А.А. Челноков
К.Ф. Саевич
Л.Ф. Ющенко

Общая и прикладная ЭКОЛОГИЯ

Константин Федорович Саевич
Александр Антонович Челноков
Людмила Федоровна Ющенко

Общая и прикладная экология

Издательский текст
http://www.litres.ru/pages/biblio_book/?art=19062068
Общая и прикладная экология: Вышэйшая школа; Минск; 2014
ISBN 978-985-06-2400-0

Аннотация

Изложены основные глобальные экологические проблемы XXI в., свойства, законы и принципы функционирования экологических систем, биосферы и техносферы, важнейшие положения современной экологии, строение биосферы, роль живого вещества на планете и т. д. Рассматриваются основные среды жизни и адаптации к ним организмов, экологии популяций, сообществ и экосистем, дается концепция ноосферы, освещаются вопросы антропогенного воздействия на природу в целом и на отдельные ее компоненты. Для студентов учреждений высшего образования, магистрантов, слушателей системы последипломного образования, а также руководителей, специалистов, проектировщиков, работников служб охраны окружающей среды предприятий и организаций различных отраслей.

Содержание

Список сокращений 5
От авторов 12
Глава 1 20
1.1. Краткая история становления экологии как науки 20
1.2. Предмет, задачи и методы современной экологии 33
1.3. Структура экологии и ее связь с другими научными дисциплинами 45
1.3.1. Аутэкология 52
1.3.1.1. Вид, особь, организм 53
1.3.1.2. Среда обитания видов, особей и организмов 63
1.3.2. Демэкология, или популяционная экология 74
1.3.2.1. Популяция 74
Конец ознакомительного фрагмента. 111

Александр Антонович Челноков, Константин Федорович Саевич, Людмила Федоровна Ющенко
Общая и прикладная экология

© Челноков А.А., Саевич К.Ф., Ющенко Л.Ф., 2014
© Оформление. УП «Издательство “Вышэйшая школа”», 2014

Список сокращений

АДФ – аденозиндифосфорная кислота
АПЗ – архитектурно-планировочное задание
АТП – автотранспортный поток
АТФ – аденозинтрифосфорная кислота
АХОВ – аварийно химически опасные вещества
АЭ – акустический экран
АЭС – атомная электрическая станция
Б – биофильность
БИКР – ближняя инфракрасная радиация
БОВ – боевые отравляющие вещества
БПК – биологическая потребность в кислороде
ВВП – валовой внутренний продукт
ВВТ – вооружение и военная техника
ВДВ – временно допустимый выброс
ВИЧ – вирус иммунодефицита человека
ВМО – Всемирная метеорологическая организация
ВМР – вторичный материальный ресурс
ВНДС – временный норматив допустимого сброса
ВНП – валовой национальный продукт
ВОЗ – Всемирная организация здравоохранения
ВПУ – вихревой пылеуловитель
ВСВ – временно согласованный выброс
ВЭР – вторичный энергетический ресурс

ГАА – геохимическая антропогенная аномалия
ГВВ – газовоздушный выброс
ГИС – географическая информационная система
ГЛО – газовое лучистое отопление
ГМП – генетически модифицированный продукт
ГН – гигиенический норматив
ГОУ – газоочистная установка
ГПР – группа популяционного ранга
ГХБ – гексахлорбензол
ГЭС – гидроэлектростанция
ГЭФ – Глобальный экологический фонд
ДА – деструктивная активность
ДДТ – дихлордифенил трихлорметилметан
ДК – допустимая концентрация
ДНК – дезоксирибонуклеиновая кислота
ДТП – дорожно-транспортное происшествие
ДУ – допустимый уровень
ДЭ – диоксиновый эквивалент
ЕМЕП – Совместная программа наблюдения и оценки распространения загрязнителей воздуха на большие расстояния в Европе
ЕС – Европейский союз
ЕЭК – Европейская экономическая комиссия ООН
ЖКТ – желудочно-кишечный тракт
ЖЦП – жизненный цикл продукции
ЗСО – зона санитарной охраны

