис. 10. Космическая радиация (магнитосфера, ионосфера)
 (no <https://tehnovar.ru/198371-Kosmicheskaya-radiaciya-chto-eto-takoe-i%C2%A0naskolyko-opasno.html>)

Биологическое действие излучений различных частот различно. Ультрафиолет для наземных позвоночных животных важен с точки зрения синтеза витаминов группы D из стероидов. Однако прямое воздействие ультрафиолетовых лучей может иметь массу неблагоприятных последствий, от прямого фотоповреждения до инициации канцерогенеза. Основными фотопротекторами у животных и грибов являются меланиновые пигменты. У многих птиц и млекопитающих провитамины входят в состав жировых выделений, предназначенных для ухода за перьевым или шерстяным покровом. Затем фотоактивированные ультрафиолетом вне живых тканей организма предшественники витаминов попадают в пищеварительный тракт при чистке перьев клювом или вылизывании шерсти и используются для синтеза витаминов группы D. В описанном случае ультрафиолетовое излучение выступает в качестве ресурса. Однако чаще всего для животных свет – это носитель информации.

Излучение в видимом и инфракрасном участках спектра воспринимается различными животными по-разному. Насекомые, как правило, не воспринимают инфракрасные и красные лучи, но хорошо видят лучи ближней ультрафиолетовой части спектра. Большинство других животных не

воспринимают органами зрения даже самые длинные ультрафиолетовые волны. Различия в спектральной чувствительности делают невозможным прямое сравнение цветовосприятия разными животными. Одинаково белые в глазах человека пигменты – свинцовые и титановые белила – имеют разные спектры отражения в длинноволновом ультрафиолетовом диапазоне и уверенно различаются пчелами. Темно-красные венчики цветков маков в глазах «краснослепых» мух сияют отраженным ультрафиолетом. Мухи-дрозофилы способны воспринимать коротковолновое ультрафиолетовое излучение, испускаемое дрожжевыми клетками при делении. Это позволяет им успешно искать в полумраке тропического леса инвазированные дрожжами плоды, являющиеся субстратом для развития личинок.

Зрением в инфракрасном диапазоне волн обладают ямкоголовые змеи. Тепловое излучение воспринимают некоторые кровососущие насекомые, например, самки обычных у нас комаров-кулицид.

Некоторые животные (главным образом, насекомые) способны воспринимать плоскость поляризации световых волн. Многие ночные насекомые, некоторые птицы способны ориентироваться, осуществляя навигацию по плоскости поляризации сияния закатного либо предрассветного сектора ночного неба.

По отношению животных к освещению и интенсивности света их делят на **фотофилов** и **фотофобов**. Фотофильны – певчие воробьиные птицы, дневные булавоусые бабочки. Фотофобны строго ночные формы – большинство сов, ночные чешуекрылые, норные и почвенные животные (например, кроты), пещерные животные. Некоторые животные **эврифотны** – многие кулики, утиные, куньи, клопы-гладыши, ряд чешуекрылых насекомых (совки-гаммы, некоторые бражники, пяденицы-веснянки) активны как днем, так и ночью. Цветовое зрение, вопреки общепринятому мнению, распространено в животном мире не столь широко. Ночные формы, как правило, цветовым зрением не обладают, так как освещенность по ночам слишком низка для качественного цветовосприятия. Обитание в условиях низкой освещенности или полной темноты ведет к утрате зрения с редукцией соответствующих органов либо к гипертрофированному их развитию, зачастую с приобретением люминофоров.

Не все животные обладают объемным зрением. Бинокулярное зрение является объемным в случае, если обозреваемые сектора зрения перекрываются. В объеме воспринимают окружающий мир и фасеточные глаза насекомых. Разные животные обладают различной способностью различать

неподвижные предметы, отделять их от фона. Большинство амфибий и рептилий с неподвижными либо малоподвижными глазами реагирует только на движущиеся предметы. Птицы, у которых сектора зрения глаз почти не перекрываются (например, куры), попеременно осматривают объект, покачивая головой. У насекомых фасеточные глаза неподвижны, и сидящее насекомое вынуждено треморировать, дрожать всем телом. Обыкновенный богомол (*Mantis religiosa*) трясет лишь головой, гусеницы поднимают передний конец тела и покачиваются. Ракообразные с глазами на подвижных стебельках обычно обладают весьма совершенным объемным зрением (рис. 11).



Рис. 11. У раков-богомолов есть два больших фасеточных глаза, расположенных на стебельках. Эти глаза имеют 16 типов фоторецепторов (в то время как у человека их 2: колбочки и палочки). Раки-богомолы способны различать цвета инфракрасного и ультрафиолетового диапазонов и регистрировать линейную и круговую поляризацию (*no <https://onedio.ru/news/17-vidov-ekscentrichnyh-zhivotnyh-v-sushestvovanie-kotoryh-veritsya-s-trudom-48982>*)

Глаза животных приспособлены к функционированию в определенной среде и малоэффективны в других условиях. Чтобы снять это ограничение, у рыб-четыреглазок (рис. 12) и жуков-вертячек глаза поделены пополам, верхние половинки адаптированы к работе в воздушной среде, нижние – водной.

Для наземных животных свет в первую очередь является условием среды их обитания. Животные должны учитывать этот фактор в своей окраске, адаптируя ее соответствующим образом или же перемещаясь на участки с подходящими условиями освещения. Мобильные животные могут перемещаться между участками среды с разными условиями освещения. Кроме того, изменение позы тела и состояния покровов (увлажнение секретами желез, взъерошивание шерсти или перьевого покрова и т. п.) позволяют адаптироваться к изменяющимся условиям освещения (в первую очередь инсоляции) без смены местообитания.



Рис. 12. Рыбы-четыреглазки *Anableps anableps* благодаря строению глаз могут хорошо видеть, как в водной, так и в воздушной среде
(no <https://travelask.ru/blog/posts/19248-chetyrehglazki-potryasayuschie-ryby-u-kotoryh-2-glaza-i-4-zr>)

Ресурсом для животных может являться пространство с тем или иным уровнем освещенности. Так, антофильные насекомые способны летать под пологом леса и посещать цветки растущих здесь растений только при достаточно высоком уровне освещенности. Поэтому пчелы и дневные бабочки встречаются только на полянах, прогалинах, просеках и лесных дорогах, но до распускания листвы на деревьях способны без ограничений посещать лиственные леса в поисках раннецветущих растений. Аналогичным образом условия освещенности в светлых широколиственных лесах позволяют многим пчелиным фуражировать под кронами деревьев. Обладающие высокоэффективным нейропозициональным зрением двукрылые насекомые свободны от подобных ограничений и имеют возможность заселять даже темнохвойные таежные леса.

Для гелиофильных (т. е. солнцелюбивых) животных (некоторые мухи, ящерицы и змеи) ресурсом является прогреваемая солнечными лучами поверхность, за которую они порой конкурируют. Освещенное или неосвещенное пространство может быть ресурсом для животных, обитающих в освещаемой зоне водоемов. Например, освещенное пространство необходимо некоторым хищным насекомым (личинкам стрекоз и некоторых жуков) для успешной охоты на своих жертв, для которых неосвещенное пространство в свою очередь становится ресурсом (как убежище). Разумеется, свет и освещенное пространство будут являться ресурсом для животных (некоторые голожаберные и двустворчатые моллюски, бескишечные турбеллярии и пр.), имеющих в качестве симбионтов зоохлорелл и зооксантелл.

Подводя итоги, следует заключить, что свет в той или иной степени выполняет функции:

- **условия обитания**, поэтому животные должны учитывать его в окраске, ориентации на местности и т. д.;
- **ресурса** (например, для синтеза витамина D);
- **сигнального фактора** (например, соотношение продолжительности светлого и темного времени суток (фотопериода) информирует животных о предстоящем наступлении сезонных изменений условий обитания.



Рис. 13. Животные в качестве звука воспринимают волны разных частот
(no <https://infourok.ru/prezentaciya-po-fizike-na-temu-zvukovie-volni-1941434.html>)

Звуковые волны играют значительную роль в жизни водных и наземных животных, выступая в первую очередь в качестве носителя информации (рис. 13). В морях инфразвуковые волны являются предвестниками надвигающихся штормов, своевременная их регистрация позволяет медузам отплыть на безопасное (имея в виду повреждение прибором) расстояние, а сифонофорам – выпустить газ из пневматофора и опуститься под воду. Ультразвуковое излучение используется для ориентации в пространстве и определения местоположения добычи водными (дельфины) и воздушными (летучие мыши, некоторые стрижеобразные) хищниками. Многие ночные бабочки способны улавливать ультразвуковые сигналы охотящихся летучих мышей, что позволяет им изменить траекторию полета или осуществить контролируемое падение на поверхность почвы.

Обычно животные воспринимают широкий диапазон звуковых волн, и жизненно важной задачей является разграничение актуальной информации (коммуникационные сигналы особей своего вида и конкурентов, сигналы тревоги, издаваемые при перемещении хищников звуки и т. п.) от информационного шума, являющегося условием обитания. Некоторые животные не выносят высокого уровня шума и покидают местообитания, например, после поселения в непосредственной близости колонии ткачиков или начала регулярной эксплуатации аэродрома.

Таким образом, звуковые волны имеют для животных значение в качестве условия их обитания и источника информации.

Температура

Все знают, что жизнь – это способ существования белковых тел. Условные «границы жизни» – это температурный диапазон, в рамках которого возможно существование и нормальное функционирование белков. Максимальная критическая температура определяется биохимическими параметрами белков, которые видоспецифичны, а также несколько различаются у отдельных индивидуумов. Имеющие белковую природу ферменты в большинстве своем оптимально функционируют в диапазоне температур 10–35 °С. В этом интервале, как правило, имеет место четкая зависимость скорости метаболических процессов от температуры. Количественным показателем, характеризующим этот процесс, является так называемый температурный коэффициент Q_{10} , который указывает, во сколько раз возрастает скорость ферментативной реакции при увеличении температуры на 10 °С. При

температурах ниже границ оптимального диапазона биохимические реакции замирают, выше – происходит тепловая денатурация белков.

Животные используют разные стратегии адаптации к температурному фактору. В частности, ими реализуются два основных способа теплообмена с окружающей средой:

- **гомойотермные** организмы (к которым традиционно относят млекопитающих и птиц) при изменении температуры окружающей среды поддерживают температуру тела на стабильном уровне;
- у **пойкилотермных** организмов температура тела изменяется вслед за изменением температуры окружающей среды и близка к последней (рыбы, амфибии, рептилии, беспозвоночные).

Если температура окружающей среды весьма стабильна (например, в подземных пещерах), холоднокровных животных придется формально причислить к гомойотермным. Некоторые теплокровные (колибри, стрижи, ласточки, сурки, сони, рукокрылые и др.), впадающие в неблагоприятных условиях в спячку, могут значительно снижать температуру тела и получили название **гетеротермных**. Гетеротермия – частный случай гомойотермии (табл. 1).

Таблица 1. Примеры поддержания температуры тела разными организмами

Пойкилотермные	t° тела зависит от t° среды	Микроорганизмы, растения, беспозвоночные
Гомойотермные	t° тела поддерживается на постоянном уровне	Млекопитающие и птицы
Гетеротермные	Промежуточный вариант: t° варьирует и регулируется эндогенно	Млекопитающие, впадающие в спячку

В последнее время экологи чаще делят животных на **эндотермов**, регулирующих температуру тела за счет собственной теплопродукции, и **эктотермов**, использующих внешние источники тепла. Такое деление все же имеет некоторые изъяны и не может считаться абсолютным. С одной стороны, в принципе эктотермные животные – шмели, пчелы, бражники, стрекозы, некоторые другие беспозвоночные, многие рыбы (например, тунцы) и

некоторые пресмыкающиеся – способны какое-то время поддерживать высокую температуру за счет продуцируемого организмом эндогенного тепла. Было бы неправильным утверждать, что эндотермы весьма прогрессивны, а эктотермы – примитивны. Просто они используют разные стратегии адаптации к температурному фактору. Эндотермам на терморегуляцию приходится затрачивать весьма значительные энергетические ресурсы, – это дорогая плата за независимость от температуры окружающей среды. Больше выгод она сулит в условиях умеренно холодного климата с длительными периодами относительно низкой температуры. Если эндотермы, выражаясь условно, «придерживаются активной позиции», эктотермы пассивны. Можно сказать, что за низкую плату (относительно небольшие энергозатраты) они получают незначительные преимущества, оставаясь «пленниками случайных обстоятельств». Эндотермные животные очень зависят от пищевых ресурсов. Там, где ресурсов мало, выжить им трудно. Например, в пустыне Намиб, отличающейся крайне суровыми природными условиями, обитают единичные виды животных, а эндотермы представлены одним видом питающихся пресмыкающимися орлов.

Верхняя критическая термальная точка зависит от уровня термостабильности белков и способности организма регулировать температуру тела. При этом различают три основных терморегуляторных механизма, реализуемых в комплексе либо по отдельности.

Биохимический механизм, предусматривающий продукцию организмом эндогенного тепла из запасных веществ (например, бурого жира), свойствен главным образом эндотермным животным. Метаболизм у них при понижении температуры не замедляется, а интенсифицируется. Частично тепловая энергия вырабатывается скелетными мышцами при треморном дрожании (дрожь от холода), частично – различными клетками организма в состоянии так называемого терморегуляционного тонуса.

Теплопродукция является функцией объема (чем больше объем, тем больше теплопродукция), а теплоотдача – функцией площади поверхности (чем больше поверхность, тем больше теплоотдача). Эта закономерность находит отражение в двух эмпирических правилах.

Правило Бергмана констатирует, что у теплокровных животных, обитающих в холодном климате, размеры тела в целом крупнее, чем у близких видов, обитающих в условиях более теплого климата. Бурый медведь крупнее гималайского, гималайский крупнее индийского губача, а губач – малайского

медведя (рис. 14). Из подвидов бурого медведя крупнейшие – кадьак и камчатский, а самый мелкий – пицхоед.



Рис. 14. Иллюстрация к Правилу Карла Бергмана. В более холодном климате обитают и наиболее крупные представители медведей (белый и бурый), а самый мелкий – тропический вид (малайский медведь)
(no <https://cherepah.ru/exotic/vidy-medvedej-opisanie-i-foto.html>)

Согласно **правилу Аллена**, у теплокровных животных, обитающих в холодном климате, выступающие части тела (уши, хвост, конечности, которые увеличивают общую площадь поверхности тела) короче, чем у близких видов, обитающих в условиях более теплого климата. Хрестоматийным примером является ряд: песец → обыкновенная лисица → корсак → фенек. Если у песца короткие подвернутые уши практически не выступают из шерстяного покрова, то у фенека по размерам сравнимы со всей головой (рис. 15).

Рис. 15. Иллюстрация Правила Д. Аллена (no

<http://900igr.net/prezentacija/ekologija/biologija-do-ekologii-249591/pravilo-allena-20.html>)

Физиологический механизм предполагает распределение и перераспределение жировых запасов,



соответствующую пигментацию, изменение состояния перьевого, волосяного, чешуйчатого, либо воскового покровов, кутикулы, перераспределение кровотоков, регуляцию испарения влаги через покровы тела и слизистые, и т. п. Обитающие в холодных водах китообразные и ластоногие располагают толстым слоем подкожного жира. В условиях жаркого климата подкожные жировые отложения препятствуют теплоотдаче, что может иметь следствием опасный перегрев тела. У адаптированных к таким условиям курдючных пород овец жировые отложения накапливаются в массивном хвосте (так называемый «жирный хвост») (рис. 16). Запасы жира скапливаются в горбах верблюдов и зебувидного скота, в хвостах жирнохвостой песчанки и тушканчика.

Рис. 16. Курдючные овцы (*no*
<https://fermer.ru/forum/ya-i-moi-ovtsy/56075?page=34>)



Этологический механизм предполагает перемену поз (перелетная саранча холодным утром подставляет лучам солнца широкий бок тела, а в жаркий полдень – узкую спинку); активный поиск благоприятных микроклиматических условий (пустынные змеи и ящерицы забираются на ветви кустарников, чтобы не контактировать с раскаленной поверхностью грунта, также ведут себя и пустынные лисицы; насекомые ночуют в венчиках цветков, которые дольше сохраняют тепло); строительство и использование убежищ и укрытий, в том числе нор; использование водоемов (буйволы полуденные часы проводят в водоемах); коллективные формы поведения (овцы в метель сбиваются в «черепахи», температура внутри которых может достигать +30 °С); в знойные дни верблюды могут организовывать аналогичные образования для защиты молодняка от перегрева, так как внутри них температура удерживается на уровне +35 °С при температуре поверхности освещаемой солнцем шерсти до +70 °С). В пустынных зонах термиты достигают водоносного слоя земли и смачивают водой стены термитника изнутри.

Экотермные животные в большей степени зависимы от температуры окружающей среды, чем эндотермные. При переходе через критические точки

диапазона выживаемости эти животные впадают в холодовое, либо тепловое оцепенение; в зависимости от обстоятельств оно может быть обратимым и необратимым (летальным). Обитатели тропических морей, как правило, stenотермны и, как это ни парадоксально, менее термоустойчивы, чем многие наземные и пресноводные животные. Критическими для большинства морских беспозвоночных являются температуры в диапазоне 30–32 °C, для пресноводных беспозвоночных – 41–44 °C, для сухопутных беспозвоночных – 45–50 °C. Если произошла необратимая денатурация белков, тепловое поражение будет летальным.

Слишком низкие температуры также неблагоприятны для многих животных. У теплолюбивых форм при длительном воздействии температур ниже +10 °C может наблюдаться холодовое повреждение липидных компонентов мембран. Еще более опасно образование в клетках и межклеточном пространстве кристаллов льда, разрушающих клеточные структуры. Чтобы этого не произошло, у холодостойких животных накапливаются антифризы (главным образом, глицерин) и повышается концентрация растворенных в полостных жидкостях и цитоплазме низкомолекулярных соединений (глюкоза, трегалоза, другие углеводы, аминокислоты). Покоящиеся стадии некоторых животных (цисты нематод, простейших, коловратки) могут после осторожного обезвоживания переносить температуры, близкие к абсолютному нулю.

Существует специфическая экологическая группа животных-криофилов, активная жизнедеятельность которых протекает при температурах около нуля. Они располагают криопротекторами в биологических жидкостях и специализированными ферментными системами, эффективно работающими в таких условиях. В большинстве своем это арктические и антарктические рыбы и ракообразные. В фауне Беларуси и России криофилы представлены летающими при низкоположительных и слабоотрицательных температурах в тихую погоду во время зимних оттепелей зимними комариками (*Trichoceridae*) (рис. 17) и родственными скорпионницам ледничниками (*Boreidae*), обнаруживаемыми во время оттепелей на микропроталинах, поросших мхами стволах деревьев и валунах.

Интенсивность осуществления всех жизненных процессов у эктотермных животных практически однозначно определяется температурными условиями. Существует некоторая пороговая температура, ниже которой эти процессы можно считать полностью заторможенными.



Рис. 17. Спаривающиеся на снегу зимние комарики из семейства Trichoceridae
(no https://ukrb.in.com/show_image.php?imageid=41234&lang=2)

Чем больше температура превышает пороговую, тем интенсивнее идет развитие и тем быстрее будет реализован, пройден жизненный цикл особи. Если эндотерму для прохождения определенного этапа своего развития требуется определенный промежуток времени, то эктотерму – комбинация времени и температуры, называемая **физиологическим временем**, или **суммой эффективных температур**. Исходя из этого, продолжительность периода развития может быть рассчитана по формуле $t = K / \sum(T - T_n)$, где: K – сумма эффективных температур (физиологическое время в градусоднях), T – фактическая температура (°C), T_n – пороговая температура (°C), а t – время. Зная соответствующие значения, можно рассчитать сроки прохождения основных этапов развития животного в конкретных температурных условиях. Например, для икры форели пороговая температура развития равна нулю, а сумма эффективных температур – 140 градусо-дней. Нетрудно рассчитать, что при +2 °C икра будет развиваться 205 суток, при +5 °C – 82 дня, а при +10 °C – лишь 41 сутки. Значения T_n и K видоспецифичны, но могут колебаться в некоторых пределах от популяции к популяции и различаются для разных стадий развития, например, у насекомых.

Подводя итоги, можно констатировать, что термальный фактор действует как:

- условие, которое животным необходимо учитывать в своей жизнедеятельности, выбирая оптимальное местообитание и пр.;
- ресурс (примером может служить набор необходимой суммы эффективных температур для прохождения определенных стадий развития у эктотермных животных; достижение нужной температуры тела для переваривания добычи у змей);
- сигнал о приближающемся изменении условий обитания (осеннее похолодание инициирует прекращение питания насекомыми и физиологическую подготовку к предстоящей зимовке).

Вода и влажность

Жизнь возникла в воде, и все биохимические обменные процессы в организме совершаются в жидкой фазе. Для водных животных вода – условие, получить ее не составляет проблемы. В простейшем случае окружающая и внутренняя среды организма изотоничны. Пресноводные и малосолоноводные животные сталкиваются с проблемой пассивного поступления внутрь организма воды ввиду градиента осмотического давления. У разных животных эта проблема может решаться тремя путями:

- коррекцией (подстройкой) осмотического давления за счет уменьшения внутреннего осмотического давления, в том числе переводом растворимых соединений в мало- и нерастворимые (глюкоза и трегалоза превращаются в гликоген, а триглицеролы – в гликоген и липиды), причем возможности подобной коррекции ограничены;
- изоляцией внутренней среды организма за счет малой водопроницаемости покровов (примером могут служить взрослые жуки-плавунцы и водолюбы, а из ластоногих – пресноводные нерпы¹);
- активным транспортом (выведением) пассивно поступающей воды за счет работы сократительных вакуолей у простейших, анальных желез у личинок комаров и т. д.

С обратной проблемой сталкиваются обитатели гипергалинных сред – минеральных источников, соленых лиманов и заливов (таких как Кара-Богаз-Гол на Каспии), соленых озер, соленых болот (марши) и т. п. Им приходится либо прибегать к изоляции внутренней среды за счет снижения проницаемости покровов тела, либо активно выводить поступающие ионы и закачивать воду.

¹ Например, байкальская и ладожская нерпы.

Солоноватоводные животные обычно обладают широкой степенью экологической валентности по фактору солености. У личинок мух-береговушек *Ephydra cinerea* (рис. 18), живущих в соляной рапе с концентрацией 18 % (по NaCl), осмотическое давление гемолимфы изотонично 3 % раствору NaCl. При содержании в дистиллированной воде оно снижается и становится изотоничным 2 % раствору NaCl.



Рис. 18. Муха-береговушка *Ephydra cinerea* – обитатель прибрежной части солоноводных водоемов
(no <http://www.macroid.ru/showphoto.php?photo=161906&size=big&cat=112475>)

Для почвенных и, особенно, наземных животных вода чаще является ресурсом, а относительная влажность воздуха или почвы – условием. Влаголюбивые формы носят название **гигрофилов**, сухолюбивые – **ксерофилов**, промежуточное положение занимают **мезофилы**. Не все обитатели сухих биотопов являются истинными ксерофилами (таковы москиты, комары-галлицы, мокрицы, наземные улитки).

Почвенные и наземные животные могут получать воду:

- потребляя ее непосредственно, а именно втягивая и лакая воду, слизывая капли и добывая ее самыми разнообразными способами: так, самцы рябков на берегу водоема смачивают грудные перья, а птенцы затем отжимают их клювиками; верблюды, лошади, многие антилопы зависят от водопоев и вынуждены совершать для их посещения значительные переходы;
- с влажной пищей – многие растительноядные жуки-листоеды и долгоносики получают необходимую влагу при потреблении сочных тканей растений;
- поглощая покровами тела влагу из окружающего воздуха, почвы или иных материалов (обитающие в муке и крупах личинки жуков-хрущаков, многие почвенные членистоногие);
- метаболически, за счет окисления резервных либо потребленных в виде пищи органических веществ, как непитающиеся имаго ручейников, поденок, некоторых бабочек (тонкопряды, мешочницы); многие грызуны, питающиеся семенами, утилизируют влагу коллоидов, а также нарабатывают метаболическую воду; в эксперименте несколько поколений жуков-кожеедов успешно развилось на абсолютно сухой фильтровальной бумаге, загрязненной белками и жирами.

Расходуется вода животными организмами по двум статьям:

- *испарение* (покровами и слизистыми оболочками);
- *выведение с экскретами* (мочой и каловыми массами).

Животные могут переносить кратковременное обезвоживание, однако потеря воды приводит к гибели скорее, чем голодание. Выносливость к обезвоживанию, как правило, выше у животных, постоянно подвергающихся тепловым перегрузкам. Например, критичными для жизни являются потери воды в количестве до 17 % массы тела у собак и 27 % у верблюдов.

Регуляция водного баланса осуществляется путем реализации различных механизмов.

Этологические механизмы включают:

- выбор соответствующих местообитаний (дрозофилы летают под пологом деревьев, многие животные пустынных зон концентрируются в оазисах и речных долинах);
- выбор времени активности (слизни и садовые улитки активны ночью и утром, когда еще не высохла роса, и высока относительная

влажность воздуха; дождь позволяет распространить период активности на дневное время суток);

- уход в почву (обитающие в пустынях и полупустынях москиты на самом деле влаголюбивы, их личинки развиваются в растительных остатках в норах грызунов и других укромных местах; имаго днем прячутся в норах или пещерах, а летают по ночам);
- поиск водоемов (антилопы, табуны лошадей кочуют от водопоя к водопою).

Морфологические механизмы предполагают:

- приобретение эпикутикулы, или рогового слоя (эпикутикула насекомых богата восками и гидрофобна, то есть обладает водоотталкивающими свойствами; аналогичные свойства характерны для роговых образований рептилий);
- герметизацию (переднежаберные моллюски – лужанки, битинии и многие морские формы закрывают вход в раковину крышечками; легочные моллюски заливают вход слизью, образующей по высыхании пробку; слизи, двоякодышащие рыбы, некоторые другие животные одеваются слизистым чехлом-коконом с включением частиц ила, песка и глины; насекомые могут регулировать просвет дыхалец).

Физиологические механизмы предусматривают:

- наработку метаболической воды (она осуществляется в основном из углеводов, так как жиры требуют для окисления слишком много кислорода, – чтобы обеспечить его поступление, необходимо интенсифицировать дыхание, что ведет к опережающей потере влаги);
- снижение водопотерь от испарения (например, за счет снижения двигательной активности и герметизации трахейной системы у насекомых);
- совершенствование азотистого обмена (у рыб и многих других водных животных конечным продуктом азотистого обмена является аммиак, гусениц чешуекрылых – аллантоин и аллантоиновая кислота, млекопитающих и некоторых насекомых – мочевины, пауков – гуанин, большинства насекомых, птиц и рептилий – мочевиновая кислота; указанные соединения перечислены в последовательности снижения растворимости в воде, – мочевиновая кислота настолько малорастворима, что может выводиться из

организма в виде содержащей мелкие кристаллы пастообразной массы);

- снижение потерь воды с основными экскретами. У высших насекомых снижение водопотерь обеспечивается мальпигиевыми сосудами, которые впадают в кишечник и функционируют экономичнее лабиальных желез примитивных наземных членистоногих. Эффективность изъятия воды еще выше у форм, имеющих криптонефридиальные мальпигиевы сосуды. Механический «отжим» экскрементов у насекомых осуществляется 6 опухолевидными образованиями в прямой кишке, называемыми ректальными железами. Соответствующие механизмы изъятия влаги из каловых масс имеются и у других обитателей аридных зон. Так, если у коров на 100 г сухого вещества помета в среднем приходится 566 г воды, а у верблюдов, питающихся сочными кормами, в 5,5 раза, сухими – в 9 раз меньше.

Возможна и пассивная адаптация, – образование соответствующих переживающих стадий: покоящихся яиц, спор (споровики), цист (коловратки, простейшие), гипопусов (клещи). Двоякодышащие рыбы проводят сухой сезон в состоянии анабиоза. У икромечущих карпозубых икра может месяцами храниться в грунте полностью пересохшего водоема. Высыхание является необходимым для нормального развития в последующем яиц комаров-кулицид рода *Aedes*, самки которых осуществляют яйцекладку у уреза воды мелких луж.

Гомойотермные животные «платят» за стабильность температуры тела повышенным расходом воды через испарение. Верблюды с температурой тела 34–35 °С идут на риск ее повышения вплоть до критического для здоровья порога (40,1 °С) в целях экономии влаги. Пойкилотермные и мелкие гомойотермные животные не могут позволить себе больших водопотерь и стараются избегать перегрева.

Влияние влажности воздуха зачастую трудно отделить от влияния температуры, поскольку повышение температуры сопровождается повышением скорости испарения. В условиях высокой влажности (вследствие огромной относительной теплоемкости воды) сглаживаются пиковые значения температур. Температура в значительной степени может изменить тенденции распределения (накопления или испарения) выпадающих осадков и характер воздействия влажности на животных. Например, арктическая Хатанга расположена в болотистой местности, а Ашхабад окружен пустынями. При этом в Хатанге за год в среднем выпадает 230 мм осадков при среднегодовой

температуре $-13,5^{\circ}\text{C}$, а в Ашхабаде – 231 мм при температуре $+15,7^{\circ}\text{C}$. Для оценки влияния на животных сочетаний температуры и влажности (обводненности) используется **метод климограмм**, предусматривающий построение по среднемесячным значениям средних температур и сумм осадков так называемых **климограмм Болла и Хука** (рис. 19).

Вытянутость климограммы вверх указывает на жаркое и сухое лето, вниз – суровые зимы, вправо – на наличие влажного, влево – наличие сухого сезона. Построив климограмму для года с максимальной численностью особей интересующего нас вида животных, можно получить представление об оптимальных для него соотношениях влажности и температуры. Анализируя климограммы для разных регионов, можно сделать заключение об их потенциальной пригодности для обитания того или иного вида животных. Как пример, представляем здесь климограмму для популяций лугового мотылька (*Loxostege sticticalis*), обитающих в двух удаленных регионах (рис. 20).