ИАП – изношенная автомобильная покрышка

ИЗА – индекс загрязнения атмосферы

ИЗВ – индекс загрязнения воды

ИНФОР – информационное оружие

ИПС – информационно-поисковые и справочные станции

ИР – информационные ресурсы

ИСО – Международная организация по стандартизации

КВИО – коэффициент возможности ингаляционного отравления

ККЗ – коэффициент концентрации загрязнения

КО – коммунальные отходы

КОАП – Кодекс об административных правонарушениях

КПД – коэффициент полезного действия

ЛОС – летучее органическое соединение

ЛПВ – лимитирующий показатель вредности

ЛЭП – линия электропередачи

МАГАТЭ – Международное агентство по атомной энергии

МБП – Международная биологическая программа

МКОСР – Международная комиссия по окружающей среде и развитию

МСОП – Международный союз охраны природы

МЭС – Межгосударственный экономический совет

НДВ – норматив допустимого выброса

НДС – норматив допустимого сброса

НМЛОС – неметановые летучие органические соедине-

ния

НМУ – неблагоприятные метеорологические условия

НПА – нормативный правовой акт

НПВ – неприятнопахнущий выброс

НСМОС – Национальная система мониторинга окружающей среды

НСУР – национальная стратегия устойчивого развития

ОБУВ – ориентировочно безопасный уровень воздействия

ОВОС – оценка воздействия на окружающую среду

ОДК – ориентировочно допустимая концентрация

ОДУ – ориентировочно допустимый уровень

ОЖЦ – оценка жизненного цикла

ОНМ – отработанное нефтяное масло

ОНП – отработанный нефтепродукт

ООН – Организация Объединенных Наций

ООПТ – особо охраняемая природная территория

ОПС – окружающая природная среда

ОРВ – озоноразрушающее вещество

ОЭСР – Организация экономического сотрудничества и развития

ПАВ – поверхностно-активное вещество

ПАН – пероксиацилнитрат

ПАУ – полициклический ароматический углеводород

ПБН – пероксибензоилнитрат

ПДК – предельно допустимая концентрация

ПДУ – предельно допустимый уровень

ПЗА – потенциал загрязнения атмосферы

ПР ООН – Программа развития ООН

ПХБ – полихлорированный бифенил

ПХДД – полихлорированный дибензопарадиоксин

ПХДФ – полихлорированный дибензофуран

ПЭВМ – персональная электронно-вычислительная машина

ПЭК – производственный экологический контроль

ПЭТ – полиэтилентерефталат

РД – руководящий документ

РДУ – республиканский допустимый уровень

РЗЭ – редкоземельный элемент

РЦРКМ – Республиканский центр радиационного контроля и мониторинга окружающей среды

СанПиН – санитарные правила и нормы

СВЧ – сверхвысокочастотный

СЗЗ – санитарно-защитная зона

СИТЕС – Конвенция о международной торговле видами дикой фауны и флоры, находящимися под угрозой исчезновения

СМИ – средства массовой информации

СНБ – строительные нормы Республики Беларусь

СНГ – Содружество Независимых Государств

СНиП – строительные нормы и правила

СОЗ – стойкий органический загрязнитель

СПИД – синдром приобретенного иммунодефицита

СТБ – стандарт Республики Беларусь

СУОС – система управления окружающей средой

Т – технофильность

ТГД – техногенное геохимическое давление

ТерКСООС – территориальная комплексная схема охраны окружающей среды

ТКО – твердый коммунальный отход

ТКП – технический кодекс установившейся практики

ТМ – тяжелый металл

ТНПА – технический нормативный правовой акт

ТПК – территориально-производственный комплекс

ТР – технический регламент

ТХВ – трибохимический восстановитель

ТХДД – тетрахлородибензопарадиоксин

ТЭ – тротиловый эквивалент

ТЭЦ – тепловая электростанция

УЗ – уровень звука

УЗД – уровень звукового давления

УФ – ультрафиолетовый

ФАО – Продовольственная и сельскохозяйственная организация ООН

ФАР – фотосинтетически активная радиация

ФПР – форма популяционного ранга

ХПК – химическая потребность в кислороде

ХФУ – хлорфторуглеводород

ЦВЕ – Центрально-восточная Европа

ЦНС – центральная нервная система

ЧАЭС – Чернобыльская атомная электрическая станция

ЧС – чрезвычайная ситуация

ЭМИ – электромагнитное излучение

ЭМП – электромагнитное поле

ЭПРУ – электронное пускорегулирующее устройство

ЭСО – экологическая служба организации

Эспо – Конвенция об оценке воздействия на окружающую среду в трансграничном контексте

ЮНЕП – Программа ООН по окружающей среде

ЮНЕСКО – Организация Объединенных Наций по вопросам образования, науки и культуры

ISO – Международная организация по стандартизации

LCA – Life Cycle Assessment (оценка жизненного цикла)

pH – концентрация водородных ионов

SAR – удельная поглощенная мощность

SCOPE – общество сохранения и защиты окружающей среды при ООН

От авторов

В начале третьего тысячелетия нашей эры человечество переживает сложнейший этап своей биографии. Никогда прежде наш земной дом не подвергался таким политическим, физическим и духовным перегрузкам, так как никогда прежде человек не собирал такую тяжкую дань с природы и не оказывался таким уязвимым перед той технической мощью, которую сам же и создал. Изменения в биосфере, являющиеся результатом активной человеческой деятельности за последние столетия (флуктуации погодных условий и климата, глобальное загрязнение окружающей природной среды, опустынивание планеты, разрушение озонового слоя и др.), известны сейчас каждому человеку. Сегодня уже нет необходимости доказывать, что условия природно-материальной жизни общества, послужившие основанием его развития, по существу уже исчерпаны.

Нависла реальная угроза существования человека как биологического вида на нашей планете. Сохранить человечество – главная задача и проблема всего общества. Для ее решения необходимо объединить все имеющиеся интеллектуальные и экономические усилия, забыть религиозные, национальные и политические распри.

Научным и методологическим инструментом для решения проблемы выживания и сохранения оптимальной при-

родной среды является *экология* – наука, призванная выявлять закономерности взаимосвязи природы и человека, природы и общества, оценивать состояние природной среды, прогнозировать ее изменения, вырабатывать конкретные механизмы регулирования и оптимизации взаимодействия между техногенной деятельностью и природой, определять стратегию дальнейшего движения прогресса земной цивилизации.