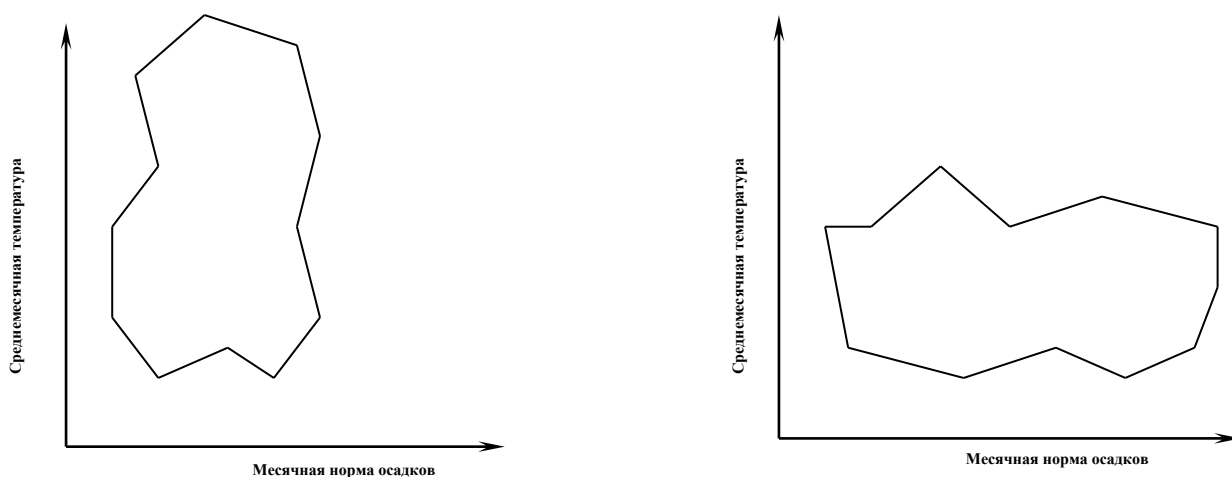


Рис. 19. Климoграммы Болла и Хука

Соотношение температуры и влажности имеет существенное значение при выборе животными местообитаний. Если на юге ареала они заселяют влажные и прохладные биотопы, то на севере скорее всего будут предпочитать сухие и хорошо прогреваемые. Животные активно стремятся к сохранению своего «экологического стандарта». Профессором **Г.Я. Бей-Биенко** данная закономерность была названа **правилом смены стаций**. Например, в Среднем Поволжье перелетная саранча заселяет хорошо прогреваемые участки с сухими песчаными почвами, тогда как в Прикаспии обитает в плавнях дельты Волги. В условиях подзоны смешанных лесов оптимальными для развития личинок майских жуков являются сухие песчаные почвы светлых молодых сосняков,

тогда как на юге лесной зоны они предпочитают влажные почвы тенистых широколиственных лесов.

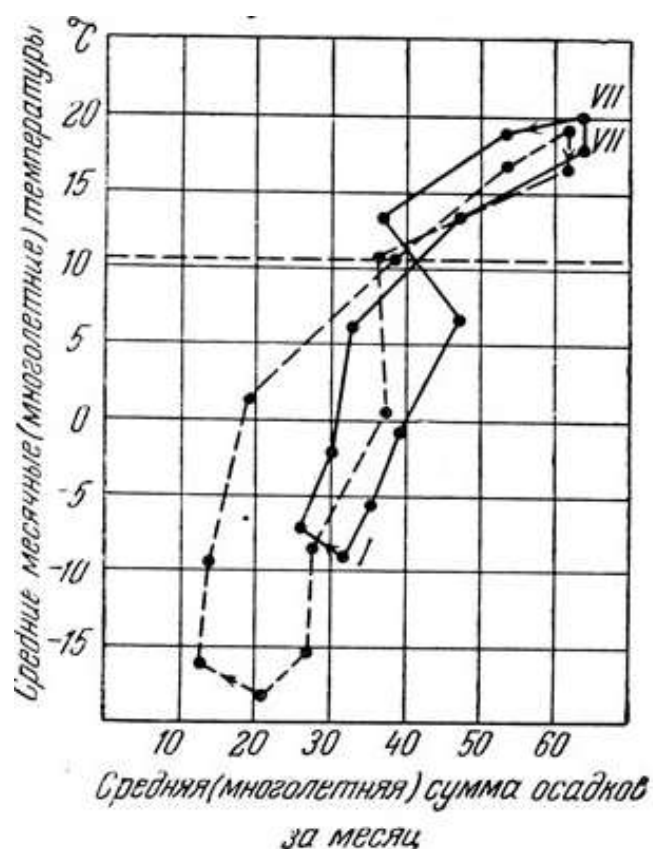


Рис. 20. Климодиаграммы оптимума для лугового мотылька в Европейской части (сплошная линия) и в Сибири (прерывистая линия)
(no <http://insectalib.ru/books/item/f00/s00/z00000030/st053.shtml>)

СРЕДЫ ОБИТАНИЯ ЖИВОТНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Традиционно выделяют четыре основные среды обитания животных организмов: водная, почвенная, наземно-воздушная и живые организмы как среда обитания. Рассмотрим основные особенности условий обитания животных в этих средах.

Водная среда обитания

Для водной среды обитания характерны большая плотность, значительные перепады давления, относительно малое содержание кислорода, сильное поглощение световых волн, перепады солености, наличие горизонтальных, а иногда и вертикальных перемещений водных масс, а также присутствие взвесей.

Значительная плотность этой среды обитания позволяет животным опираться на воду. В зависимости от способа передвижения их подразделяют на соответствующие экологические группы. **Нейстон** составляют животные, перемещающиеся по пленке поверхностного натяжения (примером могут служить известные всем клопы-водомерки и жуки-вертячки). Граница водной и воздушной сред служит ареной жизни представителей **плейстона** (сифонофоры). Специализированные обитатели дна водоемов составляют **бентос** (водные круглые и кольчатые черви, взрослые иглокожие, большинство моллюсков и ракообразных, скаты, камбалы, бычки и многие другие рыбы). В толще воды активно передвигаются животные, относимые к **нектону** (дельфины, пелагические рыбы, кальмары, жуки-плавунцы, – большинство из них обладает обтекаемой формой тела и эффективными приспособлениями для плавания). **Планктон** составляют животные, пассивным образом планирующие (флотирующие) в толще воды и переносимые водными массами (многие жгутиконосцы и коловратки, ветвистоусые и веслоногие ракообразные, личинки многих водных беспозвоночных) (рис. 21).

Удерживать тело на плаву планктонным животным, помимо двигательной активности, помогают специальные образования, увеличивающие площадь опорной поверхности (антенны у ветвистоусых и веслоногих ракообразных, шипы и выросты панциря у коловраток и панцирных жгутиконосцев, зонтик у медуз). Наличие газовых вакуолей и камер, жировых включений (пневматофоры сифонофор, жировые включения цитоплазмы ночесветок, пенистая цитоплазма радиолярий и т. п.), а также редукция скелета позволяют уменьшить удельный вес тела и увеличить плавучесть.



Рис. 21. Зоопланктон питается фитопланктоном и друг другом
(no <https://zen.yandex.ru/media/id/5f1c345dd0976d7a0c59b6ec/sentenciia-71-5f8594c39cd6237d30aa4d90>)

При погружении на каждые 20 м давление возрастает примерно на одну атмосферу. Многие гидробионты *эврибатны*. В эксперименте жуки-плавунцы выдерживали давление, соответствующее глубине погружения в несколько километров. Эврибатные формы могут иметь специальные приспособления для компенсации резких перепадов давления при быстром погружении и всплытии, такие как плавательный пузырь у рыб, спермацетовая «подушка» в черепной коробке кашалота и т.-п. *Стенобатные* животные не имеют подобных адаптационных приспособлений, что предопределяет их обитание на определенных диапазонах глубин. К числу глубоководных стенобатных форм принадлежат, например, погонофоры.

Кислород является в водной среде ресурсом, поскольку его максимальное содержание здесь по крайней мере в 21 раз ниже, чем в воздухе стандартного состава. С повышением температуры и солености концентрация растворенного кислорода снижается. В воду кислород поступает из атмосферы (его растворению способствует взбалтывание — штормовое волнение, наличие перекатов, водопадов и т. п.) или нарабатывается автотрофами (преимущественно, водорослями). Из-за ограниченной прозрачности воды фотосинтетически активная радиация проникает на глубину до 50–200 м, где проходит граница эуфотической зоны. В пресных водоемах она намного тоньше. За ее пределами содержание кислорода обычно в 5–7 раз ниже. Таким

образом, с ростом глубины содержание кислорода в воде неуклонно снижается как вследствие уменьшения его поступления, так и интенсивного расходования. Вблизи дна кислорода зачастую столь мало, что условия обитания близки к анаэробным.

Водные животные по-разному решают проблему ограниченности ресурсов кислорода. Основные варианты могут быть следующими:

1. Животные эффективно извлекают растворенный кислород, осуществляя газообмен всей поверхностью тела (покровы при этом должны быть тонкими, а отношение объема к площади не слишком большим), либо используя жабры, которые могут быть кожными (иглокожие), кишечными (личинки стрекоз, голотурии), трахейными (многие водные личинки насекомых), конечностными (ракообразные) и ктенидиальными (моллюски). Циркуляция воды позволяет увеличить эффективность газообмена. Для этого многие сидячие и малоподвижные животные создают вокруг себя водоток (уsonoгие раки, полихеты и др.).

2. Животные потребляют атмосферный кислород:

- поступающий по воздуховодам (личинки жуков-радужниц встраивают дыхальце в воздухоносные сосуды, прокалывая стебли амфибиотических растений; личинки мух-журчалок, называемые крысками, выставляют на поверхность конец длинной и гибкой дыхательной трубки; жесткой дыхательной трубкой располагают водяные скорпионы);
- набираемый ими при всплытии (водные млекопитающие, лабиринтовые рыбы, легочные моллюски и т. д.).

3. Животные используют так называемую **физическую жабру**. Она представляет собой прикрепленный к телу пузырек воздуха. Вследствие низкой растворимости кислород постоянно поступает в пузырек из окружающей воды. Углекислый газ, напротив, за счет хорошей растворимости из него удаляется. В результате имеет место естественная регенерация воздуха в пузырьке. Конец брюшка у водных жуков и клопов снабжен удерживающими воздух гидрофобными волосками, здесь же открываются дыхальца трахейной системы. Эффективность физических жабр невысока, и многие крупные насекомые вынуждены регулярно осуществлять всплытие, чтобы обновить пузырек (рис. 22).



Рис. 22. Окаймленный жук-плавунец (*Dytiscus marginatus*) с пузырьком воздуха на конце брюшка (no <https://grizun-off.ru/plavunec-sirocajsij-hisnye-zuki-indikatory-cistoj-vody/>)

4. Животные запасают кислород:

- воздуха (подводные колокола паука-серебрянки);
- в связанном виде, в составе дыхательных пигментов.

Так, у личинок комаров-звонцов (красный мотыль) запасы гемоглобина могут составлять до 45 % массы тела, что позволяет продолжать активную жизнедеятельность на дне замерзших на зиму водоемов.

5. Животные при недостатке кислорода переходят в неактивное состояние – состояние аноксибиоза (один из вариантов анабиоза).

6. Животные переходят на анаэробные варианты обмена веществ (простейшие, например, факультативно патогенные жгутиконосцы-трихомонады).

Некоторые животные обладают как воздушным, так и водным дыханием (двоякодышащие рыбы, некоторые сифонофоры, бокоплавцы, сухопутные раки-отшельники и крабы, легочные моллюски и др.).

Отдельные обитатели водоемов способны без каких-либо отрицательных последствий выдерживать значительные колебания содержания кислорода в воде (трубочник, лужанки, золотистый и серебряный караси, вьюны, лини, личинки слепней и др.), – это так называемые **эвриоксибионты**. Напротив, **стенооксибионты** (многие лососевые, гольяны, личинки мошек и ряда поденок, перловицы, усоногие раки и др.) нуждаются в большом количестве растворенного кислорода и неспособны переносить его недостаток. В противном случае происходят заморы. Помимо недостатка кислорода, заморы могут быть обусловлены резким подъемом температуры (примером может служить приход теплого течения к побережью Эквадора и Перу), ледоставом и повышенной концентрацией нарабатываемого при дыхании живых организмов углекислого газа.

Низкая светопроводящая способность воды затрудняет не только фотосинтез, но и коммуникацию животных. В Аму-Дарье и Сыр-Дарье, Хуанхэ, Ганге прозрачность воды временами приближается к нулевой. В таких условиях зрение оказывается малоэффективным источником информации. Обитающие в мутных водах Ганга дельфины *Platanista gangetica* утратили зрение за бесполезностью и ориентируются в пространстве с помощью ультразвукового сонара. Звуковые волны распространяются в водной среде с меньшим затуханием, чем в воздушной. В качестве источника информации они используются водными животными чаще и эффективнее, чем световые.

Как правило, очень хорошо развиты у водных животных органы химического чувства. Именно по химическому составу воды проходные лососи узнают реку, в которой отродились из икринок.

Обитатели пересыхающих водоемов вынуждены приспосабливаться к кратковременности (эфемерности) их существования. Специфические условия жизни определили выработку двух основных стратегических направлений адаптации:

- 1) сокращение жизненного цикла, – смена поколений в этом случае идет быстро, продолжительность жизни особей мала (щитни, жаброноги, ветвистоусые ракообразные, коловратки);
- 2) способность переносить высыхание:
 - в состоянии гипобиоза (турбеллярии, нематоды, пиявки, брюхоногие моллюски, щитни, двоякодышащие рыбы);
 - в стадии цист (простейшие, нематоды);
 - на стадии яиц (ветвистоусые рачки, икремечущие карпозубые);
 - на иных переживающих стадиях (геммулы губок-бадяг, статобласты мшанок).

Почвенная среда обитания

Почва представляет собой рыхлый тонкий поверхностный слой суши, непосредственно контактирующий с атмосферой. Он плотно заселен живыми организмами и одновременно является результатом их жизнедеятельности. На этом основании академик **В.И. Вернадский** отнес почву к **биокосным телам**.

В противоположность твердым горным породам, почва представляет собой не однофазную, а трехфазную полидисперсную систему, объединяющую в своем составе твердые частицы, жидкость и находящиеся в полостях газы. Вода, влага присутствует в пяти состояниях:

- 1) парообразная – водяной пар в почвенном воздухе;

- 2) гравитационная – падающие капли, текущие по скважинам грунта струи;
- 3) капиллярная – вода, поднимающаяся вверх по мелким скважинам-капиллярам;
- 4) пленочная – водная пленка на поверхности частиц грунта;
- 5) гигроскопическая – вода, связанная с почвенными коллоидами и другими веществами.

Структура почвы включает в себя твердые минеральные и органические частицы, воздушные полости и воду в виде пленки, или иных состояний, отмеченных выше, вокруг твердых частиц. Приводим типичные структурные элементы почв (рис. 23).



Рис. 23. Структура почвы

(no <https://yabiolog.ru/konspekty/strukturnye-i-besstrukturnye-pochvy-biologiya.html>)

Содержание воды в почве может варьировать в широких пределах. Если все полости и скважины заполнены гравитационной водой, условия обитания животных оказываются близкими к таковым в водной среде. В воздушносухой почве остается лишь гигроскопическая и, возможно, парообразная влага, а условия обитания напоминают наземно-воздушную среду.

С глубиной концентрация кислорода в почвенном воздухе снижается, а углекислого газа, как правило, растет. Приток кислорода осуществляется за

счет диффузии. В малопористых и мелкодисперсных грунтах (глины, лессовая почва) он сильно затруднен. Интенсивное разложение органики ведет также к повышению концентрации H_2S , NH_3 , CH_4 и других газов, которые ухудшают условия существования.

Температурные условия здесь весьма стабильны. Изменчив лишь температурный режим поверхности почвы, с глубиной он выравнивается. На глубине более метра температура близка к среднегодовой и почти не испытывает суточных и сезонных колебаний.

Условия обитания в почве животных организмов в значительной степени зависят от их размеров.

Представители **микрофауны** – простейшие, коловратки, мелкие нематоды – фактически остаются водными животными и населяют поры и полости, заполненные гравитационной и капиллярной водой. Для этих животных почва представляет собой систему микроводоемов. Зачастую с равным успехом они могут заселять и обычные водоемы (как инфузории *Colpoda*), либо представлены там более крупными по размерам (порой в 5–10 раз) близкими формами (как некоторые амёбы).

Для представителей **мезофауны** – почвенных клещей, первичнобескрылых (ногохвостки, двуххвостки), мелких многоножек – почва является системой пещер. Гравитационная и пленочная влага опасны для этих животных, так как они могут утонуть либо задохнуться, будучи окутанными пленкой поверхностного натяжения. Очень часто имеются приспособления для преодоления прилипания: водоотталкивающие покровы тела, прыгательные или многочисленные конечности. Насыщенный водяными парами воздух скважин позволяет осуществлять газообмен всей поверхностью покровов. При иссушении почвы животные мигрируют вглубь, то есть против градиента концентрации кислорода. Затопление они могут переживать в пузырьках воздуха, выполняющих функцию физической жабры.

Представители **макрофауны** имеют размеры тела более крупные (2–20 мм) и вынуждены прибегать к прокладке ходов. Черви-энхитреиды и крупные многоножки протискиваются в скважины и расталкивают почвенные частицы. Дождевые черви и личинки комаров-долгоножек работают гидравлическим методом – перераспределяют целомическую жидкость либо гемолимфу. Личинки других насекомых используют для прокладки ходов челюсти, головную капсулу как таковую, либо конечности. Если позади животных остается открытый ход, через него происходит испарение влаги, а самого хозяина легко может настигнуть хищник. Поэтому большинство

личинок насекомых засыпают за собой ход, постоянно находясь в камере примерно одинакового объема.

Еще более крупные животные – представители **мегафауны**, – как правило, сооружают системы тоннелей. Это гигантские земляные кольчатые черви сем. *Megascolecidae*, крупные насекомые (например, медведка), а также многие млекопитающие: кроты Евразии, слепыши, слепушонки, цокоры, африканские златокроты, австралийские сумчатые кроты и т.д. Чтобы обеспечить поступление кислорода, они оставляют за собой ход открытым.

Помимо постоянных обитателей почвы, то есть **педобионтов**, роющую деятельность в грунте осуществляют представители экологической группы **норников**. Кормятся они на поверхности почвы, но значительную часть времени проводят в норах, где отдыхают, зимуют, размножаются, спасаются от хищников и неблагоприятных факторов. К числу таких животных принадлежат сверчки, норные пауки, многие грызуны (сурки, суслики, песчанки и др.), кролики, барсуки.

По многим параметрам почва, по сути дела, является переходной средой обитания, соединяющей черты водной и наземно-воздушной. С водной средой почвенную среду обитания объединяют:

- стабильный температурный режим;
- ограниченность ресурсов кислорода;
- возможность передвижения в трех измерениях;
- вариабельность химического состава почвенных растворов;
- то обстоятельство, что вода представляет собой скорее условие, чем ресурс.

С наземно-воздушной почвенную среду обитания объединяют:

- резкие колебания температуры на границе сред;
- ограниченные водные ресурсы поверхностного слоя;
- то обстоятельство, что в верхних горизонтах кислород скорее является условием, а не ресурсом.

Огромный вклад в обоснование эволюционной роли почвы в историческом освоении животными организмами суши внесла советская школа почвенных зоологов во главе с академиком АН СССР **М.С. Гиляровым**. Меркурий Сергеевич определил историческую роль почвы в период перехода в процессе эволюции многих организмов из водной в наземно-воздушную среду.

Наземно-воздушная среда обитания

Эта среда обитания животных организмов отличается наибольшим разнообразием экологических факторов. Освоить ее «по-настоящему» смогли лишь немногие, а именно моллюски, членистоногие и хордовые.

Кислород, ввиду постоянно высокого содержания в атмосфере, является здесь условием, а не ресурсом. Лишь в горах, вследствие низкого парциального давления кислорода, могут возникать проблемы со снабжением им организма. Для позвоночных границей адаптационных возможностей считается высота 4600 м над уровнем моря. Но некоторые птицы в период миграций могут лететь на высоте 10 тысяч метров, например, горные гуси, перелетающие Гималаи.

Низкая плотность воздуха обуславливает его малую подъемную силу и незначительную опорность. Животные суши должны обладать совершенной опорно-двигательной системой на основе либо внешнего (большинство членистоногих), либо внутреннего (хордовые) механического скелета, или же полостного (гусеницы и ложногусеницы), либо клеточно-межклеточного (брюхоногие моллюски) гидроскелета. Это же обстоятельство налагает ограничения на максимальные размеры тела у позвоночных животных. В разные геохронологические эпохи скорость вращения нашей планеты вокруг своей оси, а значит, и уровень силы тяжести не оставались неизменным. С точки зрения биомеханики существование многих крупных динозавров в настоящее время было бы невозможным, так как их костные ткани не в состоянии выдержать современный вес их тела.

Способностью к полету обладает примерно $\frac{3}{4}$ наземных животных – это насекомые, птицы, млекопитающие (рукокрылые), а также отдельные рептилии и амфибии (виртуозно планирующие древесные дракончики и некоторые лягушки). Однако ни одно животное не проводит всю свою жизнь в воздухе.

Наличие вертикальных (конвекционные токи) и горизонтальных (ветер) потоков воздушных масс позволяет многим животным пассивно, без затрат энергии и работы мускулатуры перемещаться по воздуху. *Аэропланктон* в умеренных широтах присутствует только в теплое время года, в тропиках такой сезонности нет. Составляющие его мелкие двукрылые, перепончатокрылые и тли регистрируются на высотах до 4–5 км, иногда и более. Явление переноса животных воздушными потоками носит название *анемохории*. Этому подвержены цисты простейших и нематод, мелкие насекомые и паукообразные. Массовые миграции на паутинках характерны для пауков (особенно на ранних стадиях развития). Гусеницы бабочек-волнянок имеют специальные волоски с воздушными капсулами – *пневматофоры*, которые способствуют парению в

воздухе. У ряда видов отродившиеся из яиц гусеницы устремляются к вершинам побегов растений, где у них больше шансов быть подхваченными воздушными потоками. Более того, они не приступают к питанию, пока не совершат полет минимальной продолжительности.

Температурные условия на суше контрастны – от постоянно отрицательных до чрезвычайно высоких положительных ($+70^{\circ}\text{C}$ и более) на поверхности песка, освещаемого прямыми лучами полуденного солнца в низких широтах. Во влажных биотопах температура достаточно стабильна, в сухих суточный ход температур может быть на порядок выше. Например, в пустыне Сахара дневной зной не предотвращает заморозки по ночам.

Для наземно-воздушной среды характерен дефицит влаги. В этом случае влаголюбивые животные вынуждены переходить к ночному образу жизни либо использовать кратковременные периоды повышенной влажности (слизни).

Твердые поверхности служат наземным животным опорой, либо субстратом для прикрепления. Важнейшим эдафическим фактором является характер грунта. Для эффективного передвижения по рыхлому грунту служат специальные приспособления, – различного типа копыта у копытных, мозоли у верблюдов, роговые шипы у ящериц и «лыжи» из щетинок у песчаных ос. В каменистом грунте норы приходится рыть с трудом, поэтому они здесь обычно бывают постоянными. Снежный покров, с одной стороны, смягчает морозы (белые куропатки и тетерева спят под снегом, ласки и мышевидные грызуны зимой осуществляют всю свою жизнедеятельность), с другой стороны, затрудняет добычу корма.

Среди названных сред жизни наземно-воздушная самая «агрессивная». Ее населяют многие виды животных (рис. 24).



Рис. 24. Обитатели наземно-воздушной среды
(no <https://rusinfo.info/cto-takoe-sreda-obitania>)

Живые организмы как среда обитания

Использование живых организмов в качестве среды обитания – широко распространенное в животном мире явление (рис. 25). Вероятно, нет ни одного вида многоклеточных организмов, полностью свободного от паразитов. Внутриклеточных паразитов имеют даже амёбы. Чем выше уровень организации и больше степень морфогистологической дифференциации, тем более вариабельны потенциальные местообитания для паразитов, и тем более разнообразны эндо- и экзопаразиты. Более древние группы животных имеют больше шансов «обзавестись» паразитами, чем эволюционно молодые, среди них, как правило, больше паразитических форм, хотя есть и исключения (существующие миллионы лет мечехвосты, щитни). Напротив, в составе эволюционно молодого типа хордовых паразиты единичны.

Считается, что возникновение паразитических форм произошло практически *одновременно* с появлением жизни на Земле, оно является следствием давления «пресса жизни», то есть воздействия хищников и конкурентов в условиях ограниченности ресурсов, включая пригодное для обитания пространство. Паразитический образ жизни имеет ряд преимуществ, а именно:

- практически неограниченные кормовые ресурсы;
- защищенность от непосредственного неблагоприятного воздействия факторов внешней среды (эти факторы оказывают лишь косвенное воздействие, причем знак его может даже поменяться на противоположный, – неблагоприятные условия ослабляют иммунные барьеры хозяина, чем облегчают паразиту их преодоление);
- относительная стабильность условий существования паразитов.

Исходя из этого, паразит в целом «заинтересован» в сохранении жизни своего хозяина. Исключение составляют так называемые *паразитоиды*, развитие которых закономерно приводит к гибели хозяина. Абсолютное большинство в этой группе паразитов составляют паразитические насекомые.

Следствиями паразитического образа жизни могут являться упрощение организации и процессов жизнедеятельности паразитических форм, в том числе редукция информационных (органы чувств у эндопаразитов) и регуляторных (нервная система у саккулины) систем.

С паразитическим образом жизни связан и ряд затруднений:

1) необходимость преодоления иммунных барьеров хозяина и существования в экстремальных условиях (кутикула нематод и тегумент трематод обеспечивают им защиту от действия пищеварительных ферментов хозяина; паразитические перепончатокрылые зачастую откладывают яйца в ганглии, где они недоступны для иммунной системы хозяев; вторичные вредители древесины неспособны преодолеть защитные барьеры здоровых деревьев и заселяют только ослабленные первичными вредителями растения);

2) ограниченность жизненного пространства (при поселении в одном индивидууме хозяина двух особей цепней-солитеров он имеет бóльшие шансы погибнуть вследствие истощения и токсикации метаболитами паразитов);

3) сложность снабжения кислородом; данная проблема решается за счет:

- дыхания всей поверхностью тела (полостные, легочные и кровяные паразиты);
- потребления кислороддепонирующих материалов хозяина (например, эритроцитов крови);
- подсоединения к дыхательной системе хозяина (например, встраивания своих дыхалец в трахейную систему насекомого);
- перехода на анаэробные варианты обмена веществ, – они энергетически менее выгодны, но паразиты редко лимитированы пищевыми ресурсами (постоянно в анаэробных условиях живут грегарины, взрослые стадии многих плоских червей и нематод);

4) трудности с расселением и заражением новых особей хозяев.

Для преодоления последнего затруднения паразиты выработали соответствующие приспособления. Одним из них является продуцирование огромного числа потомков. В данном случае ставка делается на так называемый **«закон больших чисел»**. И действительно, чем больше инвазионного начала (яиц, цист, спор, личинок и т. п.) будет произведено, тем выше статистическая вероятность случайного заражения особей хозяина. Так, взрослая самка человеческой аскариды ежедневно продуцирует примерно 250 тыс. и за свою жизнь способна произвести 50 млн яиц. Взрослая гермафродитная особь бычьего солитера отделяет до 28 зрелых члеников-проглоттид, содержащих порядка 5 млн яиц. При продолжительности жизни более 10 лет общее число продуцируемых ею яиц достигает астрономических величин.

В целях увеличения числа потомков паразитические животные могут переходить к иным способам размножения. **Полиэмбриония** характерна для некоторых паразитических перепончатокрылых насекомых. В этом случае из

одной зиготы или яйца развивается более одного эмбриона. Так, у *Platygaster hiemalis*, паразита гессенской мухи – являющейся вредителем злаков, в каждом оплодотворенном яйце формируется 2 эмбриона. У осы-хальциды *Lithomastix*, паразита крупных гусениц, яйцо первоначально дробится на 200–250 клеток. После этого происходит обособление конгломератов из 25–30 клеток каждый. В сформировавшихся вторичных зародышевых зачатках продолжается деление клеток. Когда их число достигает 200–250, опять происходит разделение на конгломераты. Затем все повторяется, в конечном итоге из одного яйца развивается 2000 и более личинок паразитоида, что позволяет утилизировать биомассу хозяина без остатка). **Педогенез** – размножение преимагинальных стадий – свойствен, например, паразитирующим в плодовых телах грибов личинкам комаров-галлиц. Плодовые тела представляют собой трудно обнаруживаемый (учитывая мелкие размеры и несовершенный полет этих насекомых) и эфемерный (кратковременно существующий) ресурс, который желательно использовать в максимальной степени. Отрождение личинками старшего возраста молодых личинок ускоряет смену генераций и позволяет существенно нарастить репродуктивный потенциал вида. К моменту разрушения плодового тела галлицы переходят к стандартному варианту полового размножения. Еще одним вариантом является переход к **партеногенезу**, то есть развитию неоплодотворенных яиц. Данный способ размножения характерен для спороцист и редий трематод, многих перепончатокрылых (наездники, хальциды, орехотворки, особообразные, пчелиные) и равнокрылых (тли, белокрылки, червецы и щитовки) насекомых.

У ряда таксонов паразитических животных произошла выработка сложных биологических циклов, в которых задействованы различные способы размножения, в том числе:

- **гетерогония** – чередование истинного полового и партеногенетического размножения (споровики, тли, орехотворки);
- **метагенез** – чередование полового и бесполого поколений (паразитические кишечнорастворные).

Зачастую имеет место **дифференциация функций между стадиями развития** и появление специализированных расселительных или инвазионных стадий. Например, имаго мух-тахин и наездников осуществляют функции расселения и размножения, а личинки – трофическую. У трематод личинки спороцист (мирацидии) и марит (церкарии) выполняют функции расселения,

адолескарии – функцию заражения основных хозяев, взрослые трематоды (мариты) – трофическую и репродуктивную функции.

Еще одним приспособлением, увеличивающим эффективность инвазирования хозяев, является **использование переносчиков** (галловые клещи прикрепляются к волоскам на теле летающих насекомых, личинки нематод – микрофиллярии – распространяются москитами) и **промежуточных хозяев** (вероятность заглатывания мальком зараженного плероцеркоидом циклопа выше, чем микроскопических размеров яйца широкого лентеца; инвазированные личинками ремнецов рыбы утрачивают быстроту движений и подолгу остаются у поверхности воды, что существенно увеличивает вероятность их добычи птицами, являющимися основными хозяевами этих плоских червей).

Паразиты могут демонстрировать высокий уровень **синхронизации биологического цикла с циклом хозяина**. Например, половое размножение опалин происходит в пищеварительном тракте головастика, по мере приближения времени их превращения в лягушат оно сменяется бесполом. Самка блохи *Spilopsyllus cuniculi* приступает к яйцекладке, только после потребления крови беременной крольчихи, что позволяет приурочить сроки отрождения имаго нового поколения ко времени оставления крольчатами материнской норы.

Постоянные эктопаразиты имеют приспособления к обитанию на границе двух сред – организма хозяина и среды его обитания. Направлены они в первую очередь на удержание эктопаразита на поверхности тела хозяина. Это разнообразные крючки, присоски, зацепки, коготки и другие механизмы прикрепления. **Временные эктопаразиты** поддерживают связь с хозяином (хозяевами) эпизодически и должны иметь приспособления к существованию в соответствующей среде обитания и эффективному поиску хозяина. Наличие большого числа специфических адаптаций делает паразитов зависимыми от узкого круга хозяев и лишает этих животных возможности оперативно адаптироваться к изменчивым условиям среды обитания. Это обстоятельство определяет высокий уровень колебаний во времени популяционной численности многих паразитов.

Паразитизм - форма отношений между двумя организмами разных видов, когда один из них использует другой организм как среду обитания и источник питания



Рис. 25. Разнообразные формы паразитизма
(no <https://en.ppt-online.org/749802>)

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ – ДЕМОЭКОЛОГИЯ

Термин *популяция* (от лат. *populus* – население) стал применяться в сочинениях по естествознанию с конца XVIII века, но до середины XX столетия имел весьма широкое значение, обозначая любую группу особей. Исследования динамики численности живых организмов потребовали уточнения этого понятия. Под популяцией стали подразумевать естественную, пространственно единую группу особей *одного вида*, которая на действие различных внешних факторов реагирует как единое целое.

Такая популяция может иметь самые разнообразные размеры и занимать как одно, так и многие местообитания. Чтобы как-то дифференцировать группировки, сильно отличающиеся по своим характеристикам, их стали делить на микро- и макропопуляции, ландшафтные популяции, биотопические, локальные, географические и прочие, что в конечном итоге запутывает ситуацию.

В 70-е гг. XX века благодаря успехам генетики окончательно сформировался и стал широко признанным подход, который получил название синтетического. Большое значение придавалось соблюдению внутри группировки системы случайного скрещивания (панмиксии). И сейчас под популяцией понимают совокупность особей, частота скрещиваний внутри которой существенно выше, чем с особями соседних сообществ. Однако для животных, не имеющих полового размножения, это условие не может быть выполнено, а внутрипопуляционная интеграция достигается в основном за счет экологических связей между особями.

В настоящее время стандартным является следующий подход: *под популяцией подразумевается самовоспроизводящаяся группа особей одного вида, населяющих определенное пространство и образующих самостоятельную генетическую систему.*

Основные характеристики популяций

Каждая популяция обладает двумя группами свойств:

- *биологическими свойствами*, присущими как популяции, так и составляющим ее особям; биологические свойства характеризуют жизненный цикл популяции, – популяция, так же, как и отдельный индивидуум, растет, дифференцируется и самовоспроизводится;

- **групповыми свойствами**, присущими ей как группе особей в целом; групповые свойства — рождаемость, смертность, возрастная структура — характеризуют популяцию как систему, в приложении к отдельно взятым особям они бессмысленны.

Основными групповыми особенностями, характеристиками популяции являются:

- **численность** — общее количество особей, населяющих занимаемое популяцией пространство (зачастую трудно провести четкую границу популяции и учесть мигрирующих особей; проще это сделать с островами и иными естественно ограниченными объектами, такими как, например, одиноко стоящий стог сена);

- **плотность** — это численность популяции, отнесенная к некоторой единице пространства; фактически это среднее число особей, приходящееся на единицу объема либо площади занимаемого популяцией пространства. Различают:

- **среднюю плотность** — численность, отнесенную на единицу всего имеющегося пространства;

- **экологическую плотность** — численность на единицу фактически занимаемого обитаемого пространства (площадь островков в водоеме следует исключить при расчете экологической плотности клопов-водомеров, перемещающихся по водной поверхности);

- **рождаемость** — прирост численности популяции за счет размножения:

- **максимальная рождаемость (физиологический максимум)** — теоретический максимум прироста численности популяции при отсутствии всякого лимитирующего воздействия внешних экологических факторов, для конкретной популяции он постоянен;

- **реализованная, или экологическая, рождаемость** характеризует текущее состояние демографии популяции; экологи оперируют такими параметрами, как:

- **общая рождаемость** — число новых особей в популяции, появившихся за единицу времени;

- **относительная рождаемость** — общая рождаемость в пересчете на одну особь;

• **смертность** – число особей, погибших за определенный период. Аналогичным образом выделяется:

– **минимальная смертность**, которая определяется физиологическими причинами, а именно естественной гибелью от старости, для конкретной популяции это постоянная величина;

– **реализованная, или экологическая, смертность** (всегда превышает теоретический минимум):

• **общая смертность** – число особей, погибших за единицу времени;

• **относительная смертность** – общая смертность в пересчете на одну особь;

• **выживаемость** – величина, обратная смертности ($v=1-m$);

• **прирост популяции** – разница между рождаемостью и смертностью, он может быть положительным и отрицательным;

• **темп роста** – средний прирост за единицу времени.

Три последних показателя являются производными и могут быть рассчитаны на основе предыдущих. Комплексом важнейших характеристик популяции является ее структура – возрастная, пространственная, половая, трофэкологическая, фенологическая, этологическая, генетическая, фенетическая и т.д. Структура популяции адаптивна, это приспособление к параметрам окружающей среды.

Прежде чем рассматривать структуру популяции, следует обратить внимание на **популяционную структуру вида**. Практически каждый вид – это целая система популяций. Как правило, представители разных популяций способны скрещиваться друг с другом. Мультиплексная структура вида обусловлена:

• расчлененностью пригодной среды обитания (так, островное распространение ели европейской на крайнем юге Белорусского Полесья обуславливает фрагментированность распространения здесь ее специализированных фитофагов);

• возможностью или невозможностью преодоления преград (пример тому – локальные популяции у плохо летающих форм насекомых на более чем двух тысячах островов в Эгейском море);

• ограниченной подвижностью особей (у малоподвижных животных – например, наземных брюхоногих моллюсков – как правило, много популяций).

Часто очень существенны поведенческие особенности. Так, высокая степень оседлости бурого медведя – главная причина разграничения

многочисленных популяций в регионах с еще относительно высокой плотностью медвежьего населения. И наоборот, высокая мобильность особей не всегда ведет к стиранию граней между популяциями и их укрупнению. Например, колибри – прекрасные летуны, но их популяции зачастую очень локальны (ограничены территорией порядка квадратного километра).

Разные виды животных различаются по составу дифференцируемых на всей территории его распространения популяций. Известны:

- виды, представленные единственной локальной популяцией (примером служат виды насекомых, распространенные на территории единственной горной долины);
- виды, объединяющие множество мелких, относительно хорошо обособленных популяций (линь, золотистый карась и другие обитатели изолированных стоячих водоемов, обитатели оазисов в пустынях);
- виды с плохо разграниченными популяциями и сплошным распространением на огромных территориях либо акваториях (семиточечная коровка, бабочка-репейница, некоторые бражники, ряд куликов).

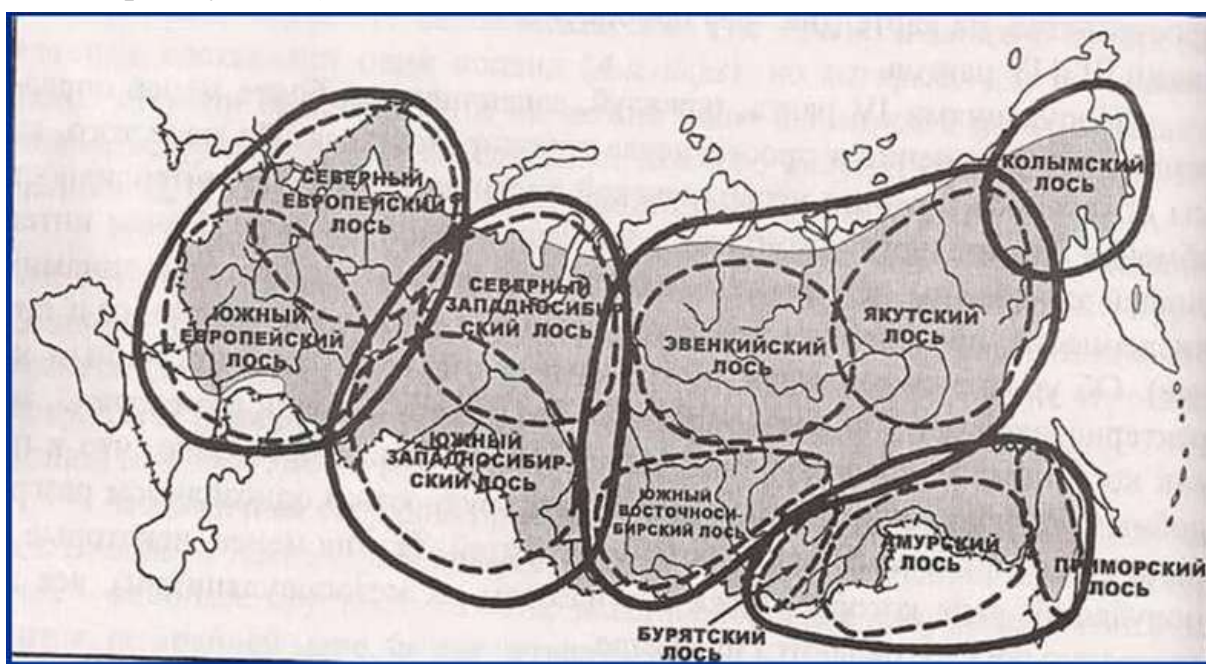


Рис. 26. Географические популяции лосей в Евразии²
(no <https://ppt-online.org/202380>)

² Европейские и западносибирские лоси относятся к виду европейский лось (*Alces alces*), а остальные популяции, к виду американский лось (*Alces americanus*). Эти виды имеют разное число хромосом (68 и 70, соответственно). На Камчатку в последние десятилетия был расселен лось колымской популяции и теперь там обитает новая крупная группировка этих зверей.

Зачастую возникает необходимость в дифференциации и классификации внутривидовых группировок особей. Разные исследователи в свое время предлагали свои варианты разграничения популяций:

- Профессор **Н.П. Наумов**, базируясь на результатах исследований популяций млекопитающих, рассматривал вид как систему популяций различных рангов (по принципу вертикальной иерархии) (рис. 26). Чем ниже ранг популяции, тем более интенсивен обмен особями между популяциями этого уровня и тем менее выражены отличительные особенности.

- Академик **С.С. Шварц** использовал принцип горизонтального разделения. Вид в этом случае выступал как система пространственно соседствующих популяций.

- Профессор **В.Н. Беклемишев** использовал группу критериев:

- по способу размножения были выделены 3 типа популяций:
 - **клональные** – у животных и растений, обладающих исключительно бесполом способом размножения (большинство видов голых амёб, водорослей);
 - **клонально-панмиктические** – у животных, для которых характерно чередование в биологическом цикле поколений с партеногенетическим и собственно половым размножением (тли, некоторые комары-галлицы, пилильщики, другие беспозвоночные);
 - **панмиктические** свойственны раздельнополым животным с исключительно половым размножением;
- по способности к самовоспроизведению:
 - **временные** (примером могут служить популяции оранжерейной белокрылки, зеленой персиковой и черной хлопковой тлей, которые в условиях средней полосы России могут переживать зимний период исключительно в условиях закрытого грунта);
 - **постоянные** (у аборигенных видов региональной фауны);
- по размерам отдельной популяции:
 - **микропопуляции** (у водных нелетающих беспозвоночных в мелких изолированных водоемах);
 - **локальные популяции**, занимающие ограниченную территорию или акваторию (горную долину, морской залив);

- **суперпопуляции** (у космополитных, то есть всемирно распространенных животных, например, некоторых куликов).

Численность популяций подвержена значительным колебаниям во времени. Диапазон колебаний популяционной численности у разных групп животных различен. Так, у мелких насекомых максимальные уровни популяционной численности могут отличаться в 10^7 раз, у сельдей и крупных бабочек – в 10^3 раз, мышевидных грызунов – в 500 раз, кроликов – в 100 раз, антилоп и мелких хищных млекопитающих – в 10 раз, причем речь идет о колебаниях численности взрослых, способных к размножению, особей. Для того чтобы популяция не вымерла полностью во время очередной депрессии, ее численность (у видов с дифференциацией полов и их соотношением 1:1) должна быть по крайней мере вдвое выше диапазона колебаний численности.

Вслед за колебаниями численности может изменяться и заселяемая площадь (пространство). Например, пустынные песчанки в период депрессии заселяют менее 3 % занимаемой в «благополучный» период территории (рис. 27).

Рис. 27. Представитель подсемейства песчанок (Gerbilinae) – обитателей пустынь

(no http://xn--g1aoaffl.xn--p1ai/catalog/katalog_ryb_i_zhivotnykh/gryzuny_1/drugie_11/peschanka_gerbilinae/)



Явление поддержания численности популяции на определенном стационарном уровне носит название **гомеостаза**. Далеко не все виды имеют механизмы ограничения численности. Иногда ограничителем служит недостаток пространства или другого ресурса; нередко численность лавинообразно нарастает вплоть до исчерпания ресурса (падальные мухи, кожееды, некоторые амбарные вредители, северные олени на островах и т.д.). Механизмы осуществления гомеостаза в популяциях можно условно разделить на жесткие и мягкие. В первом случае численность снижается в результате гибели особей, во втором – снижения рождаемости либо выселения; промежуточный вариант – резорбция эмбрионов и выкидыши.

При перенаселенности и недостатке пищевых ресурсов к каннибализму прибегают не только хищники, но даже мышевидные грызуны. У некоторых птиц (стерхи, орел-ягнятник) самый сильный птенец убивает или выбрасывает из гнезда остальных, аналогичным образом зачастую поступают детеныши у гиен женского пола. Только что отродившиеся личинки у некоторых паразитических перепончатокрылых – наездников – обладают мощными челюстями, которыми они уничтожают яйца и только что отродившихся личинок конкурентов. У одних видов личинки сохраняют такие жвалы в течение всего периода развития, у других они исчезают после первой линьки. Самки многих паразитических ос, откладывающих яйца на поверхность тела хозяина, проверяют, нет ли здесь уже отложенных яиц, которые они убирают, пользуясь жвалами. Другие паразитоиды отвергают уже зараженных особей хозяев.

Мягкие формы ограничения численности более многообразны. Это снижение рождаемости как прямое следствие недостатка ресурсов: плохо питавшиеся самки многих насекомых откладывают меньшее число яиц, среди которых могут быть неоплодотворенные либо нежизнеспособные. У некоторых наездников-браконид при низкой степени зараженности хозяев в потомстве преобладают самки, при высокой – самцы. У саранчи-шистоцерки при высокой скученности личинки развиваются в имаго гregarной (общественной) фазы, при низкой – солитарной (одиночной). У многих млекопитающих и птиц особи, не располагающие индивидуальными территориальными участками, исключаются из процесса размножения. Неблагоприятные климатические условия могут вести к снижению продукции гамет и гибели эмбрионов.

У млекопитающих имеется сложная нейрогуморальная система регуляции рождаемости. У куньих, грызунов в условиях стресса из-за перенаселенности у самок наблюдаются резорбция эмбрионов, сбой овуляции, абортирование зародышей, нарушается реализация инстинктов заботы о потомстве. Животные в состоянии постоянного стресса обладают пониженной жизнеспособностью – выносливостью по отношению к неблагоприятным условиям среды.

Необходимо учитывать, что общие колебания численности популяции являются результирующей четырех параллельно осуществляющихся процессов:

- 1) рождения новых особей (рождаемость);
- 2) гибели особей (смертность);
- 3) вселения (эмиграции) из других популяций;

4) выселения (иммиграции) за пределы занимаемого популяцией пространства.

Если межпопуляционные миграционные явления (эмиграция и иммиграция) сведены к нулю, говорят о 100 % изоляции такой популяции. В противном случае имеет место та или иная степень связи между популяциями. Вследствие способности особей разных популяций одного вида скрещиваться между собой, будет иметь место обмен генетической информацией между данными популяциями. Теоретически наилучшим количественным показателем связи между популяциями является интенсивность потока генов между ними. На практике чрезвычайно трудно установить его величину. Поэтому приходится пользоваться гораздо менее корректной характеристикой связи между популяциями – интенсивностью потока мигрантов между ними. Так, у зайца-беляка место рождения покидает около 1 % особей, у утиных – около 30 %, у большой синицы – около 70 %. Такой генетический обмен препятствует образованию подвидов (рис. 28).

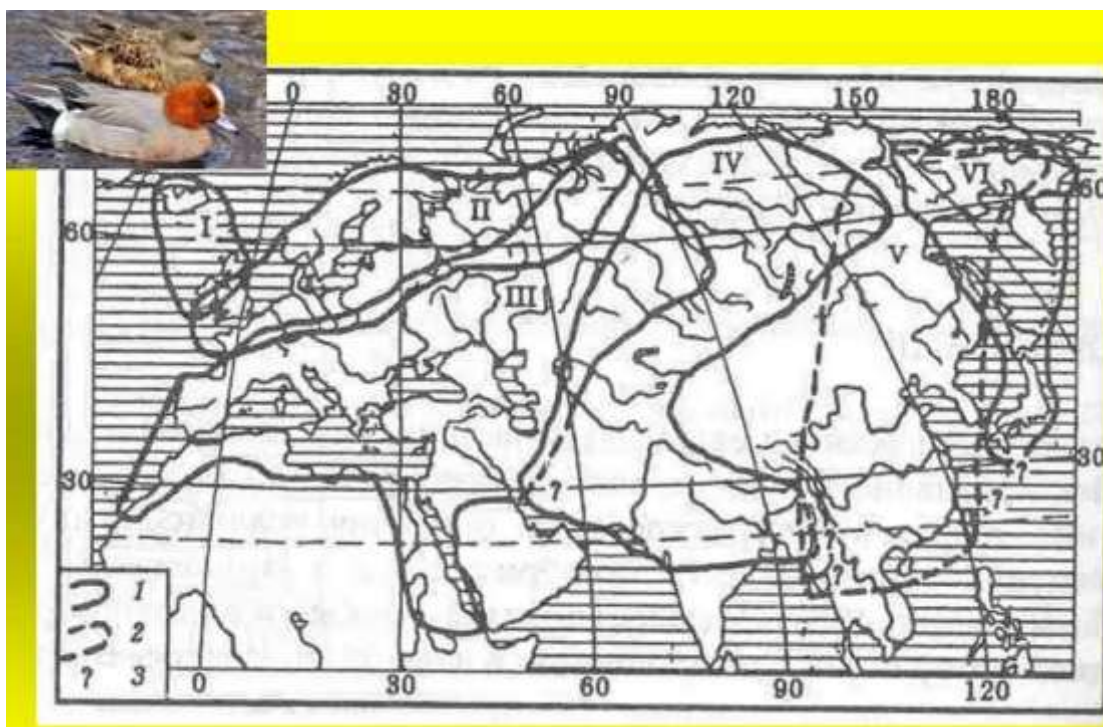


Рис. 28. Между географическими популяциями (обозначены римскими цифрами) связи (*Anas penelope*) существует обмен генетическим материалом, препятствующий появлению ее подвидов в пределах ареала (наши данные)

Передвижения в пространстве могут быть случайными – например, животное уносится далеко от своего местообитания при стихийных явлениях (во время половодья, шторма, бури, смерчем, сильным ветром), случайно

переносится с частями растений, грунтом, какими-то предметами и т. п. В то же время у многих животных в популяциях имеются особи, склонные к миграциям вследствие каких-то индивидуальных качеств. Доля таких особей у разных животных может быть различной. Причем дело не только в мобильности особей, – и у видов, которым свойственны закономерные (например, сезонные) миграции, обмен особями между популяциями может быть минимальным. Например, проведенные в 70-е гг. XX века наблюдения за популяциями морских котиков, размножающихся на Прибыловых о-вах Алеутской гряды, о. Беринга (Командоры) и о. Тюлений (южное побережье Сахалина), показали, что доля переселенцев ежегодно не превышает 1,5 %, несмотря на общность мест их зимовок (зимой они откочевывают к побережью Японии и на о-ва Южно-Курильской гряды). И наоборот, у массово мигрирующих двудомных видов тлей (например, злаковых) практически невозможно выделить отдельные популяции из-за активного разлета особей при переселительных и расселительных миграциях. Такой интенсивный обмен сильно размывает границы генетических систем, соответствующих отдельным популяциям. Препятствием для осуществления обмена генетической информацией, потока генов между отдельными группировками служат различные изоляционные механизмы. Считается, что максимальный уровень обмена особями, при котором не нарушается самостоятельность популяционных генетических систем, составляет величину порядка 5 %.

Динамика численности популяций

Теоретически при отсутствии ограничительного воздействия внешних факторов любая популяция способна к неограниченному росту. Ее жизнеспособность будет определяться лишь биологическими особенностями вида, в частности возможным количеством потомков одной особи (или пары особей у раздельнополых животных), произведенных за единицу времени. Данный показатель был предложен в 1928 г. **Р. Чэпменом** и получил название биотического потенциала:

$$r = \Delta N / N_0 t,$$

где ΔN – это максимально возможный прирост популяции, то есть прирост при полном отсутствии лимитирующего воздействия внешних факторов, N_0 – начальная численность, и t – время действия процесса размножения.

Величина биотического потенциала существенно варьирует от вида к виду. Так, самка косули способна произвести за жизнь лишь

10–15 детенышей, самка медоносной пчелы – отложить 50 тыс. яиц, самка луны-рыбы – выметать до 3 млрд. икринок. При этом биотический потенциал указанных видов должен быть еще выше, так как часть икры, яиц и эмбрионов погибает еще до появления на свет. При полном отсутствии смертности численность популяции должна расти в геометрической прогрессии (то есть по экспоненте). В реальности смертность потомков всегда имеет место, а относительно свободный рост рано или поздно, по исчерпанию популяцией какого-либо ресурса (пищи, пространства), либо при действии сезонного фактора, прекращается. На графике динамика численности популяции (N) в этом случае будет описываться J-образной кривой, зачастую также имеет место триггерный эффект (рис. 29, слева).

В большинстве случаев динамика роста численности популяции имеет иной характер, на графике (рис. 29, справа) описывая сигмоидную (S-образную) кривую.

Характерная форма кривой обусловлена постепенным, по мере нарастания плотности популяции, усилением действия неблагоприятных факторов (сопротивления среды).

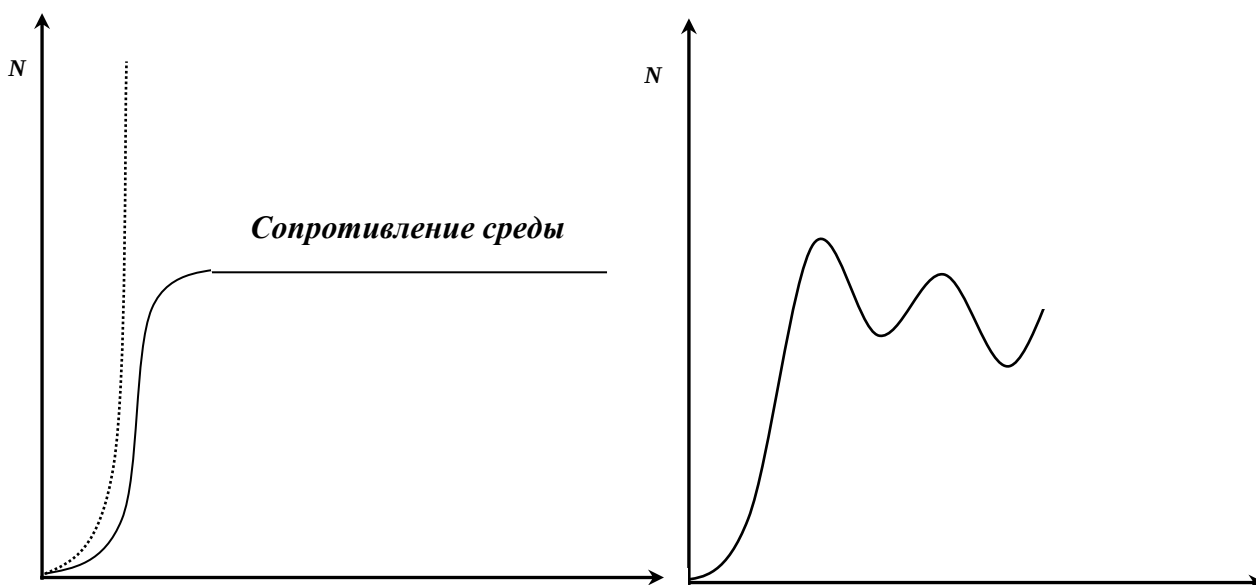


Рис. 29. Динамика численности животных различных популяций

Если интенсивность действия сдерживающих факторов прямо пропорциональна плотности, рост популяции описывается логистическим уравнением. То есть при J-образной кривой динамики численности говорят об экспоненциальном, при S-образном – логистическом росте популяции. Зачастую уровень сопротивления среды не постоянен, что отражается на динамике численности, – могут наблюдаться сезонные, посезонные и

погодичные колебания численности относительно среднесезонных и среднегодовых значений.

В реальных условиях существования животных на планете биологический потенциал никогда не реализуется полностью. Реализованный потенциал для той или иной популяции равен разнице между рождаемостью и смертностью ($r = b - m$).

Общие изменения численности популяции определяются результирующей четырех процессов, – пополнения за счет репродукции (рождаемость), потерь ввиду гибели особей (смертность), эмиграции и иммиграции. Чтобы количественно отразить интенсивность этих процессов в конкретной популяции, для нее составляют так называемые **демографические таблицы**. Так, для представления пополнения за счет репродукции (рождаемость) составляют **таблицы плодovitости**. Для отражения потерь ввиду гибели особей (смертность), составляют так называемые **таблицы выживаемости**. Под выживаемостью подразумевается доля животных, доживших до перехода в очередной возрастной класс, – она не может превышать единицы. На основе таких таблиц строят графики выживаемости, которые бывают весьма показательны (рис. 30).

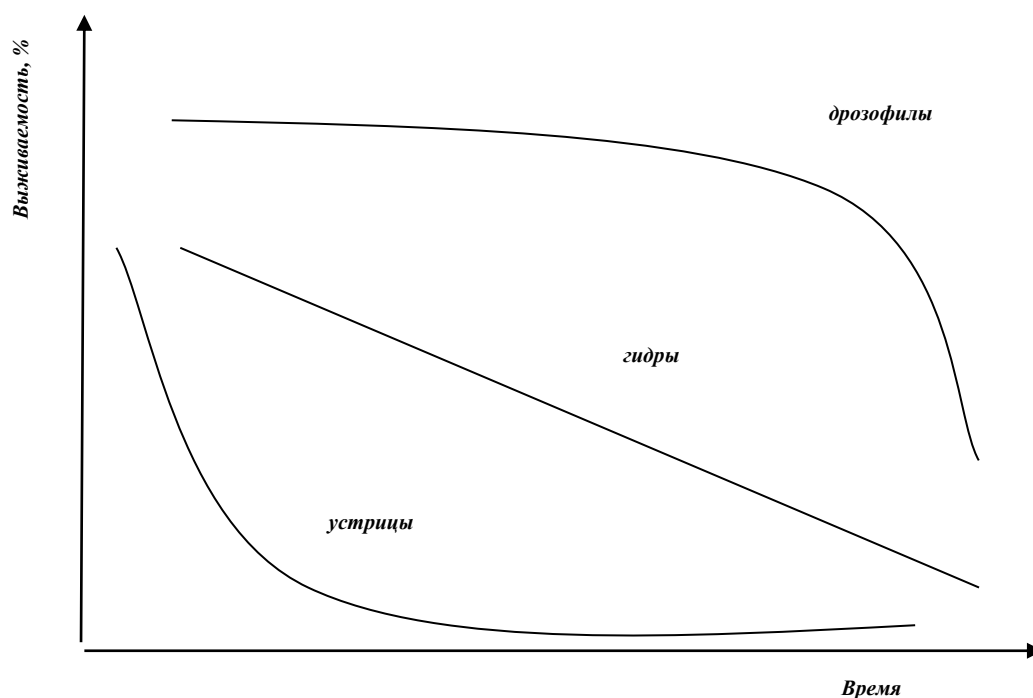


Рис. 30. Выживаемость особей в разных популяциях

Таблицы плодовитости и выживаемости – два основных типа демографических таблиц, являющихся базовыми для демографического анализа. Впервые их стали применять еще в XVII веке в страховом деле. При наличии миграционных процессов сводные демографические таблицы должны содержать данные, характеризующие их интенсивность.

Соотношение плодовитости и смертности у разных видов животных варьирует колоссально. Одни животные делают ставку на высокую плодовитость и почти не имеют приспособлений, направленных на обеспечение высокой выживаемости особей. Это так называемые **r-стратеги** (паразитические черви, многие насекомые, рыбы, мышевидные грызуны). Другие животные при низкой плодовитости характеризуются высокой выживаемостью особей вплоть до достижения пострепродуктивного периода. Это так называемые **K-стратеги** (дневные хищные птицы, дельфины, крупные копытные, акулы). Снижение смертности достигается в этом случае заботой о потомстве, стайным или стадным образом жизни и т. д. Характер динамики численности животных альтернативными адаптационными стратегиями существенно различается. K-стратеги отличаются стабильным типом динамики численности, так как целый комплекс эффективных регуляторных механизмов удерживает уровень численности их популяций в узких стабильных рамках. Динамика численности r-стратегов обычно весьма нестабильна (рис. 31).