За последнее столетие неизмеримо выросли не только масштабы человеческой деятельности, но и масштабы экологических исследований, их теоретический и методический уровень. При этом характерно внедрение в экологию энергетической оценки анализируемых процессов, системного анализа, математического моделирования, использование прецизионной аппаратуры не только в лабораторных условиях, но и непосредственно в полевых наблюдениях, непрерывного мониторинга состояния окружающей среды с одновременной математической обработкой полученных данных и т. д. В связи с этим неизбежно произошли концептуальные изменения в самой экологии.

В настоящее время специалист в любой сфере деятельности должен обладать экологическими знаниями, понимать сущность современных проблем взаимодействия общества и природы, разбираться в причинной обусловленности возможных негативных воздействий хозяйственной деятельности на окружающую природную среду. Он обязан уметь ква-

лифицированно оценивать характер, направленность и последствия влияния конкретной деятельности человека на природу, решать производственные задачи с соблюдением соответствующих природоохранных требований, вырабатывать и осуществлять научно обоснованные решения экологических проблем.

Отсюда особенно велика роль подготовки экологических кадров, и в целом экологического образования и воспитания населения страны.

Имеющиеся немногочисленные учебные пособия по экологии носят, как правило, либо узкоутилитарный характер, либо, наоборот, совершенно не соотносятся с потребностями и интересами специалистов, не способны удовлетворять запросы их практической деятельности. Последнее, к сожалению, характерно для содержания экологического образования, осуществляемого в стенах учреждений образования различных уровней.

Между тем в складывающихся условиях именно система образования должна взять на себя основную ответственность за решение важнейшей задачи экологического воспитания и образования широких слоев населения. Она призвана, с одной стороны, обеспечить трансляцию достоверных, научно обоснованных сведений экологического характера широким массам населения, а с другой – максимально содействовать переводу знаний и представлений людей об окружающей среде и своих связях с ней в план их практи-

ческой деятельности. Поэтому особую актуальность приобретает задача подготовки специалистов, способных в полной мере осуществлять упомянутые функции.

Настоящее учебное пособие составлено на основе курсов лекций различных экологических дисциплин, читаемых авторами в разное время в Белорусском национальном техническом университете, Белорусском государственном технологическом университете (Белорусском технологическом институте имени С.М. Кирова), Международном государственном экологическом университете имени А.Д. Сахарова, ГУО «Институт повышения квалификации и переподготовки руководителей и специалистов промышленности "Кадры индустрии"» Министерства промышленности Республики Беларусь, ГУО «Республиканский учебный центр подготовки, повышения квалификации и переподготовки кадров в области охраны окружающей среды» Министерства природных ресурсов и охраны окружающей среды Республики Беларусь и других, а также практической деятельности авторов в области экологической безопасности.

Учебное пособие определяет современную экологию как междисциплинарный комплекс знаний, связывающий воедино основные положения общей и прикладной экологии, природопользования и науки об окружающей человека среде. Материал построен на системной основе, дающей цельное представление об экологических закономерностях взаимодействия общества, техники и природы.

Материал учебного пособия составлен на основе действующих правовых актов по охране окружающей среды и рациональному природопользованию. Поскольку некоторые главы пособия по существу отражают материал самостоятельных дисциплин, которым посвящена обширная специальная литература, в них приводятся лишь сведения, необходимые для усвоения общих закономерностей, относящихся к предмету изучения. Более полную информацию по рассматриваемым вопросам читатель может получить из оригинальных документов по соответствующим ссылкам в тексте пособия, а также литературе, которая использовалась при подготовке пособия и приведена в библиографическом списке.

В книге анализируются существующие в настоящее время в экологической науке различные концепции, подходы, взгляды отечественных и зарубежных ученых на проблемы, составляющие предмет современной экологии. Дается историография изучения основополагающих вопросов экологической науки, показываются различные подходы при разработке основ понятийно-категориального аппарата. Читателю предоставляется тем самым возможность самостоятельно анализировать, сравнивать, вырабатывать собственную точку зрения по каждому из освещаемых вопросов.

Излагаются основные глобальные экологические проблемы XXI в., классические свойства, законы и принципы функционирования экологических систем, биосферы и техносферы, важнейшие положения современной экологии,

строение биосферы, роль живого вещества на планете и т. д. Рассматриваются основные среды жизни и адаптации к ним организмов, экологии популяций, сообществ и экосистем, дается концепция ноосферы, освещаются вопросы антропогенного воздействия на природу в целом и на отдельные ее компоненты.

Значительное внимание уделено вопросам техногенного воздействия на природу и окружающую человека среду, экологической безопасности, экологизации экономической деятельности. Сопоставлены современные концепции выхода из экологического кризиса, стратегии и условия экологически ориентированного развития общества.

В учебном пособии содержатся материалы по информационным ресурсам, информационному загрязнению и информационным войнам, которые, по мнению авторов, особенно актуальны для XXI в.

К сожалению, ограниченный объем пособия не позволил авторам детально рассмотреть многие важные и проблемные аспекты теоретической экологии, такие как динамическая теория биологических популяций, математическое и пространственное моделирование, биосферо-, техносферо- и ноосферогенез. В связи с этим авторами был использован принцип проблемности в изложении материала, который позволит заинтересованным лицам самостоятельно более углубленно изучить любой вопрос.

При подготовке учебника широко использованы матери-

алы научных исследований, учебников и учебных пособий по теоретической и прикладной экологии, охране окружающей среды, природопользованию отечественных и зарубежных авторов. Всем им выражается глубокая признательность и благодарность.

В связи с неоднозначностью трактовок терминов и определений разными авторами терминология в учебном пособии приведена по И.И. Дедю (1989), Н.Ф. Реймерсу (1990, 1992) или первоисточникам.

Предназначено для студентов учреждений высшего образования, обучающихся по естественнонаучным, техническим, экономическим, юридическим и другим гуманитарным направлениям и специальностям, а также для преподавателей образовательных учреждений, специалистов предприятий и природоохранных органов.

Признательность за доброжелательное и критическое отношение к рукописи авторы выражают рецензентам: доктору биологических наук, профессору кафедры биологии человека и экологии УО «Международный государственный экологический университет имени А.Д. Сахарова» А.П. Голубеву, заведующему этой кафедры кандидату биологических наук, доценту Е.Ю. Жук, заведующему кафедрой общей экологии УО «Белорусский государственный педагогический университет имени Максима Танка» кандидату биологических наук, доценту В.В. Маврищеву, а также коллективам преподавателей этих кафедр, принявших участие в рассмотрении

данной работы.

Глава 1
Введение в предмет

1.1. Краткая история становления экологии как науки

Экология приобрела практический интерес еще на заре развития человечества. В примитивном обществе каждый человек для своего выживания должен был иметь определенные знания об окружающем его пространстве, растениях и животных. Принято утверждать, что цивилизация возникла тогда, когда человек научился использовать огонь и другие средства и орудия, позволяющие ему изменять среду своего обитания.

Как и другие области знания, экология развивалась непрерывно, но неравномерно на протяжении истории человечества. Судя по дошедшим до нас орудиям охоты, наскальным рисункам, обрядам, люди еще на заре становления человечества уже хорошо знали о повадках животных, образе их жизни, сроках сбора съедобных и лекарственных растений, о местах их произрастания, способах выращивания и ухода за ними.

Некоторые сведения подобного рода находим в сохранив-

шихся памятниках древнеегипетской, индийской и тибетской культур. В древнеиндийских сказаниях «Махабхарата» (VI–II вв. до н. э.) даются сведения о повадках и образе жизни около 50 видов животных, сообщается об изменениях численности некоторых из них. В рукописных книгах Вавилонии есть описания способов обработки земли, указывается время посева культурных растений, перечисляются птицы и животные, вредные для земледелия. В китайских хрониках IV–II вв. до н. э. описываются условия произрастания различных сортов культурных растений.

В работах древнегреческих философов Гераклита (530–470 гг. до н. э.), Гиппократа (460–356 гг. до н. э.), Аристотеля (384–322 гг. до н. э.), Теофраста Эрезийского (372–287 гг. до н. э.), Плиния Старшего (23–79 гг.) и других содержатся сведения экологического характера. Например, Аристотель описал 500 известных ему видов животных, особенности их поведения и приспособления к условиям окружающей среды. Его ученик Теофраст Эрезийский описывал особенности роста растений и их формы в зависимости от грунта и климата. В его работах впервые было предложено разделить покрытосеменные растения на основные жизненные формы: деревья, кустарники, полукустарники, травы. К этому же периоду относится знаменитая «Естественная история» Плиния Старшего (23–79 гг. н. э.).

В Средние века в Европе интерес к изучению природы ослабевает, подменяясь схоластикой и богословием. Жизнь

на Земле толковалась исключительно как воплощение воли Бога. Людей сжигали на кострах не только за идеи развития природы, но и за чтение книг древних философов. В этот период, затянувшийся на целое тысячелетие, только единичные труды содержат факты научного значения. Большинство же сведений имеют прикладной характер. Описываются целебные травы, сельскохозяйственные растения и животные, природа далеких стран (Марко Поло, XIII в., Афанасий Никитин, XV в.).

Началом новых веяний в науке в период позднего Средневековья являются труды Альберта Великого (Альберт фон Больштедт, 1193–1280 гг.). В своих книгах о растениях он придает большое значение условиям их местообитания, где помимо почвы важное место уделяет солнечному теплу; рассматривая причины зимнего сна у растений, размножение и рост организмов, ставит их в неразрывную связь с питанием.

Крупными сводами средневековых знаний о живой природе являлись многотомное «Зеркало природы» Венсенаде Бове (XIII в.), «Поучение Владимира Мономаха» (XI в.), «О поучениях и сходствах вещей» доминиканского монаха Иоанна Сиенского (начало XIV в.).

В эпоху Возрождения продолжалось накопление данных о растительном и животном мире. Первые систематики Д. Цезалпин (1519–1603), Д. Рей (1627–1705), Ж. Турнефор (1656–1708) в своих трудах приводят сведения экологического характера, в частности, зависимость распростране-

ния растений от условий их произрастания. Все перечисленные творения представляют собой *первый этап* «стихийной» экологии – этап накопления эмпирических знаний.