Рис. 31. Примеры K-стратегов (верхние фото акулы и яйца акул), и r-стратегов (проходной лосось и его икра)

Факторы внешней среды, оказывающие то или иное воздействие на численность популяции, можно разделить на две категории:

- **модифицирующие**, действие которых не зависит от численности (плотности) популяции и интенсивность которых не изменяется от этого; действие этих факторов может снизить популяционную численность до нуля (так, в XIX столетии вследствие гибели во время суровой зимы из фауны Исландии исчезли лягушки);
- **регулирующие**, интенсивность воздействия которых зависит от численности (плотности) популяции. Это абиотические факторы ресурсного плана, а также биотические факторы.

Быстрота, оперативность отклика на воздействие регулирующих факторов может быть различной. **Инерционные механизмы** действуют с задержкой, интенсивность их воздействия зависит главным образом от уровня численности (плотности) популяции в предшествующий период (у короткоживущих форм – во время жизни предшествующих поколений). **Безинерционные механизмы** работают без временной задержки, интенсивность их воздействия определяется только текущей численностью (плотностью) популяции. Например, так называемая функциональная реакция неспециализированных хищников – типичный безинерционный механизм: в период массового размножения мышевидных грызунов соколиные (дневные хищные птицы), обычно питающиеся мелкими птицами, переключаются на этот вид жертв, поскольку их добыча не требует почти никаких усилий. Количественная реакция, связанная с увеличением численности самих хищников за счет миграции и, особенно, размножения, всегда запаздывает. Численность специализированных хищников всегда однозначно зависит от численности жертв; обратное регуляторное действие этого фактора носит инерционный характер, тем более, что более крупные хищники размножаются медленнее. Внутрипопуляционные взаимодействия также различаются по инерционности действия. Каннибализм, повышенная смертность, миграции дают непосредственный эффект уже при жизни нынешнего поколения. Напротив, изменения соотношения полов и возрастного состава скажутся на численности последующих поколений.

Изучавший роль регулирующих факторов в определении динамики численности насекомых-вредителей профессор **Г.А. Виктор** предложил концепцию автоматического многофакторного регулирования динамики численности популяций насекомых (рис. 32).

Данная схема предполагает существование многозвенной буферной системы регуляции за счет биологических факторов среды, степень влияния которых зависит от плотности популяции.

Среди особенностей такой регуляции выделяются две:

- 1) вследствие преобладания инерционных механизмов она работает с запаздыванием;
- 2) регуляция обладает односторонним действием – активно ограничивает рост популяций, тогда как подъем численности возможен лишь как пассивное следствие снижения лимитирующего пресса.

Вероятно, в действительности система детерминации численности популяции еще более сложна.

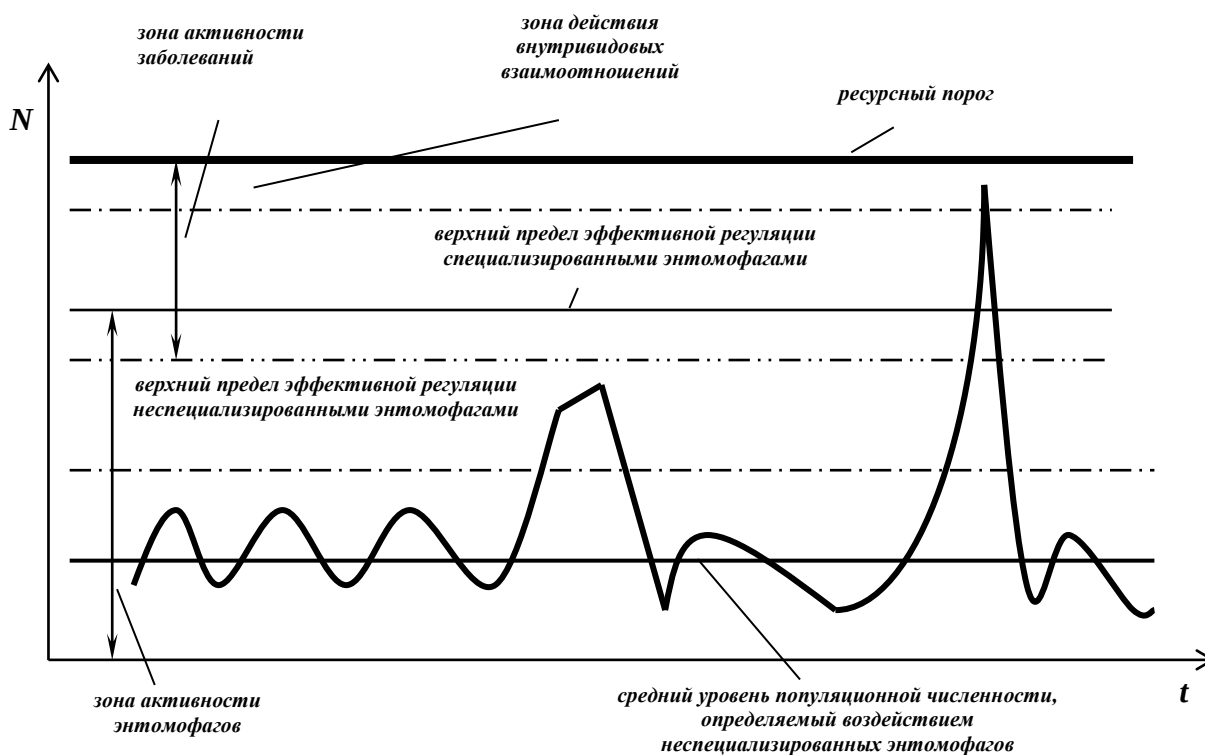


Рис. 32. Динамика численности популяций насекомых, по Г.А. Викторову (1976)

Возможны два типичных варианта хода демографических процессов в случае нестабильного типа динамики численности:

- если регуляторная система эффективно удерживает численность на относительно низком уровне, вследствие инерционности ее работы наблюдаются осцилляции численности – имеет место **флуктуирующий тип популяционной динамики** (рис. 33);

- если регуляция срабатывает на высоких уровнях, нередко уже под действием абиотических ресурсных факторов – **взрывной (эксплозивный) тип популяционной динамики**, для которого характерны **вспышки массового размножения** (рис. 34).

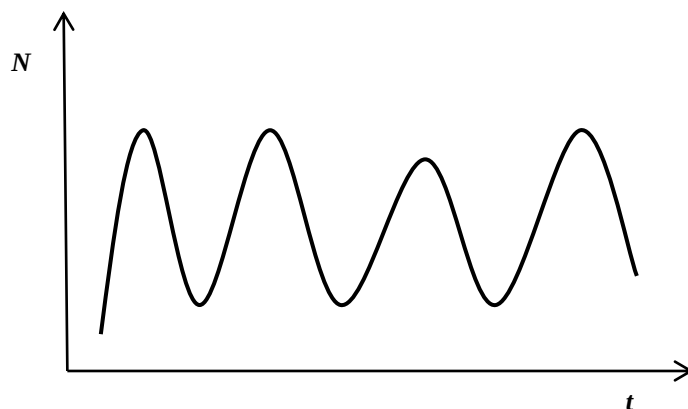


Рис. 33. Динамика численности мышевидных грызунов

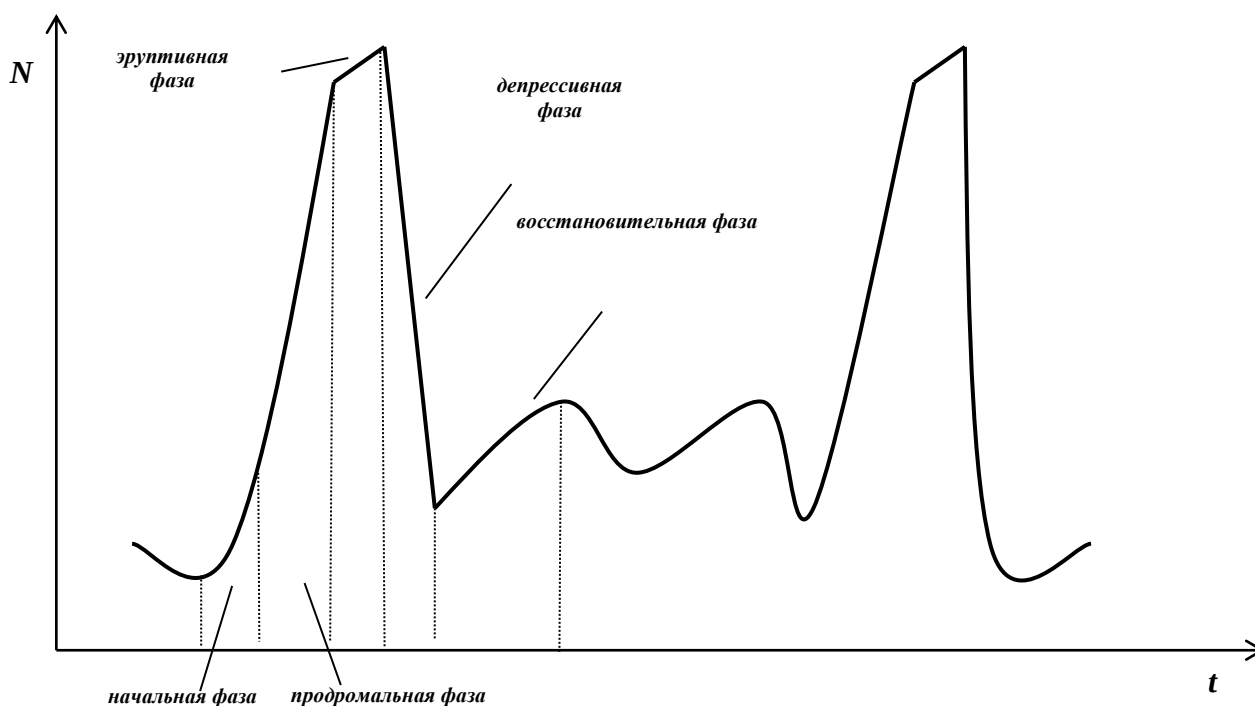


Рис. 34. Фазы динамики численности популяции

В силу своих биологических особенностей вид может быть способен либо неспособен давать вспышки массового размножения, но решается все на уровне отдельной популяции. Например, в еловых лесах Карпат регулярно

наблюдаются вспышки массового размножения античной волнянки. Для равнинных популяций этого шелкопряда они нехарактерны.

Еще одним вариантом популяционной динамики является **сезонный тип динамики численности**. В этом случае наблюдается быстрое, зачастую многократное нарастание численности в течение благоприятного сезона (например, летнего сезона в умеренных и высоких широтах, влажного сезона в тропиках) и обвальное ее падение по его окончании. Так, обычные в наших условиях комары рода *Culex* стремительно наращивают численность в мае – июне, а после высыхания существовавших с весны мелких временных водоемов она снижается. Аналогичная ситуация имеет место и для мелких ветвистоусых рачков, развивающихся в этих же водоемах.

У животных могут наблюдаться и многолетние циклы динамики численности. Одиннадцатилетние циклы у промысловых видов рыб и насекомых-вредителей (например, перелетной саранчи) связывают с аналогичным циклом солнечной активности. У певчих цикад рода *Magicicada* личинки развиваются в почве в течение 8, 13 и, даже, 17 лет, причем в отдельные годы имаго вообще не отрождаются.

Экологическая структура популяций

Экологическая структура популяций предполагает группирование особей и групп особей по экологическим особенностям (половозрастным, генетическим, пространственного размещения и др.). Животные разного пола и разного возраста зачастую четко различаются по особенностям экологии. Поэтому возрастная и половая структуры популяции являются элементами экологической структуры. Среди прочих можно выделить четыре аспекта экологической структурированности популяций.

1. **По особенностям питания.** В частности, различными спектрами кормовых объектов обладают:

- возрастные группы; животные разных возрастных групп зачастую обладают совершенно различными спектрами кормовых объектов (мальки хищных рыб сначала могут питаться инфузориями и растительными жгутиконосцами, потом переходят на зоопланктон, мелких насекомых и лишь по достижении определенных размеров начинают конкурировать с взрослыми представителями своего вида; у оводов личинки паразитируют в коже, дыхательных путях или желудке копытных, тогда как имаго вообще не питаются);

- особи разного пола (у кровососущих комаров самцы – нектарофаги, самки – гематофаги; у некоторых глубоководных рыб карликовые самцы кормятся объедками добычи самки, то есть являются их нахлебниками; самцы червей-эхиурид *Bonellia* паразитируют в половых путях самок);
- особи в разное время года (дрозды в июле кормятся главным образом черникой; в период хода лососей на нерест бурые медведи на Камчатке становятся ихтиофагами);
- особи, принадлежащие к разным поколениям (у двудомных видов тлей в начале сезона несколько поколений развивается на древесных растениях, после чего происходит миграция на травянистые; для завершения цикла осенью тли возвращаются на деревья и кустарники);
- особи, принадлежащие к разным расам по хозяину (у листоеда *Lochmaea caprea* в популяциях одновременно присутствуют представители двух рас: особи березовой расы могут питаться на березах и ивах, особи ивовой – только на ивах).

2. По особенностям размножения:

- группы особей, различающихся по типу размножения (в условиях юга в популяциях вишневого слизистого пилильщика для части особей характерно собственно половое размножение, части – партеногенез);
- группы особей, различающихся по месту размножения (у лягушек особи одних группировок размножаются во временных водоемах, других – в постоянных);
- группы особей, различающихся по «семейному положению» (у морских львов, котиков и многих других лежбищных ластоногих популяции состоят из самцов с гаремами и групп самцов-холостяков);
- группы особей, различающихся по кратности размножения (в популяциях у камчатской кумжи *Salvelinus leucomaenis* и некоторых других проходных лососей небольшой процент мелких самцов способен к повторному размножению, что дает основания для выделения группировок особей с однократным и с многократным размножением);
- группы особей, различающихся по числу генераций (в условиях Беларуси часть особей семиточечной и некоторых других жуков-

коровок в середине лета впадает в летнюю диапаузу, тогда как остальные продолжают размножение).

3. *По особенностям двигательной активности.* В популяциях одновременно могут присутствовать:

- короткокрылые и длиннокрылые особи (у многих прямокрылых, ухверток и тараканов);
- крылатые и бескрылые особи (у тлей развитие из личинок крылатых или бескрылых особей зависит от физиологического состояния растений-хозяев, обводненности их тканей, климатических условий, посещения колоний муравьями);
- мигрирующие и оседлые особи (у уток-гаг, обитающих в окрестностях шотландского города Абердин, 2/3 особей – мигранты, 1/3 особей – оседлые, причем пары у них образуются еще до прилета мигрантов).

4. *По особенностям фенологии,* в частности:

- по времени нереста (у некоторых лососевых есть яровые и озимые расы, представители которых идут на нерест соответственно весной или осенью);
- по времени прилета или выхода с зимовки (у шмелей от спячки сначала пробуждаются мелкие особи, потом – крупные).

Вариантами экологической структуры популяций являются **половая, возрастная, пространственная и этологическая структуры**. Их особенности у животных организмов имеет смысл рассмотреть подробнее.

Половая структура популяций

Половая структура – это численное соотношение в популяции особей разного пола. Если виду не свойственно разделение полов, о половой структуре говорить не приходится, но необходимо иметь в виду структуру скрещиваний.

Половое размножение предполагает явление разделения полов, которое может иметь разную степень выраженности. У ряда формирующих изогаметы жгутиконосцев половой процесс есть, но разделение полов условно, так как невозможно разграничить две группы взаимно комплиментарных гамет. В случае гетерогамии и оогамии дифференциация полов на уровне гамет является

очевидной. У многоклеточных это может сопровождаться либо не сопровождаться дифференциацией индивидуумов по половому признаку.

У большинства животных отдельно взятая особь может производить гаметы лишь одного типа, а значит, имеет место **гонохоризм**. При этом кроме первичных половых признаков (наличие органов, непосредственно связанных с продукцией гамет) могут проявляться и вторичные (рис. 35).



Рис. 35. У морских львов (слева) и львов (справа) хорошо выражен половой диморфизм

Гермафродитизм – явление, широко распространенное в животном мире. *Гермафродитные особи производят гаметы обоих типов*. Если разные половые продукты продуцируются одновременно – имеет место **истинный гермафродитизм**. При этом большинство видов животных обладает механизмами, предотвращающими самооплодотворение либо уменьшающими его вероятность. Например, у легочных моллюсков половые партнеры функционально идентичны. Для трематод более характерна ситуация, когда половые партнеры попеременно выполняют функции самца и самки. Широкое распространение получил также **последовательный гермафродитизм**, когда гермафродитные особи в течение отдельных временных промежутков продуцируют половые продукты одного типа. Если при этом происходят коренные морфолого-анатомические перестройки организма, то говорят о **субституционном (заместительном) гермафродитизме**. Например, в молодом возрасте при длине тела до 8 см все экземпляры обычного в Черном море морского юнкера (*Coris julis*) (рис. 36) имеют развитый яичник. Напротив, все крупные старые особи являются самцами. Смена пола на протяжении жизни у этих рыб осуществляется однократно, сопровождаясь деградацией яичников и прогрессивным развитием семенников.

Рис. 36. Рыба семейства губановых (Labridae) – морской юнкер, обитающая в Черном море (по <https://qiwiq.ru/vidy-ptic/morskie-pticy-spisok.html>)



Если индивидуумы способны без морфолого-анатомических перестроек попеременно производить гаметы разного типа, то имеет место **временной (хронологический) гермафродитизм**. Он свойствен некоторым полихетам и другим беспозвоночным.

Детерминация пола у раздельнополых животных осуществляется двумя способами:

- **генотипически** – пол предопределяется геномом, то есть наследственностью;
- **фенотипически** – пол предопределяется условиями среды.

У животных известны два механизма генотипической детерминации пола. **Хромосомальный механизм** хорошо известен, так как свойствен дрозофилам и человеку. У человека и многих млекопитающих женский пол гомогаметен, мужской – гетерогаметен. При нормальном мейозе оба типа мужских гамет образуются с одинаковой частотой, так что в отсутствие селективности при слиянии половых клеток соотношение полов у эмбрионов должно быть равно 1:1.

Дипло-гаплоидный механизм известен у 5 групп насекомых (щетинокхвостки-чешуйницы, муравьи, хальциды, осообразные и пчелиные), а также у некоторых клещей и коловраток. Половые хромосомы у них отсутствуют. Из оплодотворенных яиц развиваются диплоидные самки, из неоплодотворенных – гаплоидные самцы.

При фенотипическом определении пола направление половой дифференциации определяется не генотипом, а каким-либо фактором внешней среды. Классический пример – червь *Bonellia viridis*. Развивающиеся из оплодотворенных яйцеклеток личинки этой эхиуриды индифферентны в половом отношении. Оседая на грунт, они развиваются в самок. Личинки,

севшие на воронкообразный собирательный хоботок самки, превращаются в крошечных самцов, обитающих в ее половых путях.

Соотношение полов у зигот получило название **первичного соотношения полов**. При стандартных вариантах детерминации пола и отсутствии селективности в оплодотворяющей способности гамет с разными гетеросомами оно близко к 1:1. **Вторичное соотношение полов** – это соотношение полов по окончании эмбрионального развития. Оно может существенно отличаться от первичного вследствие различной жизнеспособности эмбрионов разного пола, воздействия различных внешних факторов, вплоть до селективного действия паразитов. Так, один из возбудителей заболеваний из числа спирохет поражает только женские эмбрионы дрозофилы. Именно в период эмбриогенеза может происходить фенотипическая детерминация пола либо его инверсия (передетерминация). У некоторых амфибий и рептилий пол предопределяется температурными условиями развития яиц. У живородящих карпозубых рыб пол может быть инвертирован (изменен на противоположный) под действием гормонов, поступающих из материнского организма.

Третичное соотношение полов – соотношение полов половозрелых особей – может значительно отличаться от первичного и вторичного вследствие различий уровня смертности особей разного пола, а также инверсии пола в онтогенезе. Например, у рыб-чистильщиков в случае гибели самца старшая по иерархии самка гарема меняет свой пол на противоположный.

Половая структура популяции является элементом ее экологической структуры и носит адаптивный характер. У ряда животных отмечаются различия в соотношении полов у потомства в популяциях с разным демографическим статусом. Так, у многих млекопитающих при низкой популяционной плотности соотношение полов у новорожденных отклоняется в пользу самок, что способствует повышению уровня абсолютной рождаемости. У некоторых ос-хальцид при заражении одного хозяина несколькими яйцами из них развиваются самцы, одним яйцом – самка.

Возрастная структура популяций

Любой живой организм существует в пространстве и во времени. Временной фактор играет огромную роль в жизни животных. С возрастом живые существа меняются, изменяются их биологические особенности и требования к среде обитания. Те или иные изменения претерпевает и сама среда обитания. На разных этапах индивидуального развития может осуществляться

смена среды обитания, общего уровня интенсивности процессов жизнедеятельности (переход от активного состояния к покою и наоборот), изменение способности и способов передвижения, смена кормовых объектов и даже типа питания. Иногда возрастные изменения, свойственные особям одного вида, оказываются выраженными куда резче, чем межвидовые (бабочки разных видов схожи между собой в бóльшей степени, нежели бабочки и гусеницы одного вида) (рис. 37).



Рис. 37. Внешний вид гусеницы и имаго махаона
(no <https://yandex.ru/images/search?rpt=simage&noreask=1&source=qa&image&lr=213>)

Наличие существенных возрастных различий может опосредоваться дифференциацией функций по возрастам. Питание и накопление биомассы чаще осуществляются на личиночных стадиях, функции расселения и размножения остаются обычно за взрослыми особями.

Возрастная структура популяций имеет приспособительный характер. Возрастные различия увеличивают возможности освоения дополнительного жизненного пространства, использования дополнительных ресурсов (мальки питаются планктоном, особи средних размеров – водными беспозвоночными, крупных – рыбой) и страхуют от неблагоприятного воздействия мало предсказуемых резких изменений среды обитания. Определяют возрастную структуру популяции видоспецифичные и индивидуальные биологические особенности животных, модифицирует воздействие экологических факторов.

Внутри популяции, как правило, имеется некоторое количество группировок, выделяющихся по хронологическому, временному критерию – это поколения, приплоды и возрастные группы.

Поклоение (генерация) – это непосредственное потомство особей, родившихся на протяжении репродуктивного периода. Продолжительность

поколения у эндотермных животных равна репродуктивному возрасту животных для данной популяции.

Приплод (эквивалент у растений – **посев**) – одновременно родившиеся потомки определенной группы особей. При многократном размножении одна группа особей может иметь несколько приплодов. **Помет** – это приплод одной самки у живородящих животных.

Возрастная группа – группа особей одинакового возраста, астрономического или физиологического.

Обычно под возрастными группами на практике подразумевают **возрастные когорты** – группы особей, родившихся в течение одного непродолжительного промежутка времени. У долгоживущих животных для удобства оперирования данными могут быть выделены более крупные группировки – **возрастные классы** (например, объединяющие сеголеток, двухлеток, трехлеток и т. д. либо особей в возрасте до 5 лет, от 6 до 10, от 11 до 15 лет и т. д.).

Возрастная структура популяции может быть выражена через:

- 1) соотношение групп особей разного абсолютного возраста («**возрастные пирамиды**») (рис. 38);
- 2) соотношение разных поколений, приплодов, возрастных групп;
- 3) соотношение **предрепродуктивного**, **репродуктивного** и **пострепродуктивного** периодов;
- 4) характеристики роста и различия особей.

Если исключить короткоживущие виды с однократным размножением, обычно в популяциях доля более молодых особей всегда больше, чем последующего (старшего) возрастного класса. Дифференцированную по возрастам смертность особей в популяции отражают **возрастные пирамиды**, прекрасно характеризующие тенденции динамики численности. Свое название они получили вследствие пирамидальной формы классических горизонтальных столбчатых диаграмм, отражающих относительный вклад особей разных возрастных классов в популяциях. В случае раздельнополых животных вертикальная ось может служить разделителем половых групп внутри возрастного класса:

Возрастные пирамиды с дифференциацией данных по полам позволяют одновременно отразить и возрастную, и половую структуру популяции. Они часто используются при анализе демографических тенденций (рис. 38, 39).

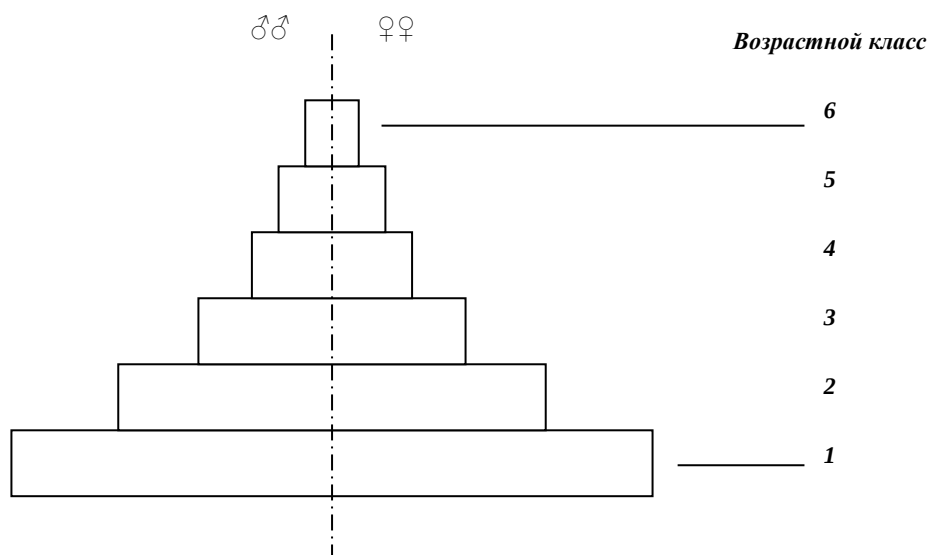


Рис. 38. Возрастная и половая пирамида популяции

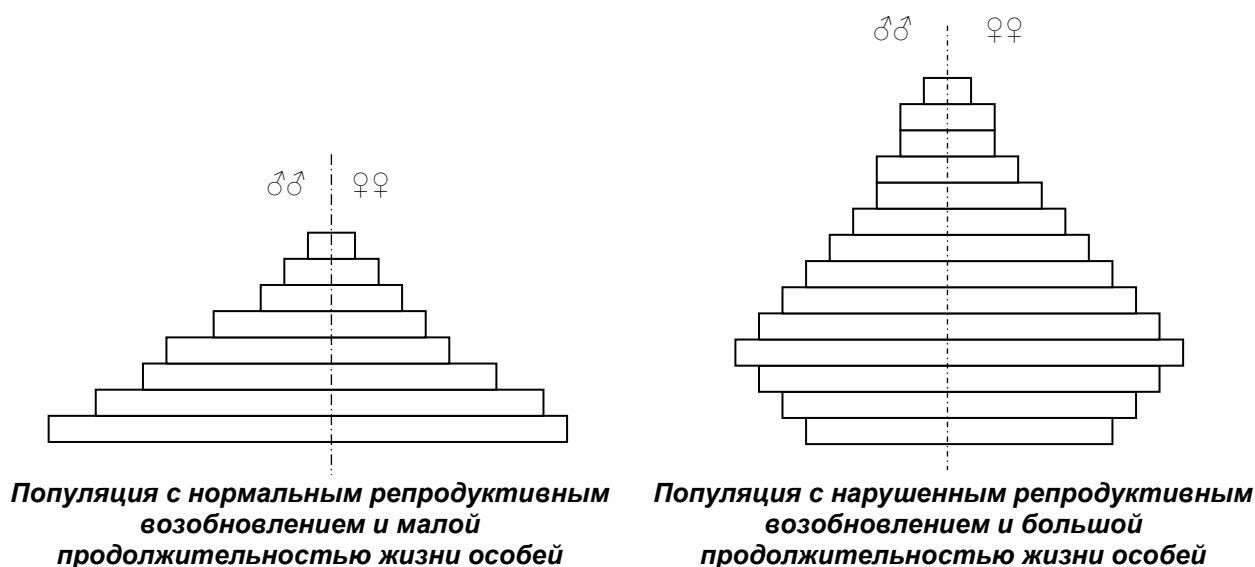


Рис. 39. Половозрастные пирамиды в различных популяциях

В зависимости от видовой специфики возможные различные варианты возрастной структуры популяций (рис. 39). Во-первых, все особи могут принадлежать к одной генерации. Такая ситуация имеет место у относительно короткоживущих и однократно размножающихся животных. Особи при этом имеют примерно одинаковый возраст, то есть принадлежат к одной возрастной когорте и практически одновременно проходят очередные этапы биологического цикла. Более того, поколение может состоять из одного приплода.

Примером могут служить многие насекомые, в частности большинство прямокрылых (саранчовые и кузнечики) (рис. 40) степной и лесной зон. Зимуют у них яйца, отложенные самкой в почву осенью предыдущего года. Весной из них отрождаются личинки первого возраста, которые растут и затем линяют, и так до появления взрослых насекомых в конце лета. Несмотря на различия в микроклиматических условиях, линьки в разных местообитаниях происходят довольно дружно, за неделю-две. Последняя линька окончательно выравнивает возрастную структуру, устраняя возникший по внешним причинам разброс. Отложившие яйца имаго неспособны пережить зиму и с наступлением холодов погибают.