Второй этап развития науки связан с крупномасштабными ботанико-географическими исследованиями в природе. Подлинным основоположником экологии растений принято считать А. Гумбольдта (1769–1859), опубликовавшего в 1807 г. работу «Идеи о географии растений», где на основе своих многолетних наблюдений в Центральной и Южной Америке он показал значение климатических условий, особенно температурного фактора, для распределения растений. В сходных зональных и вертикально-поясных географических условиях у растений разных таксономических групп вырабатываются сходные «физиономические» формы, т. е. одинаковый внешний облик. По распределению и соотношению этих форм можно судить о специфике физико-географической среды.

Появились первые специальные работы, посвященные влиянию климатических факторов на распространение и биологию животных.

В 1832 г. О. Декандоль (1778–1841) обосновал необходимость выделения особой научной дисциплины «эпиррелогии», изучающей влияние на растения внешних условий и воздействие растений на окружающую среду. Декандоль писал: «Растения не выбирают условия среды, они их выдерживают или умирают. Каждый вид, живущий в определен-

ной местности, при известных условиях представляет как бы физиологический опыт, демонстрирующий нам способ воздействия теплоты, света, влажности и столь разнообразных модификаций этих факторов», т. е. рассматривал влияние факторов среды и образование биоценозов.

Число таких факторов по мере расширения и углубления исследований по экологии растений возрастало, а оценка значимости отдельных факторов изменялась.

Русский ученый Э.А. Эверсман (1794–1860) рассматривал организмы в тесном единстве с окружающей средой. В работе «Естественная история Оренбургского края» (1840) он четко разделил факторы среды на абиотические и биотические, привел примеры борьбы и конкуренции между организмами, между особями одного и разных видов.

Дальнейшее развитие науки экологии произошло на базе эволюционного учения Ч. Дарвина (1809–1882). Он по праву является одним из основоположников классической экологии. В книге «Происхождение видов» (1859) им показано, что борьба за существование в природе приводит к естественному отбору, т. е. является движущим фактором эволюции. Взаимоотношения живых существ и связи их с неорганическими компонентами среды – большая самостоятельная область исследований.

Третий этап системных исследований охватывает конец XIX – первую половину XX в. и связан с именами российских ученых В.В. Докучаева (1846–1903), В.И. Вернад-

ского (1863–1945), Г.Ф. Морозова (1867–1920), В.Н. Сукачева (1880–1967), украинских ученых Г.М. Высоцкого (1865–1940), П.С. Погребняка (1900–1970). Основное место в развитии системных экологических исследований занимают труды немецких ученых Э. Геккеля, Р. Гессе, В. Кюнельта, американских исследователей В. Шелфорда, Р. Чепмена, Г. Кларка, английских – Ч. Элтона, А. Тенсли, швейцарского – К. Шретера, испанского – Е. Макфельдьена и др.

В ходе развития экологической науки понятие экологии претерпело существенные изменения. Сам термин был введен в 1866 г. немецким зоологом-эволюционистом Э. Геккелем (1834–1919) в книге «Всеобщая морфология организмов». Во втором томе этого обширного труда Геккель дал свое определение экологии как науки: «Под экологией мы понимаем общую науку об отношениях организмов с окружающей средой, куда мы относим в широком смысле все «условия существования». Они частично органической, частично неорганической природы; но как те, так и другие… имеют весьма большое значение для форм организмов, так как они принуждают их приспосабливаться к себе. К неорганическим условиям существования, к которым приспосабливаются все организмы, во-первых, относятся физические и химические свойства их местообитаний – климат (свет, тепло, влажность и атмосферное электричество), неорганическая пища, состав воды и почвы и т. д. В качестве органических условий существования мы рассматриваем общие

отношения организма ко всем остальным организмам, с которыми он вступает в контакт и из которых большинство содействует его пользе или вредит. Каждый организм имеет среди остальных своих друзей и врагов таких, которые способствуют его существованию, и тех, что ему вредят. Организмы, которые служат пищей остальным или паразитируют в них, во всяком случае относятся к данной категории органических условий существования» (Haeckel E., 1866. Bd. II. S. 2861).

Эта цитата отчетливо показывает, что, формулируя понятие экологии как новой науки, Геккель строил ее не на пустом месте, а на основании большого фактического материала, накопленного в биологии за время ее длительного развития.

Действительно, весь предшествующий период становления биологических знаний шло накопление не только описаний отдельных видов, но и материалов по их образу жизни, а подчас и отдельных обобщений. Еще в 1798 г. Т. Мальтус (1766–1834) описал уравнение экспоненциального роста популяции, на основе которого строил свои демографические концепции. Уравнение логистического роста предложено П. Ферхюльстом (1804–1849) в 1845 г.

Ж.Б. Ламарк (1744–1829) в «Гидрогеологии» фактически предвосхитил представление о биосфере. Французский врач В. Эдварде (1824) опубликовал книгу «Влияние физических факторов на жизнь», которая положила начало экологиче-

ской и сравнительной физиологии, а Ю. Либих (1840) сформулировал знаменитый «закон минимума», не потерявший своего значения и в современной экологии.

В России профессор Московского университета К.Ф. Рулье (1814–1858) на протяжении 1841–1858 гг. дал практически полный перечень принципиальных проблем экологии, но не нашел выразительного термина для обозначения этой науки. Он первый четко определил принцип взаимоотношений организма и среды: «Ни одно органическое существо не живет само по себе; каждое вызывается к жизни и живет только постольку, поскольку находится во взаимодействии с относительно внешним для него миром. Это закон общения или двойственности жизненных начал, показывающий, что каждое живое существо получает возможность к жизни частию из себя, а частию из внешности».

Развивая этот принцип, Рулье делит взаимоотношения со средой на две категории: «явления жизни особной» и «явления жизни общей», что соответствует современным представлениям об экологических процессах на уровне организма и на уровне популяций и биоценозов. В опубликованных лекциях и отдельных статьях он поставил проблемы изменчивости, адаптации, миграций, ввел понятие «стация», рассмотрел влияние человека на природу и т. д. При этом механизмы взаимоотношений организмов со средой Рулье обсуждал с позиций, настолько близких к классическим принципам Ч. Дарвина, что его по праву можно считать предше-

ственником Дарвина. К сожалению, Рулье умер в 1858 г., за год до выхода в свет «Происхождения видов». Труды его практически неизвестны за рубежом, но в России они имели огромное значение, послужив основой формирования мощной когорты экологов-эволюционистов, которые были его прямыми учениками (Н.А. Северцов, А.П. Богданов, С.А. Усов).

И все же начало развития экологии как самостоятельной науки следует отсчитывать от трудов Геккеля, давшего четкое определение ее содержания. Надо лишь отметить, что, говоря об «организмах», Геккель, как это было тогда принято, не имел в виду отдельных особей, а рассматривал организмы как представителей конкретных видов.

По существу, основное направление, сформулированное Геккелем, соответствует современному пониманию *аутэкологии* – экологии отдельных видов. В течение долгого времени основное развитие экологии шло в русле аутэкологического подхода (до 30-х гг. XX в.). На развитие этого направления большое влияние оказала теория Дарвина, показавшая необходимость изучения естественной совокупности видов растительного и животного мира, непрерывно перестраивающихся в процессе приспособления к условиям среды, что является основой процесса эволюции.

В аутэкологическом направлении начала – середины XX в. на фоне продолжающихся работ по изучению образа жизни выделяется ряд исследований, посвященных физио-

логическим механизмам адаптации.

В России это направление в основном сформировалось в 30-е гг. XX в. трудами ученых:

• зоолога Н.И Калабухова, пришедшего к пониманию необходимости применения физиологических методов для изучения адаптации;

• физиолога А.Д. Слонима, понявшего необходимость исследования адаптивного значения отдельных физиологических процессов. Эколого-физиологическое направление в экологии животных и растений, накопив огромный фактический материал, послужило основой появления большой серии монографий в 60–70-е гг. XX в.

Одновременно с этим в первой половине XX в. начались широкие работы по изучению надорганизменных биологических систем. Их основой послужило формирование концепции биоценозов как многовидовых сообществ живых организмов, функционально связанных друг с другом. Эта концепция в основном создана трудами К. Мёбиуса (1877), С. Форбса (1887) и др. В 1916 г. Ф. Клементс показал динамичность биоценозов и адаптивный смысл этого; А. Тинеманн (1925) предложил понятие «продукция»; Ч. Элтон (1927) опубликовал первый учебник-монографию по экологии, в котором четко выделил своеобразие биоценотических процессов, определил понятие трофической ниши и сформулировал правило экологических пирамид. В 1926 г. появилась книга В.И. Вернадского «Биосфера», в которой впервые бы-

ла показана планетарная роль совокупности всех видов живых организмов – «живого вещества». В 1925–1926 гг. А. Лотка и В. Вольтерра создали математические модели роста популяций, конкурентных отношений и взаимодействия хищников и их жертв.

В 1934 г. Г.Ф. Гаузе опубликовал книгу «Борьба за существование», в которой экспериментально и с помощью математических расчетов показал принцип конкурентного исключения и исследовал взаимоотношения типа «хищник – жертва».

Начиная с 1935 г. с введением А. Тенсли понятия «экосистема», стали развиваться особенно широко экологические исследования надорганизменного уровня и практиковаться деление экологии на аутэкологию и синэкологию.

Экосистемные исследования остаются одним из основных направлений в экологии и в наше время. Уже в монографии Ч. Элтона (1927) впервые отчетливо выделено направление популяционной экологии. Практически все исследования экосистемного уровня строились на том, что межвидовые взаимоотношения в биоценозах осуществляются между популяциями конкретных видов. Таким образом, в составе экологии сформировалось популяционное направление, которое называют *демэкологией*.

В середине XX в. стало ясно, что популяция – это не просто сумма особей на какой-то территории, а самостоятельная биологическая (экологическая) система надоргани-

менного уровня, обладающая определенными функциями и механизмами авторегуляции, которые поддерживают ее самостоятельность и функциональную устойчивость. Это направление, наряду с интенсивным исследованием многовидовых систем, занимает важное место в современной экологии (Д. Кристиан, 1950, 1963; Д. Читти, 1960; Д. Кристиан, Д. Дэвис, 1970; Н.П. Наумов, 1967; И.А. Шилов, 1967, 1977; С.С. Шварц, 1969). Более того, некоторые ученые (Ф. Боденхаймер, 1958; С.С. Шварц, 1960; А. Макфедьен, 1965) полагали, что именно исследования на популяционном уровне представляют центральную проблему экологии.