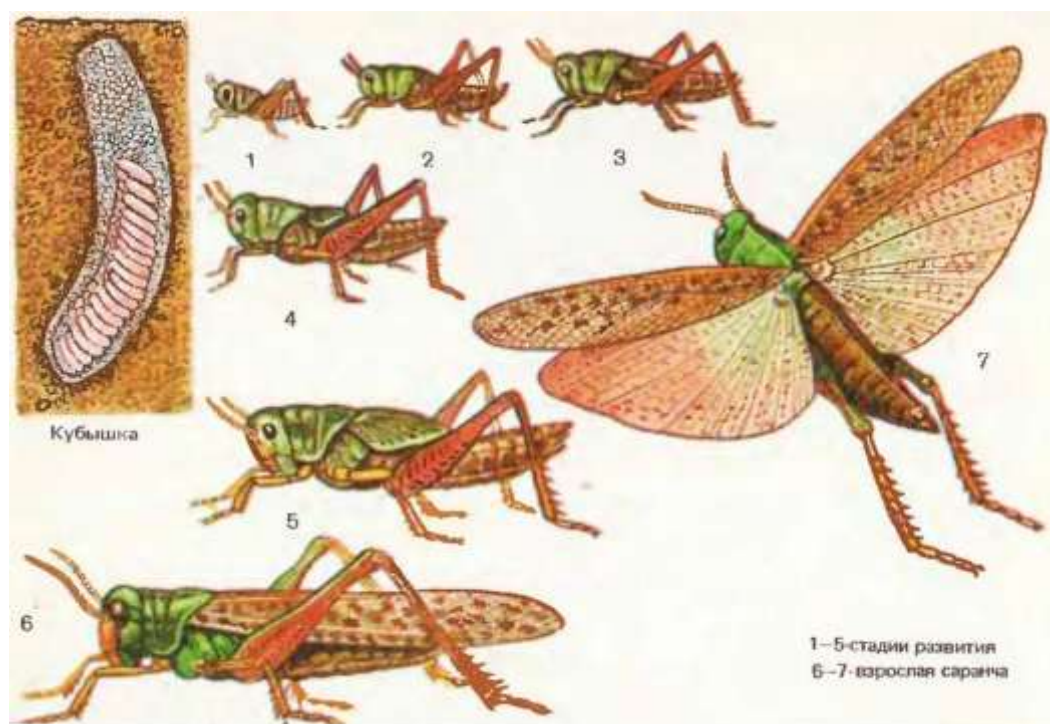


Рис. 40. Стадии развития саранчи
(no <https://www.yaplakal.com/forum3/st/20/topic2156802.html>)

Аналогичная структура популяций свойственна многим чешуекрылым, жукам, клопам, стрекозам, имеющим одно поколение в году и размножающимся однократно. Период размножения и сроки продолжения отдельных этапов индивидуального развития у таких видов, как правило, имеют сезонную приуроченность (вовсе необязательно, чтобы зимовали непременно яйца). Численность подобных популяций обычно крайне неустойчива – критические для данной возрастной категории параметры среды оказываются критическими для всей популяции, что может повлечь ее вымирание.

Виды, у которых различные генерации сосуществуют во времени, можно разделить на две категории:

- с однократным размножением особей;
- с многократным размножением особей.

В природе редко бывают правила без исключений: у некоторых видов либо популяций часть особей размножается однократно, часть – многократно. Например, у байкальской большой голомянки (*Comephorus baicalensis*) после первого икрометания гибнет большинство самок, у малой (*Comephorus dybowski*) – лишь небольшой процент ослабленных особей; у некоторых проходных лососевых мелкие самцы после участия в размножении не погибают, а скатываются в море для нагула.

Типичными представителями животных с однократным размножением особей являются проходные лососевые, хрущи, щелкуны и многие другие насекомые. У майских хрущей вскоре после спаривания и откладки яиц в мае – июне жуки погибают, то есть данное поколение полностью вымирает. Отрождающиеся личинки будут развиваться 4 года. Параллельно в одной генерации сосуществуют 4 генерации («колена»), и каждая последующая появилась годом позже предыдущей. Поколение опять же состоит из особей одного приплода. Возрастные группы здесь разделены четким интервалом. Они могут существенно различаться по численности (например, вследствие крайне неблагоприятных погодных условий в период лёта особей родительского поколения). В случае полного вымирания одного из поколений (например, вследствие массированного применения инсектицидов против имаго) пробел в последовательности поколений через какое-то время будет устранен за счет особей, закончивших личиночное развитие досрочно, либо затянувших его сверх стандартного срока. В эксперименте хрущи способны завершить развитие за год-полтора, в Южной Европе обычна трехлетняя продолжительность генераций, у нас – 4–5-летняя (в зависимости от конкретных условий существования), а в эксперименте личиночная стадия может затягиваться до 9–12 лет. У *Magicalicada*, почвообитающие личинки которых развиваются 8, 13, 17 лет, зачастую регистрируется полное выпадение некоторых колен. На побережье Северной Америки массовое появление имаго одного из видов певчих цикад наблюдается раз в 17 лет, так как в популяциях присутствует лишь одно из 17 возможных колен.

Более сложная картина складывается у короткоживущих видов, когда за год успевает смениться несколько генераций. В простейшем случае за год успевает развиваться фиксированное число поколений. Вид при этом будет

носить название **облигатно поливольтинного**. Например, пестрокрыльница (*Araschia levana*) у нас облигатно бивольтинна. Весной летают бабочки с черно-желтовато-оранжевым рисунком, летом – с черно-белым рисунком. Гусеницы отрождаются на крапиве в июне или осенью, зимуют только куколки. То обстоятельство, что зимовать способны исключительно куколки, выравнивает возрастную структуру популяции.

Следующая ступень усложнения наблюдается при наличии возможности развития дополнительных поколений. Например, клеверная совка (*Discestra trifolii*) на юге Беларуси факультативно тривольтинна, то есть ежегодно развивается как минимум 2 поколения, а в особенно благоприятные по температурным условиям годы – и дополнительное, третье. Как правило, в размножении в дополнительные сроки принимают участие далеко не все особи. Это страхует популяцию от неожиданных изменений условий существования, предупреждая ее вымирание. У семиточечной коровки (*Coccinella 7-punctata*) всегда некоторая доля особей первой генерации впадает в летнюю диапаузу (эстивацию). Остальные продолжают размножаться, пока это им позволяют климатические условия и пищевые ресурсы. Поскольку перенести зиму способны только жуки, эти диапаузирующие особи составляют некоторый резерв, страхующий популяцию на случай, если продолжающие размножаться насекомые будут застигнуты осенними холодами на иной стадии развития. В описанных примерах зимовать могут только насекомые, находящиеся лишь на одной определенной стадии развития. В результате устранения особей, находящихся на иных стадиях развития, возрастная структура популяции выравнивается и упрощается. В следующий сезон в размножении примут участие особи последних двух поколений одновременно.

Наконец, некоторые насекомые могут успешно зимовать на разных стадиях развития. В частности, у совки-гаммы (*Autographa gamma*) зимуют гусеницы старших возрастов и куколки. В южной половине Беларуси совка-гамма факультативно тривольтинна. В результате в теплое время года могут одновременно встречаться особи всех стадий развития, принадлежащие к разным поколениям.

У некоторых насекомых (например, у крупных жуков-коровок, некоторых бабочек-нимфалид) в популяциях в том или ином числе могут присутствовать неоднократно (дважды и даже трижды) зимовавшие особи, которые принимают либо не принимают участие в размножении (самцы чаще принимают, самки – нет).

У большинства землероек рода *Sorex* перезимовавшие взрослые особи дают 2–3 приплода и вымирают. Осенью популяция состоит из неполовозрелых сеголеток. Поколение в этом случае состоит из особей разных приплодов.

У мышевидных грызунов размножение в зимний период обычно прекращается. Весною их популяции состоят из взрослых особей прошлого года рождения. За сезон самки успевают дать до 5–7 пометов (в зависимости от вида и конкретных условий обитания). Первые сеголетки достигают половозрелости ко времени появления детенышей третьего-четвертого приплодов. К осени в размножении принимают участие, зачастую скрещиваясь между собой, особи двух и более поколений. Таким образом, осенний приплод составляют особи одной возрастной группы, но как минимум двух поколений. В зиму уходят разновозрастные сеголетки, так как старшие вымирают.

Еще более сложна возрастная структура популяций у долгоживущих и многократно размножающихся животных. У благородного оленя популяции включают особей более 10 возрастных когорт (максимальная продолжительность жизни у этого вида – 16 лет). Самки начинают телиться на четвертом году жизни, а несколько последних лет жизни остаются яловыми. Родительские пары могут составлять особи различных возрастных групп и поколений. Азиатские слоны достигают половой зрелости к 8–12 годам, а живут до 60–70 лет. В среднем самки рожают по одному слоненку раз в 4 года. В стадах разновозрастные взрослые составляют приблизительно $\frac{4}{5}$, молодняк – $\frac{1}{5}$ от общего числа особей. Возрастная структура и уровень численности таких животных, как правило, весьма стабильны.

Соотношение пререпродуктивного, репродуктивного и пострепродуктивного периодов у разных животных может быть самым разным. Определяется оно как биологическими особенностями, так и условиями жизни. Непропорционально огромен пререпродуктивный период у поденок, личинки которых затрачивают на свое развитие годы, линяя десятки раз. Репродуктивный период, напротив, составляет порой лишь десятки, а то и несколько часов. У крестоцветных белянок пререпродуктивный период составляет 80–90 % от общей продолжительности жизни, а пострепродуктивный – отсутствует. Самки бабочек-волнянок часто погибают прямо над кладкой. Относительно короткий, около 3–5 % общей продолжительности жизни (а в действительности немалый, поскольку живут они по несколько лет) пострепродуктивный имеется у синантропных тараканов. Продолжительным пострепродуктивным периодом располагает перелетная саранча (пререпродуктивный, репродуктивный и пострепродуктивный периоды

составляют соответственно 50, 20 и 30 % от общей продолжительности жизни), многие нимфалиды (30, 45 и 25 %), крысы-пасюки (30, 25 и 45 %). Отдельные экземпляры бабочек-репейниц, перезимовав и отложив яйца весной, доживают до глубокой осени и даже успешно зимуют второй раз. Относительно продолжителен репродуктивный период у прыткой ящерицы (15, 75 и 10 %) и многих амфибий.

Как общая продолжительность жизни, так и соотношение рассматриваемых периодов может сильно различаться от популяции к популяции. Максимальный возраст сельди балтийских и беломорских популяций составляет 10–12 лет, исландской – 25 лет. Средняя продолжительность жизни самцов зеленой жабы в условиях Голландии составляет 3 года, в Швейцарии – 7 лет, максимальная – 4 года и 10 лет, соответственно. В прибалтийских регионах Швеции более 50 % самок лоса достигает половой зрелости уже на первом году жизни, во внутренних равнинных областях – около 8 %, в горных районах – лишь 1–2 %.

Индивидуальное развитие многих животных можно разделить на то или иное число этапов. У млекопитающих это:

- **период эмбрионального развития;**
- **ювенильный период;**
- **имматурный** (полувзрослый, подростковый) **период;**
- **адультивный** (собственно репродуктивный) **период**
- **сеньный и субсеньный** (пострепродуктивные) **периоды.**

Соотношение численности особей, находящихся на соответствующих этапах индивидуального развития, является одним из аспектов возрастной структуры популяций млекопитающих.

Еще больше возрастных группировок может сосуществовать в популяциях животных, имеющих личиночные и куколочную стадии. У насекомых с полным превращением можно выделить следующие периоды:

- эмбрионального развития;
- постэмбрионального развития, в том числе:
 - период развития личинки;
 - период развития куколки;
- взрослой жизни:
 - имагинальный пререпродуктивный период;
 - репродуктивный период;
 - пострепродуктивный период.

У поденок ситуация усложняется существованием двух имагинальных стадий – неполовозрелой *субимаго* и половозрелой *имаго*. У ряда насекомых (жуки-нарывники, сетчатокрылые – мантиды, веерокрылые) имеет место *гиперморфоз*, когда личиночные стадии различаются по морфологии и образу жизни.

Возрастная структура может значительно усложняться, если имеет место *факультативная неотения* (саламандры, амбистомы), либо *педогенез* (личинки галлиц).

К эндотермным животным, индивидуальное развитие которых в малой степени определяется климатическими условиями, приложимо понятие *репродуктивного возраста* – это возрастной отрезок (в астрономическом времени), когда индивидуумы принимают участие в размножении.

Анализ возрастной структуры позволяет оценить состояние популяции и делать некоторые прогнозы на будущее. Длительно размножающуюся часть популяции принято называть *запасом*. От его размера зависят возможности восстановления численности. Та часть молодых особей, которая, достигая половой зрелости, увеличивает запас, называется *ежегодным (годовым) пополнением популяции*. У видов с единовременным существованием единственной генерации запас фактически отсутствует, а размножение осуществляется исключительно пополнением. Сложная возрастная структура обеспечивает наличие существенного запаса и регулярного пополнения. При природопользовании из популяций со стабильным большим ежегодным пополнением можно изъять значительное количество особей без серьезной угрозы подрыва ее численности. Чем сложнее структура популяции, больше стандартная величина запаса и меньше величина пополнения, тем меньше особей можно изъять без риска. Например, у горбуши, нерестящейся на втором году жизни, можно отлавливать 50–60 % идущих на нерест особей. Кета имеет более сложную возрастную структуру популяции, более продолжительный период созревания, и вылов более 30 % нерестящихся особей может существенно подорвать популяцию.

Возрастные различия в популяции существенно усиливают ее экологическую неоднородность и, следовательно, сопротивляемость среде. Большой экологический смысл имеют разновозрастные популяции. Под действием условий среды может произойти перестройка возрастной структуры популяции:

- 1) Вынужденная перестройка. Общественная полевка (*Microtus socialis*): при повышении t° среды выше + 35°C, популяция омолаживается,

среди старых животных увеличивается гибель, но если t° падает ниже 0°C зимой, то гибнет молодь, и популяция стареет (рис. 41).



Рис. 41. Взрослая и молодая общественные полевки

- 2) Адаптивная перестройка – популяция перестраивается к периоду (т.е. заранее) наступления худших условий так, что будет представлена самыми стойкими особями. Например, амбарные клещи – сапрофаги, питаются растительными остатками и не переносят сухости воздуха. Они обладают стремительно протекающим жизненным циклом: яйцо – личинка – 1я нимфа – 2я нимфа – 3я нимфа – взрослый клещ (рис. 42). Иногда стадия второй нимфы «проскакивает», но иногда приходит в состояние *гипонуса*. Он имеет набор присосок, которыми может прикрепляться к хитину насекомых и шерсти млекопитающих (грызунов) и переселяться на значительные расстояния. В это время амбарный клещ не питается).

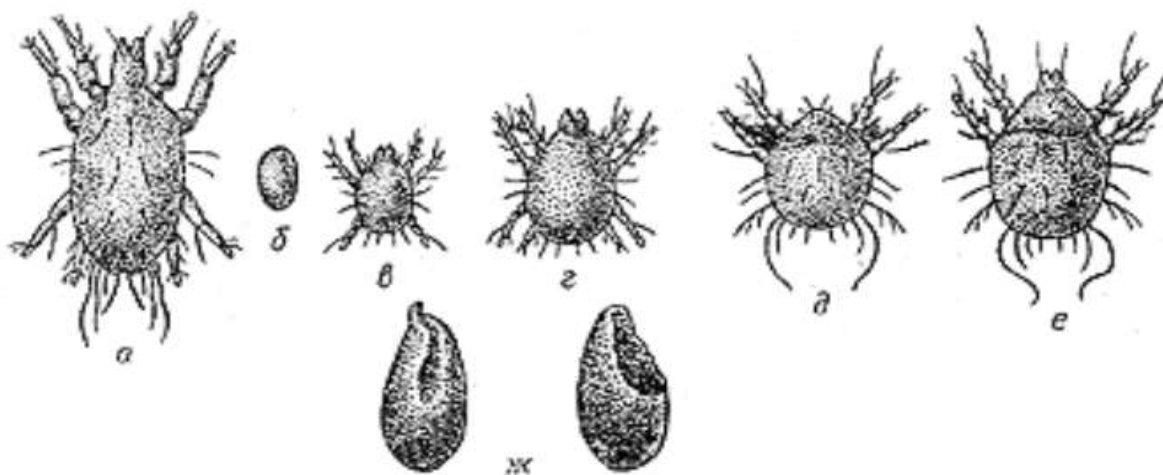


Рис. 42. Развитие амбарного клеща (род *Acarus*)

Пространственная структура популяций

Как следует из определения популяции, она занимает некоторое пространство. *Пространственная структура популяции отражает распределение в пространстве составляющих популяцию особей и групп особей.*

Особи могут размещаться:

- случайно;
- равномерно (регулярно);
- агрегированно, т. е. группами (неравномерно, и не случайно).

В свою очередь, группы могут размещаться:

- случайно;
- агрегированно.

Неравномерность распределения особей объясняется вариабельностью характеристик среды.

Случайное распределение встречается редко, когда среда крайне монотонна (равномерна), конкуренция между особями неактуальна, а групповые формы поведения не выражены. Так, регистрировалось случайное распределение неколониальных тлей *Eucерaphis punctipennis* на листьях березы, моллюсков *Mulinia lateralis* и *Gemma gemma* на илистых отмелях. Случайно распределение на выровненных участках степи бродячих охотников – пауков-волков *Lycosa*. В отсутствие хищников данный тип распределения особей демонстрируют на дне небольших водоемов личинок поденок.

Равномерное распределение встречается у животных очень редко, в основном у малоподвижных и сидячих форм на выровненных по условиям участках. Оно соответствует размещению растений при квадратно-гнездовом способе посадки саженцев и рассады сельскохозяйственных и иных культур. Некоторые водные животные для предупреждения локальной перенаселенности регулируют расстояния между особями с помощью химической коммуникации. Например, личинки асцидий и морских желудей выбирают места прикрепления так, что зачастую индивидуумы оказываются равноудаленными от сородичей.

Подавляющее большинство животных демонстрируют **агрегированное пространственное распределение**, то есть группируются тем или иным образом. Размеры и другие параметры существующих пространственных группировок могут быть различными. В каждом конкретном случае тип распределения в занимаемом пространстве оказывается приспособительным, позволяющим по возможности оптимально использовать ресурсы.

Агрегирование может происходить:

1) вследствие локальных различий в местообитаниях (концентрация влаголюбивых беспозвоночных на северной, а солнцелюбивых – на южной стороне ствола одиночно стоящего дерева);

2) под влиянием суточных и сезонных изменений условий внешней среды (образование стай у перелетных птиц весной и осенью, и их рассеяние в период размножения; концентрация геолиофильных мух на освещенных солнцем поверхностях днем и рассеяние к ночи);

3) в связи с процессами размножения (ласточки-береговушки в период размножения образуют колониальные поселения; бакланы и некоторые другие водоплавающие птицы образуют колонии, в иное время года агрегации неочевидны; у ряда насекомых – комаров, хрущей, пустынных тараканов, поденок и др. – наблюдаются брачные скопления – рои; многие карпообразные и многие другие рыбы нерестятся стайно);

4) в результате социального поведения, то есть специфического поведения в отношении особей своего вида, и социальных связей (образование стай, стад, смешанных социальных групп).

С одной стороны, агрегация может усиливать конкуренцию между особями за ресурсы и пространство, но зачастую это компенсируется повышением жизнеспособности группы, имеющей большие возможности для своей защиты, обнаружения пищи, преобразования микроместообитания и модификации микроклимата. У разных видов животных и в различных условиях степень агрегации и уровень плотности, при которых обеспечено процветание популяции, различны. В большинстве случаев имеется оптимальный диапазон, за пределами которого данные факторы оказывают уже отрицательное влияние. Данная закономерность известна как **принцип Олли**. Например, при слишком низкой численности особей пчелиная семья испытывает недостаток в «работниках», оказывается невозможным поддерживать в гнезде (улье) нужную температуру. Слишком высокая численность ведет к трудностям в коммуникации, приходится тратить энергию на вентиляцию жилища, в гнезде явно не хватает места, скученность ведет к повышению агрессивности особей, пчелы все больше пребывают в состоянии повышенной возбужденности.

По типу использования пространства все подвижные животные делятся на две группы – оседлых и кочевых.

Оседлые животные используют на протяжении всей своей жизни довольно ограниченный, локальный участок пространства. Его величина может варьировать в зависимости от:

- пола (у семейной группы тигров самец контролирует территорию порядка 50 тыс. га, тогда как самки – лишь 10 тыс. га);
- возраста (у старых самцов выдр территориальный участок обширнее, чем у молодых);
- конкретных условий обитания животных (например, средний радиус охотничьего участка у лесной куницы на Кольском Севере – 2,5 км, российском Нечерноземье – 1,4 км, Черноземье – 1,1 км, Северном Кавказе – 0,56 км).

Установление показателей, количественно характеризующих индивидуальные участки, на практике довольно затруднительно. Иногда вычисляют среднее расстояние между наиболее удаленными закартированными точками регистрации животных, помеченных тем или иным способом. Однако корректнее использовать среднее расстояние распространения, представляющее собой среднее расстояние между местом рождения и местами регистрации животного. С эволюционно-генетической точки зрения важно оценить расстояние, на которое, условно говоря, распространяются гаметы. Поэтому был введен показатель ***радиуса репродуктивной активности***, под которым понимается *расстояние между местом рождения и местом размножения 95 % особей данного поколения*. Так, для мелкой бабочки-шашечницы и живородящей ящерицы он составляет всего 135–140 м, зяблика – 2 км, березовой пяденицы и самцов глухаря – 5–6 км, тетерева – 27 км, лисицы – 100 км, волка – 190 км, соболя – 200 км, песца – 250 км, пустельги – 1000 км, лысухи – 1670 км.

Оседлость дает животным очевидные преимущества хорошего знакомства с местностью, что позволяет эффективнее использовать убежища, кормовые ресурсы, создавать запасы, систему коммуникаций и т. д. Экспериментально было доказано, что местные мыши гораздо успешнее спасались в амбаре от совы, чем только что подсаженные. У многих животных проявляется феномен ***хоминга*** (чувства дома). При опасности, при попадании в незнакомую ситуацию, на чужую территорию они стремятся вернуться на свой участок, укрыться в своем жилище. Именно на этом основана работа голубиной почты.

Как правило, территориальный участок можно разделить на несколько функциональных частей. Обычно можно выделить участок пребывания, где располагается жилище (гнездо, нора, домик и т. п.), логово, охотничьи угодья, и остальную территорию, представляющую собой, так сказать, «экономическую зону». Например, у пауков-охотников, патрулирующих по поверхности почвы, индивидуальные участки оказались намного крупнее разумного оптимума, и

вся контролируемая индивидуумом территория облавливалась лишь во времена крайней бескормицы. Наличием запасных территорий пауки страхуют себя от последствий оседлой жизни, которые заключаются в возможности локального истощения ресурсов на занимаемом участке.

У разных животных могут охраняться или контролироваться иным образом различные участки территории и расположенные на ней объекты. Например, у птиц может охраняться:

- весь участок, где происходит кормление, спаривание и выводение птенцов (мухоловки);
- участок, где происходит спаривание и выводение птенцов, но не кормление (скворцы, некоторые зерноядные воробьиные);
- только участок, где происходит спаривание (рябчики, дрофа-джек);
- только гнездо (колониальные виды птиц);
- участки, не связанные с размножением как таковым (у дневных хищных птиц – господствующие над территорией возвышения).

У некоторых животных территориальные участки закрепляются за особями или парами только на период размножения (большинство птиц), у других – на всю жизнь (крупные хищные млекопитающие).

У мышей обычно есть несколько часто посещаемых участков, соединенных между собой постоянными переходами. Зверьки покидают их редко. Однако в репродуктивный период половозрелые самцы посещают гораздо более обширные сопредельные территории в радиусе до 1 км и более. Белки кроме основного гайна имеют и запасные (для переживания непогоды, избегания хищников и т. п.), а также специальные кладовые.

В целом у оседлых видов можно выделить 4 типа пространственной структуры популяций, обусловленные неоднородностью среды:

- 1) **диффузный** тип имеет место при выровненной среде обитания (тушканчики в пустыне, малые суслики в степях, фоновые виды жуков-жужелиц на посевах зерновых культур);
- 2) **мозаичный** тип (обитатели кочек на верховых болотах);
- 3) **пульсирующий** тип свойственен видам с резкими колебаниями численности, когда диффузное распределение сменяется мозаичным, а мозаичное – диффузным (влаголюбивые ногохвостки и панцирные клещи после дождей заселяют всю подстилку под пологом светлого леса, а в засушливый период концентрируются в подстилке с северной стороны стволов крупных деревьев);

4) **циклический**, или **переложный**, предполагает попеременное использование территории в течение года (копытные и обские лемминги зиму проводят на возвышенных участках, а летом перемещаются пониже).

Сезонные миграции приводят к тому, что попеременно используются разные, нередко крайне удаленные участки территории либо акватории. Так, зебры в Серенгети кочуют на расстояния 400–600 км в сухой сезон и 300–400 км – во влажный. Многие перелетные птицы весьма консервативны, проводя лето и зиму в строго определенных местах. В этом случае имеет место функциональная дифференциация территории, когда на одной части происходит размножение, в другой – нагуливание. У многих мигрирующих птиц репродуктивный и трофический ареалы могут не соприкасаться. У проходных лососевых репродуктивный ареал включает речные акватории, трофический – морские. Осложняет подобное разграничение ситуация, когда спаривание происходит еще на территории трофического ареала (некоторые летучие мыши, белые и другие гуси спариваются на зимовках).

Виды с циклическим типом пространственной структуры, по сути дела, являются переходными от оседлых к кочевым. Кочевой образ жизни позволяет меньше зависеть от кормовых ресурсов, но более опасен, поскольку повышает вероятность гибели от хищников. Индивидуальные территориальные участки при этом отсутствуют. Важную роль приобретает коммуникация между особями, ориентация на соседей. Кочевой образ жизни ведут зебры, многие антилопы, клесты, атлантические сельди и многие другие животные.

Этологическая структура популяций

Этологическая (поведенческая) структура популяции предопределяется тем, какой образ жизни свойствен виду – одиночный или групповой. *Этологическая структура предполагает структурирование, группирование особей и их групп по особенностям поведения и включает систему взаимоотношений между особями.*

При **одиночном образе жизни** животные в популяции обособлены и практически независимы друг от друга. Крайняя степень проявления этой тенденции наблюдается у видов с бесполом размножением, никогда не образующих колоний. Практически отсутствуют связи между отдельными особями у сидячих водных животных с наружным оплодотворением (актинии). Ведущие одиночный образ жизни животные могут образовывать временные скопления, например, зимовочные (бабочки-крапивницы на потолке и стенах

чердаков, рыбы в донных ямах) либо нерестовые (косяки рыб, скопления полихет).

При *групповом образе жизни* группировки образуются вследствие формирования относительно устойчивых связей между особями. Выделяются две тенденции формирования и укрепления таких связей:

- 1) Усиление связей между особями альтернативного пола, обеспечиваемое брачным поведением, приводит к формированию объединений половых партнеров: брачных пар (большинство воробьиных птиц), гаремов (лежбищные ластоногие, кашалоты, мартышки-гусары и др.), общинных полукolonий (южноамериканские кукушки-личинкоеды *Crotophaga ani*, которые строят общие гнезда и насиживают в них яйца попеременно).
- 2) Усиление связей между особями разных поколений ведет к формированию семейных группировок, которые могут быть:
 - отцовского типа (лабиринтовые рыбы, колюшки, морские коньки, африканские страусы);
 - материнского типа (речные раки, пауки, общественные перепончатокрылые, многоножки, многие млекопитающие);
 - смешанного типа (рыбы-скалярии, некоторые другие цихлиды, большинство птенцовых птиц).

Другим направлением группирования особей является формирование колоний, стай и стад.

Колонии – это *групповые поселения оседлых животных*. В колонии за счет химической коммуникации может достигаться синхронизация сроков размножения животных (уконогие раки), колонии служат для коллективной защиты от врагов и обмена информацией (колониальные птицы). Колонии могут создаваться из родственных либо неродственных особей. У сурков и пищух при высокой популяционной плотности формируются колонии семейного типа, при низкой – смешанного, объединяющие как родственных, так и неродственных особей.

Стаи – *временные объединения мобильных животных, проявляющие биологически полезную организованность действий*. Стаи служат для облегчения защиты от врагов, добычи пищи и миграции. По способу внутригрупповой координации различают два варианта стай:

- стаи с лидерами (многие птицы и млекопитающие);
- стаи, в которых особи эквипотенциальны (акулы при стайной добыче пищи, косяки рыб во время нерестовых миграций).

В стаи животные объединяются для выполнения определенных функций, основная из которых – защита от врагов: множество индивидуальных сенсорно-перцептивных систем обеспечивают лучший контроль за окружающим пространством, коллективная сигнализация более эффективна, впечатляющие размеры скопления и его движения могут дезинформировать врага, а хаотичные движения особей оказывают дезориентирующее действие при выборе хищником жертв. Например, многие рыбы образуют эквипотенциальные стаи с ориентацией на соседей и подражанием им. В свою очередь, хищники (некоторые акулы, дельфины, волки) могут объединяться в стаи для групповой охоты.

***Стада** – более или менее постоянные объединения особей, в которых осуществляются все или большинство их жизненных функций. Стаду свойственны признаки сложноорганизованного сообщества:*

- сложная система коммуникации;
- разделение функций между особями;
- когезия (стремление к пространственному агрегированию особей);
- постоянство состава;
- явление отторжения чужаков.

Основу социального поведения животных в одновидовых сообществах составляют взаимоотношения доминирования/подчинения, основанные на индивидуальных различиях между особями. Эти взаимоотношения могут быть организованными иерархически либо иным образом. У рыб иногда наблюдаются кольцевые схемы соподчинения: первая особь доминирует над второй, вторая – над третьей, а третья – над первой. Линейная иерархическая схема предполагает последовательное соподчинение особей, – такая структура характерна для брачных пар куриных с выводком птенцов. Более распространены разветвленные иерархические схемы доминирования, когда внутри сообщества существуют более-менее постоянные группировки особей, имеющие собственную систему социальных связей, встроенную в общую иерархическую систему. Биологический смысл существования иерархических структур доминирования в сообществах состоит в обеспечении согласованности поведения, выгодной всем или большинству особей одновидового сообщества.

В русскоязычной этологической литературе принято различать лидеров и вожаков-доминантов. Временным (ситуационным) лидером может быть птица, первой увидевшая хищника и с криком тревоги поднявшаяся на крыло, либо малек, свернувший в сторону и увлекший за собой других особей рыбьей

стайки. Постоянными лидерами у слонов и северных оленей обычно являются старые самки, нередко на пострепродуктивном периоде жизни. Благодаря лидерству их опытом могут воспользоваться все члены группировки. При этом лидер не получает прямых преимуществ от своего положения. Вожак-доминант, напротив, имеет явные преимущества при распределении ресурсов или участии в репродукции и активно поддерживает иерархическую структуру группировки. В то же время вожакам часто свойственны проявления альтруизма³ по отношению к членам стаи (рис. 43).



Рис. 43. Проявление альтруизма: когда стадо пьет воду или пасется, вождь смотрит по сторонам – не подкрадывается ли хищник?
(no https://www.liveinternet.ru/community/lj_wolfgrel/post461095695/)

Выше рассмотрены лишь основные аспекты этологической структуры популяций. У животных существуют самые разнообразные по своей структуре внутривидовые группировки, в основе формирования, которых лежит социальное поведение, – от временно существующих брачных пар и семейных групп до сложно структурированных, иерархически организованных групп или диффузных сообществ.

³ Альтруизм у животных — поведение животных, направленное на помощь особям своего вида, часто сопряжённое с трудностями и негативными последствиями для себя самого, иногда вплоть до гибели.

ЭКОЛОГИЯ СООБЩЕСТВ

Все обитающие на Земле живые организмы находятся в постоянном взаимодействии друг с другом и абиотическими компонентами среды их обитания. Комплексы совместно обитающих организмов интегрированы между собой и неживой средой потоками вещества и энергии, образуя открытые системы – *экосистемы*. *Абстрагированная от внешних связей экосистема* носит название *биогеоценоза*. Его биотическая компонента – биоценоз – зачастую имеет сложную структуру, которая обеспечена биоценотическими связями, включая различные межпопуляционные взаимодействия.

Структура биоценозов

Биоценозами (от греч. *биос* – жизнь и *ценос* – общий) называются *группировки совместно обитающих и взаимосвязанных организмов*. Иногда с теми или иными целями из биоценозов вычленяют искусственные группировки организмов – *зооценозы* (все животные данного сообщества), *паразитоценозы* (все паразиты), *энтомоценозы* (все насекомые), *орнитоценозы* (все птицы данного сообщества) и т. п.

Вся совокупность воздействий на живой организм со стороны других организмов биоценоза рассматривается как действие биотических факторов среды. *Непосредственное живое окружение организма* составляет его *биоценотическую среду*.

Размеры биоценозов могут быть различными, внутри системы можно выделять более мелкие системы, пусть и с достаточно расплывчатыми границами. В результате выстраивается иерархия сообществ живых организмов – от глобальных (биосфера Земли, биоценоз тропических лесов планеты) до локальных – биоценоз отдельной лужицы, лишайниковой подушки на конкретном валуне или источенного мицетофагами плодового тела шляпочного гриба.

Биоценозы всегда характеризуются той или иной степенью внутренней структурированности, которая неизбежно затрагивает их животную компоненту.

Таксономическая структура биоценоза подразумевает прежде всего видовой состав живых организмов и их количественное участие в сообществе. Видовое разнообразие (видовое богатство) во многом зависит от возраста биоценоза. Наиболее старые экосистемы Земли – влажные тропические леса и коралловые рифы – отличаются максимальным уровнем таксономического разнообразия животных. Наиболее бедны видами агробиоценозы. Например,

минимально видовое богатство сообществ полей картофеля, который начал возделываться в России лишь в XVIII столетии.

На основе данных о таксономической структуре естественного биоценоза можно сделать некоторые выводы об условиях существования живых организмов исходя из **правила соотношения числа видов и числа особей**: в благоприятных условиях высоко число видов, но каждый из них представлен относительно небольшим числом особей; в неблагоприятных условиях число видов уменьшается, но резко увеличивается численность некоторых из них. Графическое отображение этой закономерности носит название **кривой Раункиера** (рис. 44).

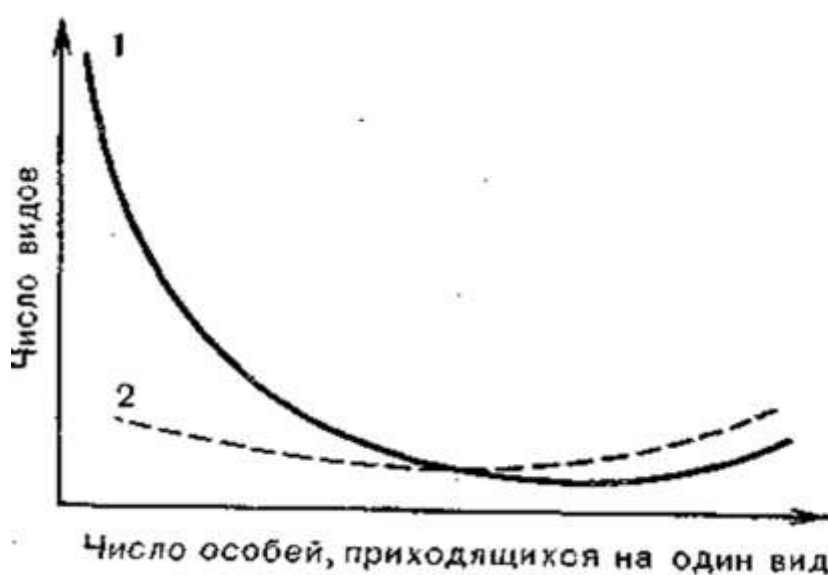


Рис. 44. Кривая Раункиера для двух популяций: 1 – устойчивый биоценоз; 2 – нарушенный биоценоз

Экологическая структура фиксирует представительство в биоценозе животных разных жизненных форм и разных функциональных групп, занимающих различные экониши (экологические ниши). **Экониша** – это положение вида, которое он занимает в биоценозе, весь комплекс его биоценотических связей и требований к среде обитания. Виды, занимающие аналогичное либо близкое положение, называются **экологическими аналогами** или **эквивалентами**. Полных экологических аналогов не бывает, часто экологические аналоги выделяются по одному или немногим факторам, например, по параметрам питания (так, паутинные клещи и цикадки подсемейства *Typhlocybinae* одинаковым образом опустошают содержимое клеток эпидермиса растений; экологическими аналогами являются настоящие

кроты Евразии, златокроты Африки и сумчатые кроты Австралии). Есть еще один термин – **викарирующие виды** – занимающие одни и те же экологические ниши, но не родственные (конвергентное сходство). Примеров много – вышеприведенные примеры кротов, златокротов и сумчатых кротов. Либо, растительноядные копытные в Евразии и Африке, кенгуру Австралии, а также страусы, эму и нанду – все они имеют сходное питание.

Пространственно-временная структурированность биоценоза имеет много аспектов:

- вертикальная (стратификационная) структурированность проявляется в ярусности растительного покрова и размещения там животных, вертикальной зональности водного пространства, профильности почвы;
- горизонтальная (зональная) структурированность выражается в горизонтальной разобщенности организмов и их группировок, и проявляется, например, в высотной поясности в горах; в дифференциации литоральной и собственно береговой зон водоема, и соответствующем распределении населяющих их животных; неравномерном размещении на территории верховых болот обитателей кочек и т. п.

Другими аспектами пространственно-временной структурированности биоценозов являются:

- периодичность активности, которая проявляется в наличии ночного и дневного спектров активных форм (ласточки кормятся насекомыми днем, козодои – в сумерках, летучие мыши – ночью);
- структура пищевых сетей;
- репродуктивные ассоциации: клоны животных, размножающихся бесполым путем, родительские пары и семейные группы;
- социальные структуры: колонии, стаи, стада и другие объединения особей;
- система биотических связей между популяциями.

Антропогенное воздействие на сообщества

Разносторонняя деятельность человека обуславливает процессы антропогенной трансформации сообществ животных организмов, проявляющиеся в изменении их таксономического состава и экологической структуры. Поскольку экологическая структура сообществ, как и популяций независимо от наличия или отсутствия антропогенного воздействия всегда

адаптивна, она не может оставаться неизменной на протяжении продолжительных интервалов времени. Такая лабильность структуры сообществ животных организмов создает предпосылки для успешного восстановления их естественного состояния после снятия антропогенного пресса, но при обязательном условии, что не произошло изменений таксономического состава населяющих данную территорию или акваторию животных. С этой точки зрения наиболее существенным аспектом в последствиях хозяйственной и иной деятельности человека является антропогенная трансформация фауны, которая может проявляться как в обеднении, так и обогащении ее таксономического состава.

В настоящее время проблеме антропогенного сокращения ареалов и полного исчезновения отдельных видов животных придается значительное внимание. Обеднение видового состава фауны может происходить вследствие:

- прямого истребления человеком, – ему подвергаются главным образом крупные животные, которые могут служить объектами охоты или промысла (хорошо известны примеры стеллеровой коровы североамериканского странствующего голубя, нелетающих додо с о-вов Маврикий и Реюньон) (рис. 45);



Рис. 45. Додо, или дронг с о. Маврикий, вымерший в XVII веке
(no https://zen.yandex.ru/media/id/5ae63ea4256d5cf5602bb1e2/chnaia-kniga-obvinitelnyi-prigovor-cheloveku-5e45b0355c1f4e2533313d5e?feed_exp=tag_feed&from=feed&rid=758612584.420.1582847695111.56115)

- изъятия необходимых ресурсов, что является основной причиной вымирания насекомых и других мелких животных (например, санитарные рубки обуславливают отсутствие старых дуплистых деревьев, необходимых для птиц-дуплогнездников и насекомых, развивающихся в отмирающей сердцевине деревьев (сапроксильные насекомые); истребление редких растений ведет к исчезновению необходимой кормовой базы для специализированных членистоногих-фитофагов);
- так называемого «**разрушения местообитаний**», проявляющегося, например, в замене первичных растительных сообществ вторичными (в условиях Беларуси это замена вырубаемых широколиственных и еловых лесов сосновыми и мелколиственными);
- изменения климатических и микроклиматических условий (например, сброс холодной воды из водохранилищ крупных ГЭС ведет к исчезновению ниже плотин теплолюбивых видов рыб).

Меньшее внимание обращается на другую сторону антропогенной трансформации фауны – обогащение ее таксономического состава. Во-первых, она может осуществляться в форме прямой **интродукции** животных (целенаправленного привнесения) с последующей их **натурализацией** (адаптацией к обитанию и размножению в местных условиях). Для фауны европейской части России и Беларуси в качестве примера можно указать ондатру, американскую норку (рис. 46) и енотовидную собаку, которые были завезены с целью расширения ресурсов пушного зверя.



Рис. 46. Американская норка – интродуцент в Евразии, конкурент европейской норке, которая исчезает из мест своего бывшего распространения
(no https://photocentra.ru/work.php?id_photo=688082&id_auth_photo=27431)

Необходимо от интродукции отличать **реинтродукцию** – *вселение ранее истребленных или вымерших животных*. Например, успешным оказался опыт реинтродукции в ряде регионов Беларуси бобра и безуспешным – выхухоли. Во-вторых, может иметь место непреднамеренное антропохорное расселение животных. Так происходило расселение по всему миру домовых мышей и серых крыс, морской брюхоногий моллюск рапана из дальневосточных морей на днищах кораблей был занесен в Черное море, а колорадский картофельный жук с грузом картофеля – на атлантическое побережье Франции. Вместе с посадочным материалом очень многие фитофаги – вредители культивируемых растений попали в страны, где они ранее отсутствовали. Воспрепятствовать их распространению призваны мероприятия, организуемые службами карантина растений. В-третьих, деятельность человека может приводить к созданию условий (потенциальной ниши) для инвазии видов с сопредельных территорий. Так, насыпи транспортных магистралей служат своеобразными «коридорами» для расселения в области с влажным климатом ксерофильных форм, а культивирование интродуцированных растений создает предпосылки для расселения на новые территории связанных с ними фитофагов-вредителей (например, широкое использование в декоративных насаждениях размножаемой семенами желтой акации создало условия для расширения ареалов двух специализированных видов тлей, которые ранее были известны только для областей естественного произрастания этого растения в Сибири и Центральной Азии). Следует отметить, что масштабы антропогенной трансформации фауны в форме обогащения ее таксономического состава адвентивными (заносными) видами животных зачастую недооцениваются, тогда как в реальности могут быть значительными. Например, в настоящее время в фауне дендробионтных (развивающихся на древесных растениях) тлей Беларуси адвентивные формы составляют 17,5 % общего видового разнообразия этих насекомых в современной энтомофауне.

Таким образом, антропогенная трансформация фауны проявляется в форме выпадения из ее состава одних видов и пополнения другими. В целом, результаты интродукционной деятельности человека в отношении животных следует оценивать весьма критично. Вполне очевидно, что такие мероприятия должны иметь всестороннее научное обоснование.

Животное-вселенец, чтобы натурализоваться, – то есть войти в существующие сообщества, – должен:

- использовать не используемый аборигенами ресурс (такой как семена в городских условиях для сизых голубей, овечий помет в Австралии – для жуков-навозников);
- вытеснить аборигенов (так плацентарные млекопитающие потеснили сумчатых в Австралии);
- поделить нишу с аборигенами (например, водотоки с высокой плотностью американской норки практически не посещаются европейской норкой и хорьками);
- модифицировать свои требования к местообитанию (так в Латинской Америке адаптировавшиеся к обитанию в поселениях человека опоссумы стали экологическими аналогами крыс).

Значительное практическое значение имеет вопрос о путях формирования комплексов фитофагов – вредителей культивируемых растений. Во-первых, возможен их завоз вместе с растениями либо проникновение вслед за ними (примером может служить такой распространенный вредитель сельскохозяйственных крестоцветных культур как капустная тля). Во-вторых, большинство растений «автоматически» могут быть включены в круг кормовых объектов местными полифагами (например, луговой клоп и совка-гамма). В-третьих, неизбежен переход относительно специализированных фитофагов с близкородственных растений аборигенной флоры (большинство видов крестоцветных блошек).

Знание данных закономерностей позволяет корректно организовать процесс интродукции и введения в культуру растений, возделывание которых представляется перспективным.

Биотические связи и межвидовые популяционные взаимодействия

Между компонентами биоценоза существует множество прямых и косвенных связей, определяющих его структуру и направление потоков вещества и энергии. Профессор **В.Н. Беклемишев** предложил дифференцировать четыре основных типа биоценотических связей, определяющих положение вида в биоценозе.

Трофические связи предполагают питание животных одного вида живыми или мертвыми особями другого. Если один вид животных оказывает влияние на доступность кормовых ресурсов для другого вида, между ними существует косвенная трофическая связь (например, пасущийся скот

концентрирует вокруг себя кровососущих насекомых, что облегчает их добычу некоторыми птицами).

Топические связи предполагают создание одним видом условий для обитания другого вида организмов (кожа китообразных служит субстратом для поселения морских желудей; норы мышевидных грызунов заселяют шмели; колонии кораллов служат местом обитания множества животных).

Фабрические связи существуют между животными, использующими продукты жизнедеятельности другого вида (раки-отшельники, использующие для поселения раковины брюхоногих моллюсков; птицы, строящие гнезда из шерсти или пуха других животных; личинки ручейников, встраивающие в стенки своих домиков раковины моллюсков).

Форические связи выражаются в участии одного вида животных в распространении особей другого вида. Явление переноса животными спор, пыльцы, семян и плодов растений носит название **зоохории**. Покоящиеся яйца (эфипии) дафний цепляются за перьевой покров, а икра земноводных и рыб прилипает к конечностям водоплавающих птиц, в результате чего они могут быть перенесены в другой водоем. Транспортировку на теле мелких животных называют **форезией**. Особенно распространено это явление среди различных групп клещей (уропод, гамазовых и тироглифоидных). Их можно обнаружить на нижней поверхности тела и конечностях большинства экземпляров жуков-навозников и могильщиков. Подобное приспособление позволяет этим мелким членистоногим использовать удаленные ресурсы и заселять новые местообитания.

Нередко биотические связи имеют комплексный характер, а анализ позволяет вычленить из них отдельные составляющие. Например, обитающие в шерстяном покрове млекопитающих блохи связаны с хозяевами трофическими и топическими связями, а точащие ходы в пере птиц клещи – трофическими и фабрическими. Потребители экскрементов ленивцев (рис. 47), которые поселяются прямо в прямой кишке этих медлительных животных, связаны с ними фабрическими, топическими и форическими связями одновременно.

При совместном существовании животные разных видов могут оказывать друг на друга различные воздействия. Влияние может быть, как положительным, так и отрицательным, как обоюдным, так и односторонним. С учетом характера взаимоотношений выделяют различные формы взаимодействия между видами.



Рис. 47. Трехпалый ленивец – обитатель лесов северной части Южной Америки
(no <https://www.zoopicture.ru/samye-bezzubye/>)

Конкуренция – единственная форма межвидовых отношений, отрицательно сказывающаяся на обеих взаимодействующих сторонах. Возникает она при сосуществовании видов со сходными требованиями к условиям среды, использующих одни и те же ресурсы. Присутствие другого вида сокращает ресурсную базу, поэтому за имеющиеся ресурсы приходится соперничать.

Конкуренция – отрицательные межпопуляционные взаимодействия, возникающие вследствие ограниченности ресурса(ов). Выражается в снижении выживаемости, плодовитости и скорости популяционного роста в результате использования ресурса или непосредственного взаимодействия с особями другого вида. Межвидовую конкуренцию можно разделить на две основные формы. При активной форме конкуренции (**интерференция**) животные непосредственно (механически или химически) препятствуют нормальной жизнедеятельности особей конкурирующего вида. Такое соперничество может принимать жесткие формы, например, физического истребления особей

другого вида. Так, более крупные и энергичные американские норки нападают на не столь агрессивных и более слабых европейских норок и прогоняют их со своих территориальных участков, а иногда и загрызают их. Иногда имеют место так называемые **аллелохимические взаимодействия**, когда для подавления других видов используются химические вещества. Некоторые губки и асцидии выделяют вещества, которые губительно действуют на оседающих личинок других видов. При пассивной форме конкуренции (**эксплуатация**) особи взаимодействуют косвенно, через ресурс (уменьшение количества или снижение качества). Пассивная конкуренция не предполагает физического устранения соперника, он постепенно вытесняется вследствие меньшей эффективности в соревновании за наиболее интенсивную и полную эксплуатацию ресурсов. Например, в условиях Беларуси ранней весной барсуки питаются почти исключительно падалью. Енотовидные собаки просыпаются гораздо раньше барсуков и к моменту их выхода из нор утилизируют практически все имеющиеся ресурсы падали, а затем переходят на другие корма. Барсуки лишаются кормовых ресурсов в критичный для выживания период, и это отрицательно сказывается на их выживаемости.

В основе подобных взаимодействий лежит **принцип конкурентного исключения**, сформулированный академиком **Г. В. Гаузе**: *два вида, имеющие сходные требования к условиям существования, не могут совместно сосуществовать в течение длительного времени*. Разные виды не могут быть абсолютно идентичными по своим требованиям к окружающей среде и по потребностям в ресурсах. Вид, у которого обнаруживается хоть малейшее преимущество перед другим в конкретных условиях обитания, рано или поздно одержит первенство. В разных условиях результаты конкурентных взаимоотношений могут быть различными. Так, при совместном содержании обыкновенного (*Tribolium castaneum*) и малого (*Tribolium confusum*) мучных хрущаков при низких температурах и относительной влажности преимущество (вследствие бóльшей скорости размножения) имеет малый, при высоких температурах и влажности – обыкновенный хрущак. При промежуточных условиях исход зависит от случайных факторов – наличия вялотекущих заболеваний, генетической структуры исходных популяций и пр. Постоянные перемены условий обитания определяют постоянное изменение баланса в конкурентной борьбе. Этим объясняется так называемый планктонный парадокс, – нестабильность условий предопределяет возможность совместного сосуществования многих схожих форм планктонных организмов.

Избежать финала, предопределенного правилом Гаузе, можно путем разделения экологических ниш. В природе нередко близкие виды успешно сосуществуют длительное время, «не испытывая видимых неудобств» от этого. Такое становится возможным вследствие сложившихся различий в потребностях либо раздельного использования ресурсов благодаря трофической, топической и хронологической дифференциации. Так, обитающие совместно большой и длинноклювый бакланы различаются по составу пищи: первый питается придонными животными (камбала, креветки), второй ловит рыбу в поверхностном слое воды. Нередко имеет место хронологическая дифференциация: одни виды пустынных муравьев-охотников фуражируют ночью, другие – днем. Три американских вида наездников рода *Megarhyssa* различаются длиной яйцеклада самок (4, 8 и 11,5 см, соответственно) и откладывают яйца в личинок рогохвостов, находящихся в древесине на разной глубине. Однако межвидовые различия не могут автоматически подтверждать разделение ниш, а межвидовую конкуренцию нельзя изучить путем прямого описания межвидовых различий.

При асимметричных отрицательных взаимодействиях, таких как хищничество, паразитизм, аменсализм, только одна из популяций испытывает отрицательное воздействие.

Аменсализм – это такая форма биотических отношений, при которой одна популяция имеет отрицательные последствия взаимодействия, тогда как другая не испытывает ни положительных, ни отрицательных последствий.



Миксина, находясь в ограниченном объеме воды, выделяет столько слизи, что другие рыбы погибают. Под елью не растет или плохо растет трава.

Территориальный участок скунса (рис. 48) покидают не только хищники-конкуренты, но и индифферентные животные.

Рис. 48. Американский скунс – представитель семейства куньих, обладает мощной химической защитой благодаря специальным пахучим железам, расположенных в районе анального отверстия (*no* <https://animalzoom.ru/polosatyy-skuns>)

В основе отношений хищник–жертва, паразит-хозяин лежат трофические взаимодействия, имеющие для одной стороны положительные, для другой – отрицательные последствия.

Паразитами называют животных, питающихся за счет живых хозяев и одновременно использующих их для постоянного либо временного обитания. Паразиты обычно гораздо мельче хозяев.

Хищниками обычно называют животных, питающихся другими животными, которых они добывают, умерщвляют и потребляют за более-менее короткий промежуток времени. От типичного хищника мало отличается фитофаг, поедающий растения целиком (гусеницы подгрызающих совок, выедающие всходы; козы, выщипывающие дерновинки злаков вместе с узлами кущения). Как правило, хищники крупнее своих жертв, но есть и исключения (пираньи и крупные млекопитающие, хищные инфузории *Didinium* и инфузории-туфельки). По способу питания различают активное хищничество (акулы), собирательство (кулики), фильтраторство (усатые киты).

Промежуточный между паразитизмом и хищничеством вариант носит название **мерофагии**. При этом от жертвы за короткий промежуток времени без особой угрозы для ее жизни отторгается часть биомассы. Мерофагами являются кровососы, которые после потребления порции крови покидают жертву (рис. 49), а также копытные и листогрызущие насекомые, которые объедают растения, не уничтожая их целиком.



Рис. 49. Комар, напившийся крови хозяина
(no <https://grizun-off.ru/vidy-komarov-s-foto-i-nazvaniami-opisanie-i-osobennosti/>)

Как ни парадоксально, мерофаги могут оказывать и стимулирующее воздействие как на отдельные экземпляры прокормителей, так и популяцию этих организмов вообще. Например, изъятие до 10 % листовой поверхности растений картофеля приводит к повышению урожайности. Умеренное разрежение всходов ячменя подгрызающими вредителями компенсируется повышенной продуктивностью оставшихся растений.

Комменсализм – форма взаимоотношений между двумя видами организмов, когда один вид пользуется деятельностью другого, предоставляющего ему пищу либо жилище. Если особи одного вида используют в пищу остатки пищи животных другого вида, – это **нахлебничество**. Таковы взаимоотношения акул и рыб-прилипал, шакалов и более крупных хищников. Нередко животные служат другим убежищем. Мелкие рыбы могут прятаться в щупальцах медуз, актиний (рис. 50), в водном мешке голотурий, в парастомальной полости губок. Считается, что комменсализм был промежуточным этапом в переходе многих животных к паразитизму.



Рис. 50. Рыба-клоун скрывается от хищников между стекающих щупалец актинии

(no [https://www.pinterest.ru/pin/444871269416459691/?amp_client_id=CLIENT_ID\(&mweb_unauth_id={{default.session}}&simplified=true\)](https://www.pinterest.ru/pin/444871269416459691/?amp_client_id=CLIENT_ID(&mweb_unauth_id={{default.session}}&simplified=true)))

При **положительных мутуалистических взаимодействиях** пользу от них получают обе стороны. Возможными вариантами являются:

- **протокооперация**, когда виды способны к самостоятельному существованию (многие крабы и актинии получают взаимную пользу от сожительства, но вполне могут обойтись друг без друга);

- **облигатный мутуализм**, когда виды утрачивают способность к самостоятельному существованию.

Классический пример облигатного мутуализма – симбиотические отношения между жгутиконосцами отряда *Hypermastigina* и термитами. Жгутиконосцы нарабатывают целлюлитические ферменты, расщепляющие клетчатку. Термиты, как и большинство животных, не имеют таких ферментов и неспособны самостоятельно переваривать целлюлозу древесины. Насекомые, подвергнутые стерилизации пищеварительного тракта химическими препаратами, активно поедают древесину, однако демонстрируют явные симптомы голодания и вскоре погибают. В свою очередь, жгутиконосцы потеряли способность к свободному образу жизни. Таким образом, эти симбионты полностью зависимы друг от друга.

Нейтрализм – форма биотических отношений, когда сосуществующие виды не оказывают друг на друга ни положительного, ни отрицательного воздействия. Хороший пример – лось и белка, населяющие один лесной биотоп. Но зачастую при внешней индифферентности связь осуществляется через сообщество. Например, обитающие в кронах деревьев листогрызущие гусеницы и напочвенные слизни на первый взгляд никак между собой не связаны. Однако потребление листвы приводит к осветлению крон и облегчает циркуляцию воздуха, что ведет к снижению влажности поверхности почвы и ухудшению условий обитания влаголюбивых слизней. Ослабление деревьев способствует их заселению короедами и рогохвостами, что впоследствии приведет к еще большему осветлению крон и дальнейшему ухудшению условий жизни слизней. Эти примеры показывают, что определение характера межвидовых взаимоотношений требует тщательного исследования ситуации.

Функциональная структура экологических систем и положение в ней животных организмов

Биоценоз (биокомпонента экосистемы) связан с неорганической средой (геокомпонента экосистемы) потоками вещества и энергии. Из неживого окружения живые организмы получают информацию. В большинстве экосистем присутствуют три функционально различные группы живых организмов – **продуценты**, **консументы** и **редуценты**. Роль консументов в природных экосистемах выполняют главным образом животные. Они ускоряют и диверсифицируют потоки вещества и энергии, но их наличие не является обязательным. Бесконсументные системы, как правило, состоят из микроорганизмов.

Консументы делятся на порядки. К консументам 1 порядка относят растительноядных животных: гусениц, саранчу, коров, овец и пр. Консументы 2 порядка – хищники, поедающие растительноядных животных. Консументы более высоких порядков – сверххищники, питающиеся как растительноядными, так и, как минимум, хищными животными (рис. 51).

Экосистемы являются открытыми системами и обмениваются веществом и энергией с другими экосистемами Земли. Биосфера Земли также является открытой системой, поскольку получает энергию и вещество (в незначительных масштабах) из космоса и отдает космосу энергию и вещество (его «сдувает» с поверхности атмосферы солнечный ветер).

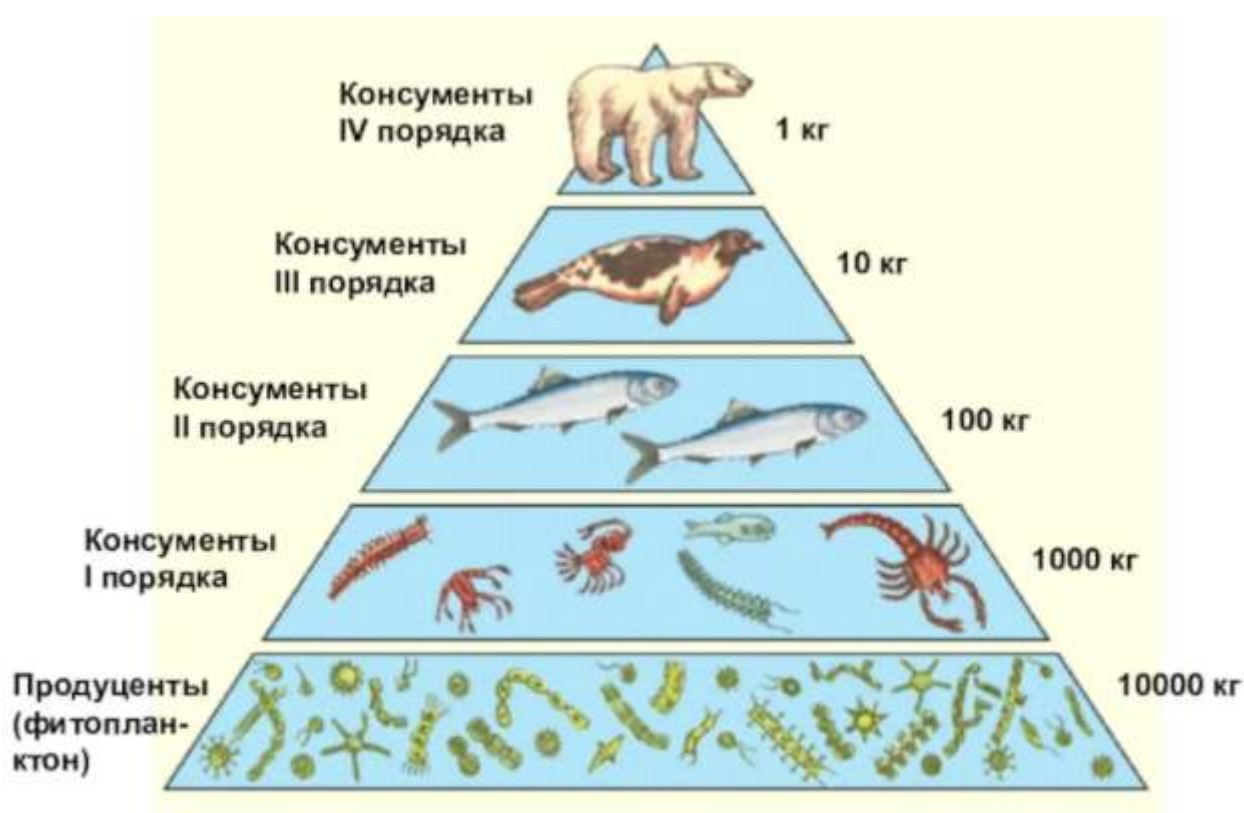


Рис. 51. Пример трофической пирамиды
(no <https://theslide.ru/uncategorized/bio-sistema-eko-tsenoz-geo>)

В некоторых типах экосистем вынос вещества за их пределы превышает внутренний круговорот, так что их стабильность поддерживается бóльшей частью поступлением вещества извне. Это ручьи, верховья рек, продуваемые горные склоны. В других случаях превалирует внутренний круговорот, а приток вещества незначителен, хоть и непременно имеет место (леса, луга, непроточные озера).