Однако раскрытие роли многовидовых совокупностей живых организмов в осуществлении биогенного круговорота веществ и поддержании жизни на Земле привело к тому, что в последнее время ряд ученых экологию чаще определяют как науку о надорганизменных биологических системах или же только о многовидовых сообществах – экосистемах (Дж. Карпентер, 1962; Ю. Одум, 1963; Н.П. Наумов, 1973; Ю. Одум, 1975). Такой подход обедняет содержание экологии, особенно если учесть тесную функциональную связь организменного, популяционного и биоценотического уровней в глобальных экологических процессах (И.А. Шилов, 1981, 1985).

Большинство современных ученых рассматривают экологию как науку о закономерностях формирования, развития и

устойчивого функционирования биологических систем разного ранга в их взаимоотношениях с условиями среды. При таком подходе экология включает в себя все три уровня организации биологических систем: организменный, популяционный и экосистемный.

Таким образом, в современной трактовке экология рассматривается как наука, изучающая взаимоотношения организмов и надорганизменных систем (популяции, биоценозы, экосистемы) между собой и окружающей их природной средой, а также структуру и организацию биологических систем различного уровня с учетом тех изменений, которые вносит человечество своей деятельностью.

1.2. Предмет, задачи и методы современной экологии

Собственно экология как наука сформировалась в рамках биологии. Предметом ее интересов стали взаимоотношения живых организмов между собой и с окружающей неживой природой, закономерности размещения и организации сообществ растений и животных, динамика их численности, факторы выживания и продуктивности, потоки энергии и круговороты веществ, в которых участвуют организмы.

Термин ***экология*** (от греч. *oikos* – дом, обитель, место обитания и *logos* – знание, учение) ввел в науку выдающийся немецкий зоолог Э. Геккель (1866). Он дал ряд определений экологии, одно из которых следующее: «это познание экономики природы, одновременное исследование всех взаимоотношений живого с органическими и неорганическими компонентами среды».

Выражение «экономика природы» тогда звучало лишь как образное иносказание. Но спустя сто лет появились веские основания для такого обозначения экологии. «Экономика природы» – так назвал свой курс основ общей экологии известный эколог Р. Риклефс (1979).

Обычное краткое определение экологии как *науки о взаимоотношениях организмов и среды их обитания*, а также другие, более пространные, определения не уточняют, вклю-

чается ли в число «организмов» человек; причем не просто как биологический вид *Homo sapiens* (человек разумный), а как человеческое сообщество вместе со своей специфической средой обитания, со всем своим хозяйством, – как цивилизация. Если не включается, то экология остается в рамках классических представлений как часть биологии. Для человека выделяется самостоятельная *социальная экология*, а для связанных с деятельностью человека экологических проблем – так называемая *наука об окружающей среде*. В западной литературе понятия *ecology* (экология) и *environmental science* (наука об окружающей среде) различаются по смыслу.

Такое разделение оправдано, если считать, что законы, управляющие жизнью сообществ растений и животных в природе, не распространяются на человека или, по крайней мере, играют подчиненную роль по отношению к законам жизни людей, а живая природа и человеческое общество рассматриваются как две разные системы, внутренние связи в каждой из которых сильнее, существеннее, чем связи между ними.

Согласно этому подходу, взаимоотношения человека и природы строятся по правилам, которые устанавливает сам человек. Овладевая законами природы, подчиняя их своим интересам, опираясь на свой разум, социальную организацию и технологическую мощь, человек считает себя вне тех законов, которые действуют в живой природе. Возникшие

проблемы окружающей среды представляются исключительно следствием неправильного ведения хозяйства, его высокой ресурсоемкости и отходности и выглядят принципиально устранимыми путем технологической реорганизации и модернизации производства. Считается, что законы природы не могут и не должны мешать экономическому росту, научно-техническому и социальному прогрессу человечества. Этот подход называют *антропоцентрическим* или *технологическим* (в крайнем проявлении – *технократическим*), т. е. ставящим человека, его технологии, его власть над природой в центр экологических проблем. Он характерен для многих политиков, экономистов, хозяйственников и представляется естественным для большинства инженеров.

Однако существует и другой, *биоцентрический*, или *эксцентрический*, подход к проблеме взаимоотношений человека и природы. Он основан на представлении, что человек как биологический вид в значительной мере остается под контролем главных экологических законов и в своих взаимоотношениях с природой обязан принимать ее условия. Развитие человеческого общества рассматривается как часть эволюции природы, где действуют законы экологических пределов, необратимости и отбора. Возникновение проблем окружающей человека среды обусловлено нарушением природного равновесия. Эти антропогенные, т. е. порожденные деятельностью человека, нарушения регуляторных функций биосферы не могут быть восстановлены или изменены толь-

ко технологическим путем.

Прогресс человечества ограничивается *экологическим императивом* – безусловной зависимостью человека от состояния живой природы, требованием подчинения ее законам. Эксцентрический подход ставит эту зависимость в центр экологических проблем. В отличие от антропоцентризма эксцентризм исходит из факта объективного существования единой системы, в которой все живые организмы планеты, включая людей с их ресурсами, хозяйственной деятельностью и техникой, взаимодействуют между собой и с окружающей природной средой.