Экосистемная организация жизни является одним из необходимых условий ее существования. Запасы химических элементов – биогенов на планете в целом и на любом ее участке (территории или акватории) не безграничны. Например, в экваториальных тропических лесах 60–70 % биогенов сконцентрировано в биомассе. Эта доля была бы еще большей, если бы не деятельность консументов, которые «перерабатывают» живую органику в мертвую, которую редуценты тут же превращают в усваиваемые продуцентами формы биогенов. Таким образом, консументы обеспечивают постоянный приток усваиваемых биогенов, придавая последним характер неисчерпаемого во времени ресурса, и ускоряют круговорот вещества. Поддерживать такой круговорот способны только функционально различные группы организмов.

Функционально-экологическая дифференциация живых организмов и цикловая организация потока вещества в экосистемах – фундаментальное свойство жизни на Земле. Наряду с круговоротом вещества через экосистему течет поток энергии. *Последовательный ряд организмов, через который происходит перенос энергии при питании одних организмов другими, называется пищевой цепью.* Выделяют два основных типа пищевых цепей:

- **пастбищные цепи (цепи выедания или потребления)** начинаются с живых автотрофов-продуцентов (первый трофический уровень), затем идут консументы первого порядка, питающиеся продуцентами (второй трофический уровень); консументы второго порядка, питающиеся консументами первого порядка (третий трофический уровень) и т. д.;

детритные цепи (цепи разложения) начинаются с мертвой органики (детрита), которую потребляют животные или микроорганизмы, которыми в свою очередь питаются другие животные – консументы разных порядков (рис. 51, 52).

Пищевые цепи в реальности не изолированы одна от другой, а многократно соединяются и разветвляются, образуя **пищевые сети** (рис. 53).

Организмы, получающие энергию Солнца через одинаковое число ступеней-переходов, считаются принадлежащими к одному трофическому уровню. Популяция конкретного вида животных может занимать один или несколько трофических уровней. Например, человек одновременно является консументом первого и второго порядков, а поток энергии распределяется между вторым и третьим трофическим уровнями пропорционально соотношению растительной и животной пищи в рационе.



Рис. 52. Примеры пастбищных и детритных цепей питания (*по <https://present5.com/bilety-dlya-gosudarstvennoj-itogovoj-attestacii-vypusnikov-biologoximicheskogo-fakulteta/>*)

Поглощенная организмом пища усваивается (ассимилируется) не полностью, неусвоенная часть выводится во внешнюю среду в виде экскретов и может вовлекаться в иные пищевые цепи. Уровень усвоения пищи зависит от ее характера и эффективности работы пищеварительной системы животного, варьируя от 12–20 % у сапрофагов до 75–80 % у плотоядных хищников и гематофагов. Полученные вещество и энергия направляются на прирост (продукцию) биомассы, расходуются в результате осуществления всех видов активности или выводятся из организма в форме экскретов. Итоговый уровень эффективности использования пищи отражает коэффициент продукции. Он выше у растущих особей или малоактивных животных и ниже у взрослых особей или высокоактивных форм.

При каждом акте передачи вещества (поедании пищи), соответствующему переходу на следующий трофический уровень, большая часть (75–95 %) запасенной энергии теряется. Следующему потребителю может поступить лишь та энергия, которая заключена в органическом веществе поедаемого организма. Таким образом, при каждом переходе к следующему трофическому уровню запасенная потенциальная энергия уменьшается

примерно на порядок и стремительно иссякает при продвижении по пищевой цепи. Поэтому трофические цепи редко объединяют более 6–7 трофических уровней, обычно насчитывая лишь 4–5 звеньев.

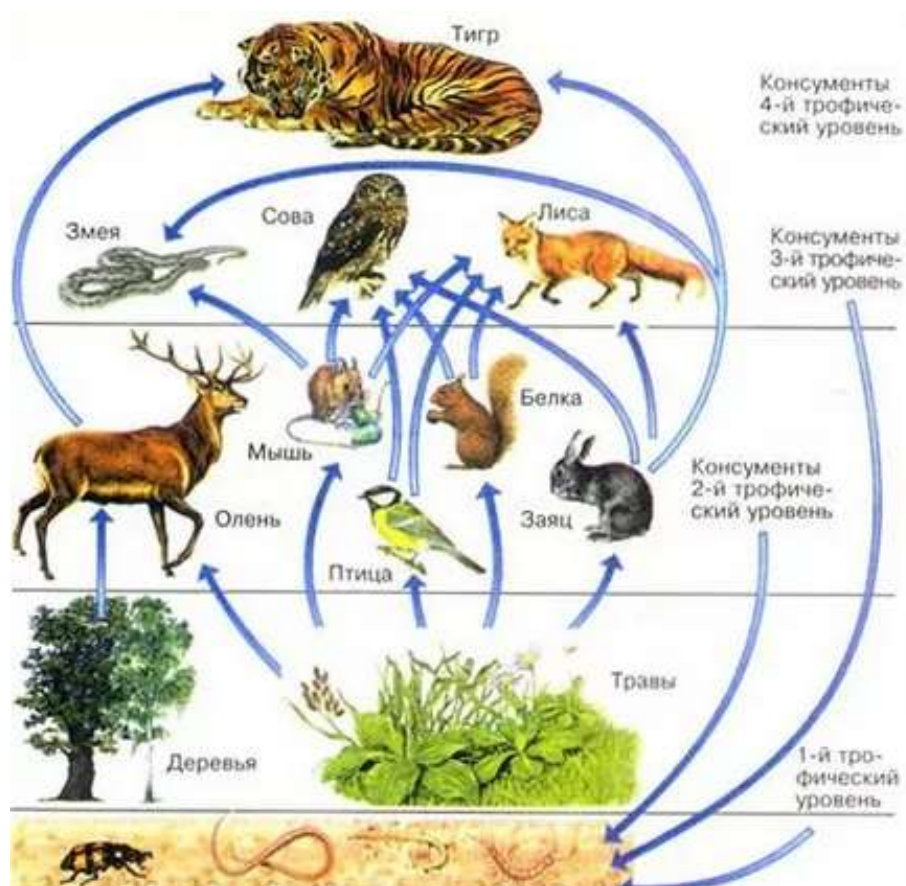


Рис. 53. Пример пищевой сети в лесном биоценозе

(no <http://900igr.net/prezentacija/okruzhajuschij-mir/tema-soobschestva-246249/funktsionalnye-gruppy-organizmov-v-soobschestve-14.html>)

Знание закономерностей, определяющих энергетическую эффективность экосистем, позволяет разрабатывать правильную стратегию и оптимальную тактику использования природных ресурсов и культивирования животных организмов для получения биомассы без угрозы разрушения среды обитания.

Правила пирамид:

1. Количественные соотношения первичной и вторичной продукции отражают правило пирамиды продукции.
2. В большинстве наземных экосистем действует также правило пирамиды биомасс, т.е. суммарная масса растений больше, чем биомасса всех травоядных, а та превышает массу хищников. Исключение – морские

экосистемы, существующие за счет высокого прироста массы первичной продукции.

- В тех трофических цепях, где передача энергии происходит через связи «хищник – жертва», часто выдерживается правило пирамиды чисел, или правило Элтона: общее число особей, участвующих в цепях питания, с каждым звеном уменьшается (рис. 54).

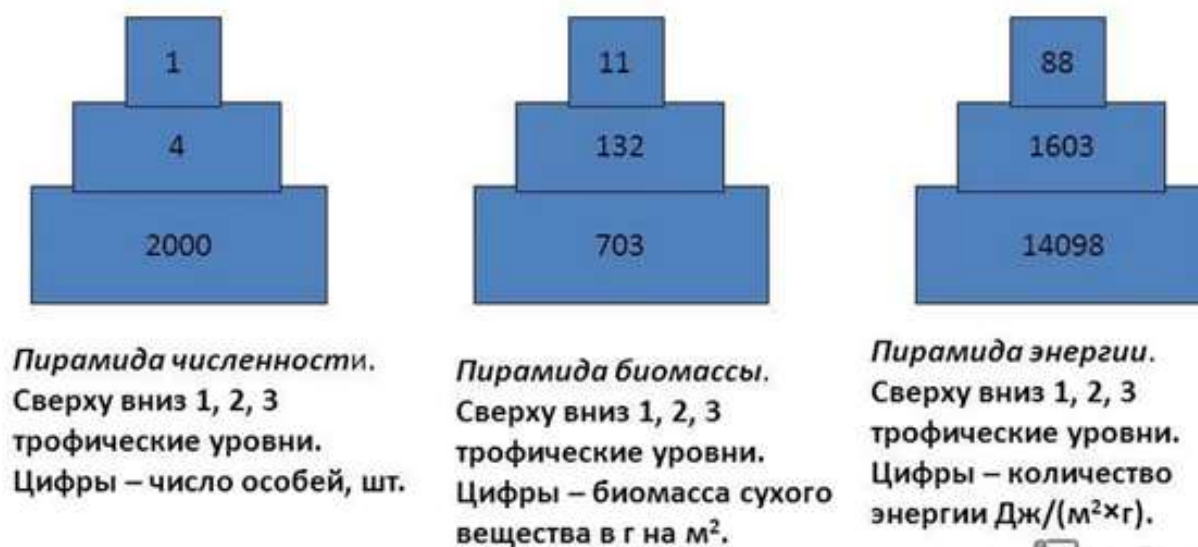


Рис. 54. Примеры экологических пирамид

Увеличение биологической продуктивности экосистем и, особенно, вторичной продукции, является одной из основных задач человечества.

Динамика экосистем

Биоценоз динамичен. Все изменения в нем можно отнести к 2-м основным типам: *циклические* и *поступательные*.

- Циклические изменения – отражают суточную, сезонную, многолетнюю периодичность внешних условий и проявления эндогенных ритмов организмов.
- Поступательные изменения – приводят к смене одного сообщества другим, с иным набором доминантных видов. Причины могут быть внешние (иссушение, вытаптывание и др.), т.е. экзогенетические. Если происходит упрощение структуры сообщества, обеднение состава – подобные смены называются *дигрессиями*. Эндогенетические смены возникают в результате процессов, происходящих внутри сообщества.

Закономерный направленный процесс изменения сообществ в результате взаимодействия живых организмов между собой и окружающей их абиотической средой, называют сукцессией. В ходе сукцессии на основе конкурентных взаимодействий видов, происходит постепенное формирование более устойчивых комбинаций, соответствующих конкретным абиотическим условиям среды (формирование биоценоза песчаной пустыни, например).

Первичные сукцессии начинаются на лишенных жизни местах (скалах, обрывах, наносах рек, сыпучих песках и т.д.). Продолжаются ~1000-1500 лет.

Вторичные сукцессии – восстановительные смены биоценозов (на вырубках, пожарищах, пашне и т.д.). Продолжаются ~100-150 лет.

Замена аллогенной сукцессии на восстановительную автогенную сукцессию

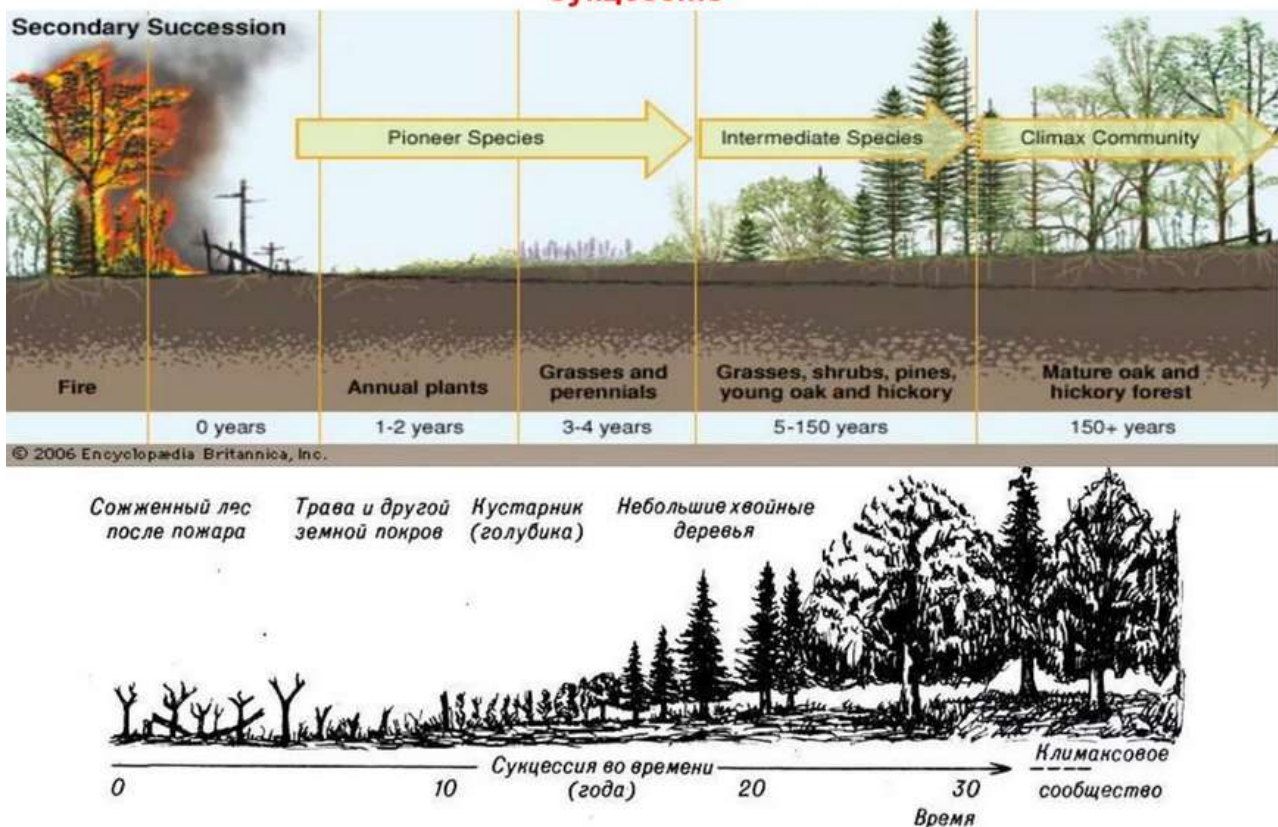


Рис. 55. Пример смены первичной (аллогенной) сукцессии на вторичную (автогенную), произошедшую в результате лесного пожара
(no <https://en.ppt-online.org/480157>)

Процесс сукцессии состоит из нескольких этапов:

1. возникновение незанятого жизненного участка;
2. миграция на него различных организмов или их зачатков;
3. приживания их на данном участке;

4. конкуренция их между собой;
5. преобразования живыми организмами местообитания с постепенной стабилизацией условий и отношений.

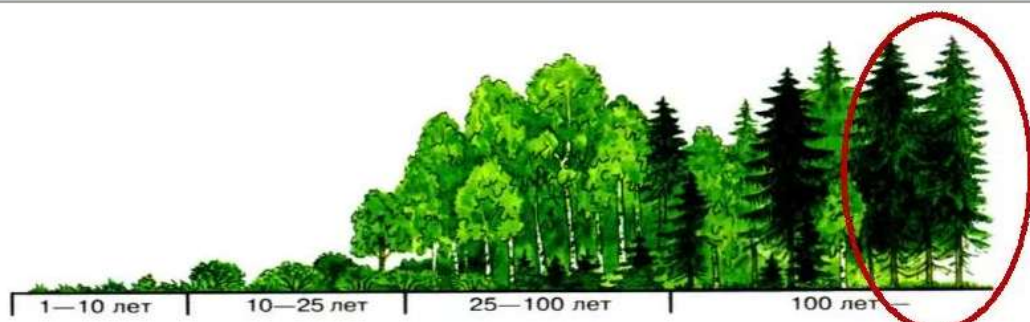
Конечным итогом сукцессии является формирование относительно устойчивой стадии – климаксного сообщества, то есть наступление стадии климакса (рис. 55).

Климаксное сообщество — устойчивое сообщество, которое находится в равновесии со средой и является завершающей стадией сукцессии. Оно характеризуется равновесием между животными, растениями и окружающей средой и без вмешательства извне может сохраняться неопределённо долгое время. В нём животные и растения максимально взаимосвязаны и взаимозависимы.

Климаксовое растительное сообщество (Климакс)

(от греч. *klímax* — лестница),
конечная (кульминационная) стадия развития (сукцессии) экосистемы в условиях данной области.

термин, введен Ф. Клементсом (1916)



БИОСФЕРА

В середине XVIII в. французский врач Ф. Вик-д'Азир выразил мысль о связи жизни со всей окружающей средой. Впервые концепцию существования единой оболочки, в пределах которой существуют живые организмы или продукты их жизнедеятельности, вывел французский естествоиспытатель Ж. Б. Ламарк в начале XVIII в. В середине второй половины XIX в (1875 г.) другой ученый, австрийский геолог, Э. Зюсс, ввел в обращение термин «биосфера».

Согласно терминологии Э. Зюсса, *биосфера – это «тонкая пленка жизни», окутывающая земную поверхность и определяющая ее облик.*

В 1920-х годах В.И. Вернадский впервые создает «учение о геологической роли живых организмов», показав, что деятельность живых существ является главным фактором преобразования земной коры.

Биосферой Вернадский назвал *ту область нашей планеты, в которой существует или когда-либо существовала жизнь, и которая постоянно подвергается или подвергалась воздействию живых организмов.*

Современное понятие БИОСФЕРЫ можно трактовать по-разному, но вот один из возможных его вариантов:

Биосфера — (от греч. *bios* жизнь и *сфера*) область активной жизни, охватывающая нижнюю часть атмосферы, гидросферу и верхнюю часть литосферы. В биосфере живые организмы (живое вещество) и среда их обитания органически связаны и взаимодействуют друг с другом.

Участие каждого отдельного организма в геологической истории Земли ничтожно мало. Однако живых существ на Земле бесконечно много, они обладают высоким потенциалом размножения, активно взаимодействуют со средой обитания и представляют в своей совокупности особый, глобальных масштабов фактор, преобразующий верхние оболочки Земли.

Всю совокупность организмов на планете Вернадский назвал живым веществом, рассматривая в качестве его основных характеристик суммарную массу, химический состав и энергию.

Косное вещество по Вернадскому – совокупность тех веществ в биосфере, в образовании которых живые организмы не участвуют (базальты, граниты и пр.). Хороший пример – извержение лавы на поверхность земли.

Биогенное вещество создается и перерабатывается живыми организмами. Это источник чрезвычайно мощной потенциальной энергии (каменный уголь, битумы, известняки, нефть...).

Биокосное вещество создается в биосфере одновременно живыми организмами и косными процессами, представляя системы динамического равновесия тех и других (почва, атмосфера, вода). Организмы в биокосном веществе играют ведущую роль.

Современные исследователи считают биосферу крупнейшей экосистемой планеты, поддерживающей глобальный круговорот веществ.

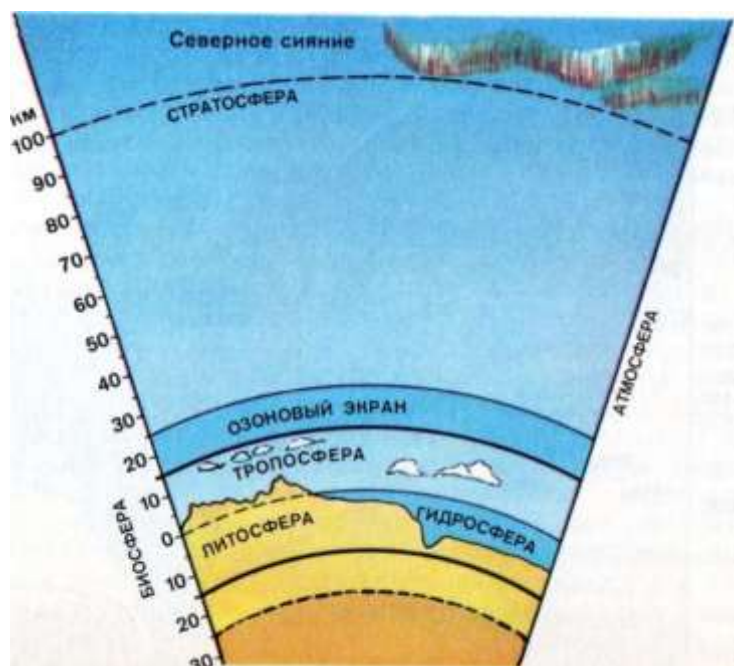
Современная жизнь распространена в верхней части земной коры (литосфере) – нижняя ее граница углубляется в литосферу, на глубину от 3,5 до 7,5 км, в среднем около 4 км. Глубже под влиянием высоких температур, определяемых близостью раскаленного ядра, происходит денатурация белковых структур. Однако максимальная концентрация живой материи приходится на глубину до нескольких метров под поверхностью земли. В атмосфере жизнь найдена до высоты 25-27 км, но большая ее часть концентрируется до высоты 15-20 км, где над озоновым экраном жизнь уничтожается ультрафиолетовым излучением Солнца. В водной оболочке живые организмы распространены до глубины 11 км (гидросфера). Это глубина Марианской впадины – самого глубокого места Мирового океана.

Слои и оболочки биосферы

Чтобы понять масштабы обитаемой оболочки Земли, нужно знать, из чего состоит биосфера. Оболочка имеет сферическую форму и полностью окружает планету, создавая тесную связь экосистем. Морфологическая структура биосферы представлена следующими слоями (рис. 56):

- атмосфера;
- литосфера;
- гидросфера.

Рис. 56. Схема слоев (оболочек) Земли, составляющих биосферу
(no <https://infourok.ru/prezentaciya-po-geografii-na-temu-obolochki-zemli-klass-3657755.html>)



Оболочки Земли

Атмосфера

- это воздушное пространство вокруг Земли, состоит из азота, кислорода, водяных паров и других газов. Благодаря атмосфере на нашей планете возникла жизнь. Растениям, животным и человеку для дыхания необходим кислород, который они получают из атмосферы.

Гидросфера

Моря, океаны, реки, озера, водохранилища, ледники образуют гидросферу — водную оболочку Земли. Без гидросферы жизнь на нашей планете была бы невозможна (тело человека на 65% состоит из воды!).

Литосфера

Литосфера — это твердая оболочка Земли, суша и дно океанов, ее образуют горные породы и минералы, геологи называют её земной корой.

С биосферой соприкасаются внешние слои, в которые живые организмы попадают только лишь случайным образом. Под литосферой расположена *метабиосфера*, которая сформирована ранее существовавшими в ней живыми формами, но необитаемая в настоящее время. Верхняя часть атмосферы — *парабиосфера*. В этом пространстве организмы могут существовать условно, не размножаясь и не доживая до естественной гибели.

В глобальном понимании, во всех этих слоях земного пространства происходит или когда-то происходило воздействие живой среды на неживую. Общее название всех оболочек — *мегабиосфера*. С учетом деятельности человека в околоземном пространстве (космической экспансии), конгломерат слоев называют *панбиосферой*.

Атмосфера (воздушная оболочка)

Газовая прослойка, в состав которой входят кислород, азот, двуокись углерода, является неотъемлемой частью биосферы. Химические соединения отвечают за дыхательные процессы и переход мертвой органики в минералы, формируют биомассу, участвуют в фотосинтезе. Атмосфера защищена озоном, слой которого защищает живые формы от воздействия губительного УФ излучения.

Верхний слой – **экзосфера** достигает высоты в 3000 км над уровнем Земли (рис. 57).

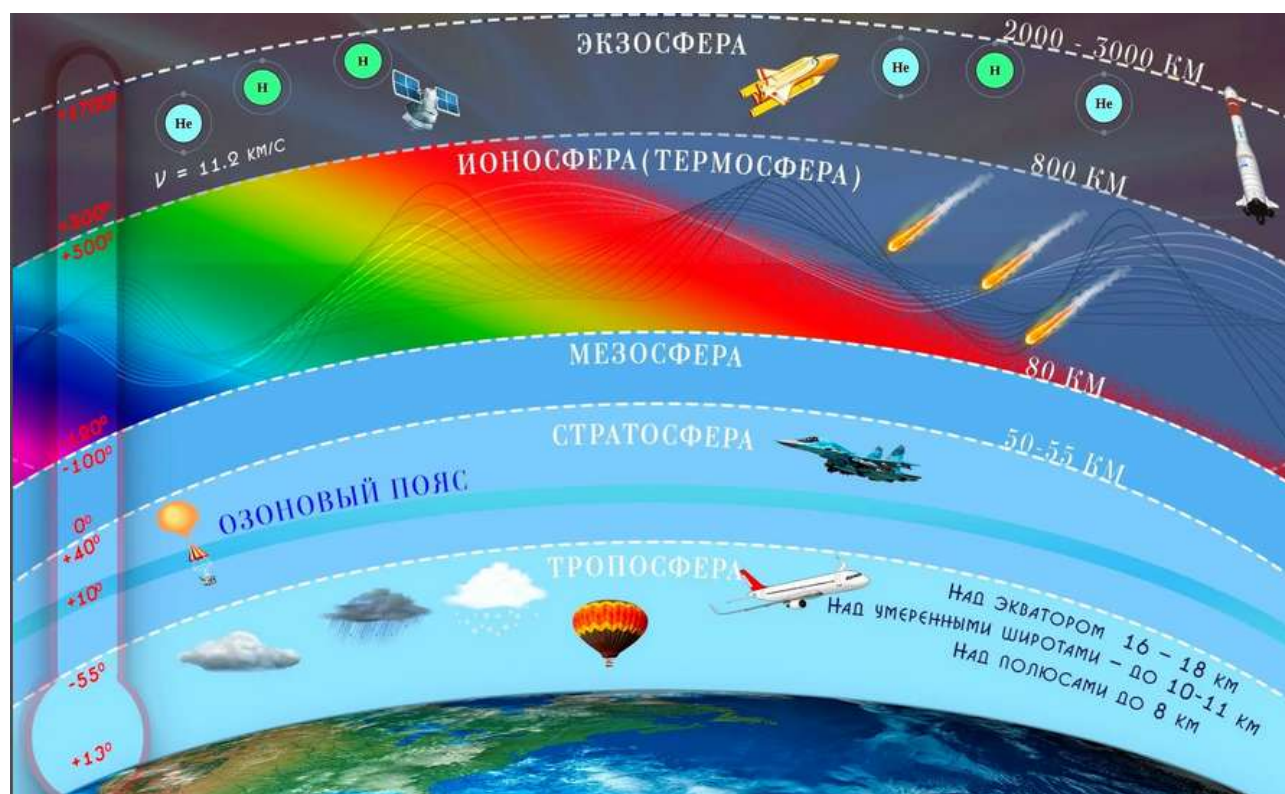


Рис. 57. Схема слоев атмосферы – газовой оболочки Земли
(no <https://kipmu.ru/kosmos/amp/>)

Литосфера (твердая оболочка)

Один из слоев биосферы – **литосфера**, которая объединяет земную кору и часть мантии. Жизненные формы распространены только в верхнем слое грунта. Бактерии обнаруживаются на глубине 2-3 м под поверхностью (в отдельных случаях обнаружены микроорганизмы на глубине до 4 км). Почвенный слой сформирован из минеральных и органических останков биомассы. В новом цикле роста жизненные формы получают питание из почвы, затем удобряют ее в течение жизни, а также после гибели.

Мантия Земли состоит из нескольких слоев, отличающихся температурой и свойствами (рис. 58). Она расположена непосредственно под корой и выше ядра. В ней находится большая часть вещества Земли. Земная мантия находится в диапазоне от 30 до 2900 км от земной поверхности. Мантия занимает около 80% объема Земли. Процессы, идущие в мантии, оказывают непосредственное влияние на земную кору и поверхность земли, они являются причиной

движения континентов, вулканизма, землетрясений, горообразования и формирования рудных месторождений. Всё больше свидетельств того, что на саму мантию активно влияет металлическое ядро Земли.

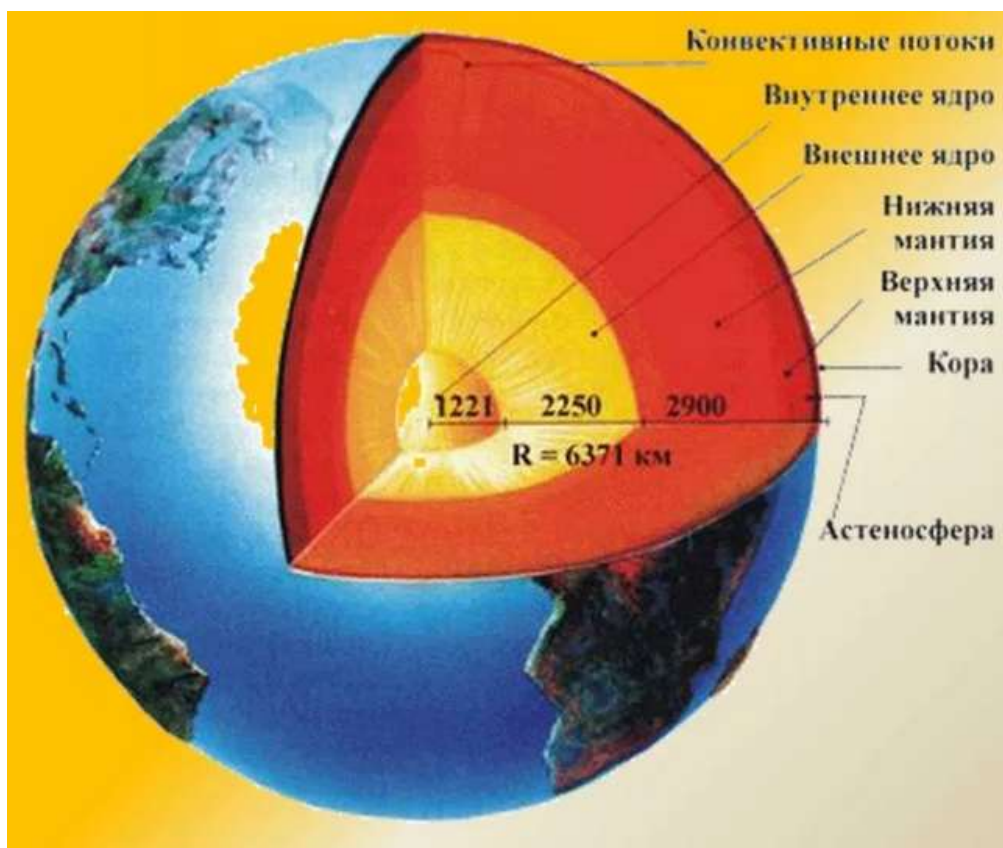


Рис. 58. Внутреннее строение Земли
(no <https://dogcatdog.ru/cto-takoe-severnoe-sianie-aurora-borealis/>)

Гидросфера (водная оболочка)

Гидросфера содержит в себе все водные запасы на планете, включая снеговой и ледяной покровы, водяной пар, донные отложения. Солёные океанические воды составляют 96,4 % объёма гидросферы, воды ледников — 1,86 %, подземные воды — 1,68 %, а поверхностные воды суши — немногим более 0,02 %. Океаны покрывают около 71 % земной поверхности. Средняя их глубина составляет 3800 м, а максимальная (Марианская впадина в Тихом океане) — 10 994 метра.

Вода, из которой состоит этот слой биосферы – главное условие для существования углеродных форм жизни и растений. Большая часть животной органики поглощает и выделяет энергию именно в воде. Происходит

круговорот воды в природе (рис. 59). Можно утверждать, что круговорот воды в природе происходит как гидрологический цикл по схеме: океан — атмосфера — суша — океан. Он представляет собой замкнутую цепь, каждое из звеньев которой имеет свои особенности.



Рис. 59. Схема круговорота воды в природе
(no <https://infourok.ru/voda-i-eyo-svoystva-1836923.html>)

Живое вещество перераспределяет атомы в биосфере. Многие организмы могут накапливать (концентрировать) в себе определенные элементы. Например, литотамниевые водоросли содержат до 10% магния, в раковинах плеченогих до 20% фосфора, в серных бактериях до 10% серы. Отмирая и захораниваясь в массе, они образуют залежи соединений — известняки, бокситы, фосфориты, осадочные железные руды и т.п. Все это используется человеком как полезные ископаемые.

Основные функции биосферы

1. Газовая – газообмен: фотосинтез и дыхание; восстановление (N , H_2S). Эта функция обуславливает миграцию газов и их превращения, обеспечивает газовый состав биосферы. Преобладающая масса газов на Земле имеет биогенное происхождение. В процессе функционирования живого вещества создаются основные газы: азот, кислород, углекислый газ, сероводород, метан и др.
2. Концентрационная – поглощение и избирательное накопление живым веществом химических элементов из окружающей среды. Благодаря этой функции живые организмы могут служить для человека источником как полезных (витаминов, аминокислот), так и опасных для здоровья веществ (тяжелых металлов, радиоактивных элементов, ядохимикатов).
3. Окислительно-восстановительная или деструктивная функция – окисление и восстановление веществ в живых организмах – образование солей, оксидов и т.д. Она состоит в разложении, минерализации мертвого вещества, в химическом разложении горных пород, вовлечении образовавшихся минералов в биотический круговорот. Специальная группа организмов (редуцентов) деструкторов разлагает мертвое органическое вещество до простых неорганических соединений: углекислого газа, воды, сероводорода, метана, аммиака, которые затем вновь используются в начальном звене круговорота.
4. Биохимическая – совокупность обменных реакций, обеспечивающих жизнедеятельность организма. Ее роль заключается в преобразовании физико-химических параметров среды (литосферы, гидросферы, атмосферы) в условия, максимально подходящие для существования живых организмов. В результате образовался покров осадочных пород, был преобразован газовый состав атмосферы, изменился химический состав вод первичного океана, возник почвенный покров на поверхности суши.
5. Энергетическая функция – передача энергии по трофическим цепям; сохранение энергии в горючих полезных ископаемых: торфе, угле, газе и нефти.

Основные свойства биосферы

- Централизованная система.
- Открытая система.
- Саморегулирующаяся система.
- Характеризуется большим разнообразием.
- Наличие механизмов, обеспечивающих круговорот веществ.

Ноосфера

Ноосféра (от др.-греч. νοῦς «разум» + σφαῖρα «шар»; дословно «сфера разума») — сфера взаимодействия общества и природы, в границах которой разумная человеческая деятельность становится определяющим фактором развития (эта сфера обозначается также терминами «антропосфера»).

Ноосфера — предположительно новая, высшая стадия эволюции биосферы, становление которой связано с развитием общества, оказывающего глубокое воздействие на природные процессы.

Согласно В.И. Вернадскому, *«в биосфере существует великая геологическая, быть может, космическая сила, планетное действие которой обычно не принимается во внимание в представлениях о космосе... Эта сила есть разум человека, устремленная и организованная воля его как существа общественного»*.

Понятие «ноосфера» было предложено профессором математики Сорбонны Эдуардом Леруа, который трактовал её как «мыслящую» оболочку, формирующуюся человеческим сознанием. Э. Леруа подчёркивал, что пришёл к этой идее совместно со своим другом — геологом и палеонтологом-эволюционистом, и католическим философом Пьером Тейяром де Шарденом. При этом Леруа и Шарден основывались на лекциях по геохимии, которые в 1922/1923 годах читал в Сорбонне Владимир Иванович Вернадский.

В.И. Вернадский сформулировал следующие 12 условий ноосферы в будущем:

1. Заселение человеком всей планеты.
2. Резкое преобразование средств связи и обмена между разными странами.
3. Усиление связей, в том числе политических, между государствами Земли.
4. Преобладание геологической роли человека над другими геологическими процессами, протекающими в биосфере.
5. Расширение границ биосферы и выход в Космос.
6. Открытие новых источников энергии.
7. Равенство людей всех рас и религий.
8. Увеличение роли народных масс в решении вопросов и внутренней политики.
9. Свобода научной мысли и научного искания от давления религиозных, философских и политических построений и создание в общественном и государственном строе условий, благоприятных для свободной научной мысли.
10. Подъём благосостояния трудящихся. Создание реальной возможности не допустить недоедания, голода, нищеты и ослабить влияние болезней.
11. Разумное преобразование первичной природы Земли с целью сделать способной удовлетворять все материальные, эстетические и духовные потребности численно возрастающего населения.
12. Исключение войн из жизни человечества.

Вернадский утверждал, что человечество в ходе своего развития превращается в новую мощную «геологическую силу», своей мыслью и трудом преобразующую лик планеты. Соответственно, оно в целях своего сохранения должно будет взять на себя ответственность за развитие биосферы, превращающейся в ноосферу, а это потребует от него определённой социальной организации и новой, экологической и одновременно гуманистической этики. В.И. Вернадский писал о «ноосфере» как о состоявшейся реальности, и как о неотвратимом будущем: *«Биосфера не раз переходила в новое эволюционное состояние... Это переживаем мы и сейчас, за последние 10—20 тысяч лет, когда человек, выработав в социальной среде научную мысль, создаёт в биосфере новую геологическую силу, в ней не бывалую. Биосфера перешла или, вернее, переходит в новое эволюционное состояние — в ноосферу — перерабатывается научной мыслью социального человека».*

В то же время, теория Ноосферы критикуется рядом ученых как утопическая прорелигиозная теория, равная, например, теории построения Коммунизма на Земле.

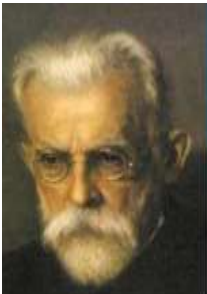
Значение теории Ноосферы заключается в признании новой геологической силы, которая изменит биосферу Земли и выйдет в космическое пространство, что уже и происходит. Человек возлагает на себя огромную ответственность за состояние живой оболочки нашей планеты.

Ноосфера Вернадского

Ноосфера (от греч. noos - разум) - это биосфера, разумно управляемая человеком. Ноосфера является высшей стадией развития биосферы, связанной с возникновением и становлением в ней цивилизованного общества, с периодом, когда разумная деятельность человека становится главным фактором развития на Земле.



Ноосфера



- это современная биосфера, частью которой является человечество.
- «Человечество, взятое в целом – писал Вернадский – становится мощной геологической силой. И перед ним, перед его мыслью и трудом, становится вопрос о перестройке биосферы в интересах свободно мыслящего человечества как единого целого. Это новое состояние биосферы, к которому мы, не замечая этого, приближаемся, и есть ноосфера...»

ЗАКОНЫ (ПРАВИЛА) ЭКОЛОГИИ

ЗАКОН ДАВЛЕНИЯ СРЕДЫ ЖИЗНИ, ИЛИ ЗАКОН ОГРАНИЧЕННОГО РОСТА ДАРВИНА. Гласит, что потомство одной пары особей, размножаясь в геометрической прогрессии, стремится заполнить весь земной шар. Но имеются ограничивающие силы, не допускающие этого явления.

ЗАКОН ВОЗВРАТА ЛИБИХА. Суть его в том, что урожай зависит от возврата среде жизненно необходимых факторов, использованных организмом. Открытие этого закона способствовало прогрессивному повышению плодородия почвы. К. А. Тимирязев и Д. Н. Прянишников назвали этот закон величайшим приобретением науки.

ЗАКОН МИНИМУМА, МАКСИМУМА И ОПТИМУМА ФАКТОРОВ ВИЛЬЯМСА. Гласит, что наибольший урожай осуществим при среднем оптимальном наличии фактора, при минимальном и максимальном значениях фактора урожай неосуществим. Этот закон подчеркивает особое значение оптимальных доз минеральных удобрений, так как их избыток может оказаться вредным. Это важное положение, так как из закона Либиха это не вытекало.

ПРИНЦИПЫ А. Г. БАННИКОВА:

1 — основное направление охраны природы — охрана в процессе ее использования; 2 — комплексный подход к использованию природных ресурсов; 3 — региональный подход к расходованию природных ресурсов.

ПРИНЦИПЫ А. ЛЕОПОЛЬДА:

1 — за все надо платить; 2 — все куда-то движется; 3 — все взаимосвязано. Смысл первого принципа вполне очевиден, второй принцип, выражающий, по существу, закон сохранения массы и энергии, заключается в том, что результаты наших предполагаемых конкретных действий необходимо анализировать еще до того, как с их помощью будут достигнуты желаемые цели.

ПРАВИЛО ЗАТУХАНИЯ ПРОЦЕССОВ — насыщающиеся системы с увеличением степени равновесности с окружающей их средой или внутреннего гомеостаза характеризуются затуханием в них динамических процессов. Например, темпы размножения акклиматизированных организмов по мере насыщенности сообщества затухают.

ПРИНЦИП НАПРАВЛЕННОСТИ ЭВОЛЮЦИИ (Л. Онсагера), или ЗАКОН МИНИМУМА ДИССИПАЦИИ (рассеивания) ЭНЕРГИИ — при вероятности развития процесса в некотором множестве направлений. допускаемых началами термодинамики, реализуется то, которое обеспечивает минимум диссипации энергии (или минимум роста энтропии). Т.е. эволюция всегда направлена на снижение рассеивания энергии, на ее неравномерное распределение (полная энтропия — абсолютно равномерное распределение энергии).

ПРАВИЛО УСКОРЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ – с ростом сложности организации биосистем продолжительность существования вида в среднем сокращается, а темпы эволюции возрастают.

ПРАВИЛО ЭКВИВАЛЕНТНОСТИ В РАЗВИТИИ БИОСИСТЕМ – биосистемы способны достигнуть конечного (финального) состояния (фазы) развития независимо от степени нарушения начальных условий своего развития.

ПРИНЦИП ПРЕАДАПТАЦИИ – организмы занимают все новые экологические ниши благодаря генетической преадаптации.

ПРАВИЛО ГЛОГЕРА — географические расы животных в теплых и влажных регионах пигментированы сильнее (т. е. особи темнее), чем в холодных и сухих. В сильно загрязненных местах наблюдается так называемый индустриальный меланизм – потемнение животных, поэтому число исключений из П. Г. в последние годы резко увеличилось. И. Г. имеет большое значение и систематике животных и их экологии.

ПРАВИЛО ЗАМЕЩЕНИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ (В.В. Алёхина) — любое условие среды в некоторой степени может замещаться другим, следовательно, внутренние причины экологических явлений при аналогичном внешнем эффекте могут быть различными. Напр., климатические факторы могут замещаться биотическими – вечнозеленые виды южных растений в более континентальном климате способны расти в подлеске под защитой верхних ярусов (т. е. в создаваемом ими биоклимате).

ПРАВИЛО ДАРЛИНГТОНА – уменьшение площади острова и 10 раз сокращает число живущих на нем видов (амфибий и рептилий) вдвое. П. Д. необходимо учитывать при определении необходимого размера природной особо охраняемой территории.

ПРАВИЛО ДЕМОГРАФИЧЕСКОГО НАСЫЩЕНИЯ – количество народонаселения всегда соответствует максимальной возможности поддержания его жизнедеятельности, включая все аспекты сложившихся потребностей человека. В отличие от других видов живого социальный человек создает эколого-социальное давление на природу особого рода, включающее удовлетворение всего комплекса его потребностей, далеко выходящих за биологические рамки.

ПРАВИЛО ДЕСЯТИ ПРОЦЕНТОВ – среднемаксимальный переход с одного трофического уровня экологической пирамиды на другой 10% (от 7 до 17%) энергии (или вещества в энергетическом выражении), как правило, не ведет к неблагоприятным для экосистемы (и теряющего энергию трофического уровня) последствиям.

ПРАВИЛО ИНТЕГРАЛЬНОГО РЕСУРСА – при использовании конкретных природных систем конкурирующие отрасли хозяйства неминуемо наносят ущерб друг другу тем сильнее, чем значительнее они изменяют совместно эксплуатируемый экологический компонент или всю экосистему в целом. Напр., в водном хозяйстве гидроэнергетика, транспорт, коммунальное

хозяйство, орошаемое земледелие и рыбная промышленность связаны таким образом, что в наименее выигрышном положении оказывается промысел рыбы. Чем полнее гидроэнергетическое использование вод, тем сложнее ведение др. отраслей водного хозяйства; развитие водного транспорта осложняет др. способы использования воды, разбор ее на орошение также вызывает затруднения в сопряженных формах эксплуатации вод.

ПРАВИЛО МАКСИМАЛЬНОГО «ДАВЛЕНИЯ ЖИЗНИ» – организмы размножаются с интенсивностью, обеспечивающей максимально возможное их число. «Давление жизни» ограничено емкостью среды и действием правил взаимоприспособленности, внутренней непротиворечивости и соответствия среды генетической предопределенности организма. Если генетические возможности вида близки к исчерпанию, он сначала делается малочисленным (следует учитывать отсутствие или наличие фактора истребления), а затем вымирает. Необходимо принимать во внимание волны численности, могущие ввести в заблуждение.

ПРАВИЛО МЕРЫ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ПРИРОДНЫХ СИСТЕМ – в ходе эксплуатации природных систем нельзя переходить некоторые пределы, позволяющие этим системам сохранять свойство самоподдержания (самоорганизации и саморегуляции). Надсистема высокого уровня иерархии может поддерживать некоторые подсистемы разрушенной системы низшего уровня, но не восстанавливать их. Напр., черноземы, возникшие в результате зонального биогеоценотического процесса в лугостепях и лесостепях с их распашкой, зонально поддерживаются, но постепенно деградируют, сохраняя при этом тенденцию к восстановлению лишь при создании естественных условий их образования.

ПРАВИЛО «МЯГКОГО» УПРАВЛЕНИЯ ПРИРОДОЙ — «мягкое» (опосредованное, направляющее, восстанавливающее экологический баланс) управление природными процессами способно вызвать желательные природные цепные реакции и потому социально-экономически предпочтительнее «жесткого», техногенного управления. «Мягкое» управление направлено на восстановление естественной продуктивности экосистем и ее повышение путем целенаправленного использования объективных законов природы, позволяет направлять природные цепные реакции в благоприятную для хозяйства и жизни людей сторону.

ПРАВИЛО ОБЯЗАТЕЛЬНОСТИ ЗАПОЛНЕНИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ — пустующая экологическая ниша всегда бывает естественно заполнена. Пустующих экологических ниш в экосистеме нет. Например, в бамбучниках Южного Сахалина нет мелких хищников (эти зверьки тут приурочены к долинам многочисленных рек и на водоразделы практически не заходят). Их экологическая ниша заполнена живущими в природе серыми крысами — грызунами, обладающими хищными наклонностями.

В связи с возможностью существования псевдопустующих экологических ниш не следует торопиться с выводами о возможности наполнения этих ниш

путем акклиматизации (интродукции) видов. Акклиматизационные и реакклиматизационные работы будут эффективны лишь при действительном наличии свободных экологических ниш.

ПРАВИЛО ОДНОГО ПРОЦЕНТА – изменение энергетики природной системы в пределах 1% (от немногих десятых до, как исключение, единиц процентов) выводит природную систему из равновесного (квазистационарного) состояния. Все крупномасштабные явления на поверхности Земли (мощные циклоны, извержения вулканов, процессе глобального фотосинтеза), как правило, имеют суммарную энергию, не превышающую 1% от энергии солнечного излучения, падающего на поверхность нашей планеты. Переход энергетики процесса за это значение обычно приводит к существенным аномалиям — резким климатическим отклонениям, переменам в характере растительности, крупным лесным и степным пожарам.

ПРАВИЛО ОСТРОВНОГО ИЗМЕЛЬЧАНИЯ – особи видов животных, обитающих на островах, как правило, мельче таких же материковых особей, живущих в аналогичных условиях. Отсюда важность определения минимальной площади заповедников.

ПРАВИЛО СООТВЕТСТВИЯ УСЛОВИЙ СРЕДЫ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ПРЕДОПРЕДЕЛЕННОСТИ ОРГАНИЗМА — вид организмов может существовать до тех пор и постольку, поскольку окружающая его природная среда соответствует генетическим возможностям приспособления этого вида к ее колебаниям и изменениям.

Каждый вид живого возник в определенной среде, приспособлен к ней и дальнейшее его существование возможно лишь в ней или в близкой к ней среде. Резкое и быстрое изменение среды жизни может привести к тому, что генетический аппарат вида не сможет приспособиться к новым условиям жизни. В связи с этим коренные преобразования природы опасны для ныне существующих видов, в том числе для самого человека, также представляющего собой биологический вид.

ПРАВИЛО СОЦИАЛЬНО-ЭКОЛОГИЧЕСКОГО ЗАМЕЩЕНИЯ — потребности человека в некоторых жизненных благах могут быть до определенной степени (на относительно короткий период) замещены более полным удовлетворением других, обычно функционально близких потребностей.

ПРАВИЛО (неизбежных) ЦЕПНЫХ РЕАКЦИЙ «ЖЕСТКОГО» УПРАВЛЕНИЯ ПРИРОДОЙ — «жесткое», как правило, техническое управление природными процессами чревато цепными природными реакциями, значительная часть которых оказывается экологически, социально и экономически неприемлемыми в длительном интервале времени. Действие этого правила связано, прежде всего, с тем, что грубое, «хирургическое» вмешательство в жизнь природных систем вызывает действие закона внутреннего динамического равновесия и значительное увеличение энергетических затрат на поддержание природных процессов.

ПРИНЦИП АГРЕГАЦИИ ОСОБЕЙ (В. Олли) – агрегация (скопление) особей усиливает конкуренцию между ними за пищевые ресурсы и жизненное пространство, но приводит к повышенной способности группы в целом к выживанию. Следовательно, как «перенаселенность» (повышенная агрегация особей), так и «недонаселенность» (отсутствие агрегации) могут служить лимитирующими факторами. П. а. о. диктует необходимость оптимальной густоты посевов, особенно в условиях полей, засоренных сорняками.

ПРИНЦИП ЕСТЕСТВЕННОСТИ (или принцип старого автомобиля») – технические системы управления природой со временем требуют в нее большего вложения средств, вплоть до нерациональности поддержания их, и потому естественные («мягкие») формы управления в конечном итоге всегда эффективнее технических («жестких»).

ПРИНЦИП ИНСТИНКТИВНОГО ОТРИЦАНИЯ ПРИЗНАНИЯ — факты и закономерности, концептуально отрицаемые составителем машинной программы, неосознанно (подсознательно) исключаются им из модели, а фактам, признаваемым верными, инстинктивно придается больший вес, чем они имеют к реальности. В связи с этим при моделировании сложных многоаспектных событий и систем, как правило, получается либо то, что «хотел» получить (к чему осознанно или неосознанно — подсознательно стремился) составитель программы, либо результат, близкий (сдвинутый в сторону) к субъективно желаемому (но не объективному) положению нетей.

ПРИНЦИП КОНКУРЕНТНОГО ИСКЛЮЧЕНИЯ Г.Ф. ГАУЗЕ — два вида не могут существовать в одной и той же местности, если их экологические потребности идентичны, т. е. если они занимают одну и ту же экологическую нишу. В связи с этим принципом любые два вида с идентичными экологическими потребностями бывают разобщены в пространстве или во времени (живут в разных биотопах, ярусах леса; одни ведут ночной или сумеречный, другие – дневной образ жизни). При жесткой ограниченности возможностей пространственно-временного разобщения один из видов вырабатывает новую экологическую нишу или исчезает.

ПРИНЦИП ЛЕ ШАТЕЛЬЕ–БРАУНА – при внешнем воздействии, выводящем систему из состояния устойчивого равновесия, равновесие смещается в том направлении, при котором эффект внешнего воздействия ослабляется.

ПРИНЦИП НУЛЕВОГО МАКСИМУМА – экосистема в сукцессионном развитии стремится к образованию наибольшей биомассы при наименьшей биологической продуктивности. Климатические экосистемы, как правило, обладают максимальной биомассой и минимальной практически нулевой продуктивностью, т.е. термодинамически они наиболее рациональны.

ПРИНЦИП «ОБМАНЧИВОГО БЛАГОПОЛУЧИЯ» – первые успехи (или неудачи) в природопользовании могут быть кратковременными: успех мероприятия по преобразованию природы или управлению ею объективно оценивается лишь после выяснения хода и результатов природных цепных

реакций в пределах естественного природного цикла (от немногих лет до нескольких десятков лет). Нередко первые успехи или неудачи в природопользовании принимаются как окончательный результат до выяснения характера общего процесса и его конечных результатов (что наступает, как правило, в пределах 10—30 лет).

ПРИНЦИП НЕПОЛНОТЫ ИНФОРМАЦИИ (ПРИНЦИП НЕОПРЕДЕЛЕННОСТИ) – информация при проведении акций по преобразованию природы всегда недостаточна для априорного суждения о всех возможных результатах особенно в далекой перспективе осуществляемого мероприятия. Связано это с исключительной сложностью природных систем, их индивидуальной уникальностью и неизбежностью природных цепных реакций, направление которых нередко трудно предсказуемо. П. и. ч. служит важным ограничением при использовании метода аналогии в экологическом прогнозировании, так как аналогия всегда неполна из-за индивидуальности природных систем.

Рекомендуемая литература

Основная

- Ахмадеев А.Н., Колесников И.М. и др. Ветеринарная экология. – М.: Колос, 2002.
- Банников А.Г., Вакулин А.А., Рустамов А.К. Основы экологии и охраны окружающей среды. 4-е издание, переработанное и дополненное. – М.: Колос, 1999.
- Геоэкология: наука о Земле. Учебное пособие под ред. Ушакова С.А., Василевича Ф.И., Непоклоновой М.И. – М.: МГАВМиБ, 2003.
- Гиляров А. М. Популяционная экология. – М.: Изд-во МГУ, 1990.
- Кольцов А.С. Сельскохозяйственная экология. – Ижевск: Изд. Удмуртского университета, 1995.
- Павлова Е.И. Общая экология: учебник и практикум для прикладного бакалавриата / Е.И. Павлова, В.К. Новиков. — М.: Издательство Юрайт, 2019.
- Петров К.М. Общая экология. – СПб: Химиздат, 2000.
- Ревель П., Ревель Ч. Среда нашего обитания. В 4-х книгах. – М.: Мир, 1994.
- Реймерс Н.Ф. Экология (термины, законы, правила, принципы и гипотезы). – М.: Россия молодая, 1994.
- Стадницкий Г.В. Экология. – СПб: Химиздат, 2002.
- Третьякова, Н. А. Основы экологии: учеб. пособие для вузов / Н.А. Третьякова; под науч. ред. М.Г. Шишова. — М.: Издательство Юрайт, 2019.
- Уразаев Н.А., Вакулин А.А., Марымов В.И., Никитина А.К. Сельскохозяйственная экология. – М.: Колос, 2000.
- Флинт В.Е. Стратегия сохранения редких видов животных: теория и практика. – М.: Московский зоопарк, 2004.
- Христофорова Н.К. Основы экологии. – Владивосток: Дальнаука, 1999.
- Черников В.А., Черкес А.И. Агроэкология. – М.: Колос, 2000.
- Чернова Н.М. Основы общей экологии. – М.: изд. МНЭПУ, 2000.
- Шварц Е.А. Сохранение биоразнообразия: сообщества и экосистемы. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2004.
- Шилов И. А. Экология. – М.: Высшая школа, 1997.
- Экология: учебник и практикум для прикладного бакалавриата / А. В. Тотай [и др.]; под общ. ред. А.В. Тотая, А.В. Корсакова. — 5-е изд., перераб. и доп. — М.: Издательство Юрайт, 2019.

Дополнительная

- Бабьева И. П., Зенова Г. М. Биология почв. – М.: Изд-во МГУ, 1989.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология: Особи, популяции, сообщества. В 2 т. – М.: Мир, 1989.
- Викторов Г.А. Экология паразитов-энтомофагов / АН СССР, Отделение общей биологии. — М.: Наука, 1976.
- Горышина Т. К. Экология растений. – М.: Высшая школа, 1979.
- Константинов А.С. Общая гидробиология. – М.: Высшая школа, 1986.
- Лархер В. Экология растений. – М.: Мир, 1978.
- Куценко А.М., Писаренко В.М. Охрана окружающей среды в сельском хозяйстве. – Киев: Урожай, 1991.
- Наумов Н. П. Экология животных. – М.: Высшая школа, 1963.
- Никольский Г. В. Экология рыб. – М.: Высшая школа, 1974.
- Новиков Г. А. Очерк истории экологии животных. – Ленинград: Наука, 1980.
- Одум Ю. Экология. В 2 т. – М.: Мир, 1986.
- Остапенко В.А. Человек и другие приматы. Учебное пособие. – М.: Изд-во «ЗооВетКнига». 2017.
- Остапенко В.А. Явление паразитизма как экологическая адаптация. Учебное пособие. – М.: Изд-во «ЗооВетКнига». 2020.
- Пианка З. Эволюционная экология. – М.: Мир, 1981.
- Работнов Т. А. Фитоценология. – М.: Изд-во МГУ, 1978.
- Риклефс Р. Основы общей экологии. – М.: Мир, 1979.
- Тишлер В. Сельскохозяйственная экология. – М.: Колос, 1971.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. – М.: Прогресс, 1980.
- Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. – М.: Наука, 1975.
- Чернова Н.М., Былова А.М. Экология. – М.: Просвещение, 1988.
- Чернышев В. Б. Экология насекомых. – М.: Изд-во МГУ, 1996.
- Шмидт-Ниельсен К. Физиология животных. Приспособление и среда. – М.: Мир, 1982.
- Яблоков А.В. Популяционная биология. – М.: Высшая школа. 1987.

Содержание

Введение	5
Факториальная экология	16
Электромагнитные поля, свет, звуковые волны	24
Температура	31
Вода и влажность	38
Среды обитания животных организмов	45
Водная среда обитания	44
Почвенная среда обитания	49
Наземно-воздушная среда обитания	53
Живые организмы как среда обитания	55
Популяционная экология – демэкология	60
Основные характеристики популяций	60
Динамика численности популяций	68
Экологическая структура популяций	75
Половая структура популяций	77
Возрастная структура популяций	80
Пространственная структура популяций	91
Этологическая структура популяций	95
Экология сообществ	99
Структура биоценозов	99

Антропогенное воздействие на сообщества	101
Биотические связи и межвидовые популяционные взаимодействия	105
Функциональная структура экологических систем и положение в ней животных организмов	112
Динамика экосистем	117
Биосфера	120
Слои и оболочки биосферы	121
Атмосфера (воздушная оболочка)	122
Литосфера (твердая оболочка)	123
Гидросфера (водная оболочка)	124
Основные функции биосферы	126
Основные свойства биосферы	127
Ноосфера	127
Приложения	130
Законы (правила) экологии	130
Рекомендуемая литература	136

*Остапенко Владимир Алексеевич
Нестерчук Сергей Леонидович
Буга Сергей Владимирович*

Основы экологии: учебное пособие

Рецензенты: Академик РАЕН, заслуженный эколог РФ, проф., д.б.н. Каледин
А.П. (РГАУ-МСХА им. К.А. Тимирязева);
Проф., д.в.н. Сотникова Л.Ф. (МГАВМиБ-МВА им. К.И. Скрябина)

Печатается в авторской редакции.
Формат 60х90х16. Гарнитура Times New Roman.
Бумага офсетная. Печать цифровая.
Тираж 100 экз.

ООО НПО «Сельскохозяйственные технологии»
Россия, Москва, ул. Ташкентская, д. 34/4
8 (495) 918-44-52, 374-56-50
www.zoovetkniga.ru