Выбор между этими двумя подходами или компромисс между ними во многом определяет стратегию дальнейшего развития человеческого общества. Есть и другие точки зрения на проблему взаимоотношений человека и природы – от полного равнодушия к ней до крайнего *алармизма* (от фр. *alarme* – тревога), но они являются лишь полярными вариантами указанных двух точек зрения. Большинство людей пока еще склонны к первой, антропоцентрической, точке зрения, так как она выглядит проще, оптимистичнее и отталкивается от предыдущего практического опыта человечества. Однако в настоящее время уже существуют очень веские аргументы в пользу эксцентризма, пренебрегать которыми нельзя.

После Геккеля в понятие экологии вносились различные смысловые оттенки, которые расширяли или сужали предмет этой области знания. Постепенно экология приобрела

статус науки об организации и функционировании надорганизменных биологических систем.

И.А. Шилов (1997) определяет экологию уже как науку о закономерностях формирования, развития и устойчивого функционирования биологических систем разного ранга в их взаимоотношениях с условиями среды.

В последние десятилетия, когда угроза глобального экологического кризиса заставила рассматривать человеческую деятельность на планете с позиций законов живой природы, произошло быстрое расширение экологии. Вобрав в себя проблемы окружающей среды, экология не только использует достижения других разделов биологии, но и вторгается в смежные с ней дисциплины – в науки о Земле, физику и химию, различные инженерные отрасли, предъявляет новые требования к информатике и вычислительной технике; находит приложение за пределами естественных наук – в экономике, политике, социологии, этике. Этот процесс проникновения идей и проблем экологии в другие области знания получил название *экологизации науки*.

Экологизация науки отражает потребность общества в объединении науки и практики для предотвращения экологической катастрофы. Обращение разных наук к проблемам экологии и окружающей человека среды содержит постановку и решение многих практических задач. Поэтому дальше будет идти речь, прежде всего, об экологизации экономики, производства и техники. Экология превратилась из частного

раздела биологии, знакомого узкому кругу специалистов, в обширный и еще окончательно не сформировавшийся комплекс фундаментальных и прикладных дисциплин, который Н.Ф. Реймерс (1992) назвал *мегаэкологией*, т. е. «большой экологией».

Расширение предмета экологии привело к появлению ряда новых ее определений. Все чаще она квалифицируется как система научных знаний о взаимоотношениях общества и природы.

Известный американский эколог Ю. Одум еще в 1963 г. назвал экологию наукой о строении и функциях природы в целом, а в его фундаментальной «Экологии» (1986) термин объясняется как междисциплинарная область знания об устройстве и функционировании многоуровневых систем в природе и обществе в их взаимосвязи. Это определение соответствует современному широкому пониманию экологии.

Таким образом, ***основным содержанием*** современной экологии является исследование взаимоотношений организмов друг с другом и со средой на популяционно-биоценотическом уровне и изучение жизни биологических макросистем более высокого ранга: биогеоценозов (экосистем), биосферы, их продуктивности и энергетики.

Объектами исследования экологии являются биологические макросистемы (популяция, биоценозы) и их динамика во времени и в пространстве.

Основные задачи экологии могут быть сведены к изуче-

нию динамики популяций, к учению о биоценозах и экосистемах. Структура биоценозов, на уровне формирования которых происходит освоение среды, способствует наиболее экономичному и полному использованию жизненных ресурсов. С этой точки зрения главная теоретическая и практическая задача экологии заключается в том, чтобы вскрыть законы этих процессов и научиться управлять ими в условиях неизбежной индустриализации и урбанизации нашей планеты.

В ходе изучения дисциплины студентам необходимо ***знать***:

• принципы классификации структурно-иерархических образований в природе;

• основные законы и концепции современной экологии;

• принципы организации и функционирования основных иерархических структур современной экологии (популяция, экосистема, биосфера, техносфера, ноосфера);

• основные признаки и причины современного экологического кризиса;

• эволюционные аспекты возникновения современного экологического кризиса;

• прикладные и технологические аспекты экологии, существующие проблемы и методы их решения.

Студенты должны ***уметь:***

• применять принципы и законы экологии к решению типовых производственных задач;

• давать оценку состояния и положения границ экосистем;

• прогнозировать изменения состояния экосистем под воздействием антропогенных факторов;

• применять полученные знания в практической оценке состояния природной среды и ее воздействия на организм человека.

В экологии используются ***методы исследований*** и ***понятия***, применяемые в биологии, математике, физике, химии и т. д. Многие же методы исследований свойственны исключительно экологии. Например, если исследования особей (аутэкология) иногда близки исследованиям в области физиологии или биогеографии, то изучение популяций и биоценозов относится всецело к экологии.

Основные методы экологических исследований: полевые, экспериментальные исследования с использованием экосистемного подхода, изучения сообществ (синэкология), популяционного подхода (демэкология), анализ местообитаний, эволюционного и исторических подходов.

Экосистемный подход. При экосистемном подходе в центре внимания исследователя-эколога находятся *поток энергии* и *круговорот веществ* между биотическим и абиотическим компонентами экосферы. Наибольший интерес представляет установление функциональных связей живых организмов между собой и с окружающей средой. Все связи оцениваются по их воздействию на установленный объект (рис. 1.1).



Рис. 1.1. Схема экологического (экосистемного) подхода

Экосистемный подход выдвигает на первый план общность организации всех сообществ независимо от местообитания и систематического положения входящих в них организмов. Это подтверждается простым сравнением водной и наземной экосистем. При резком различии в среде обитания и образующих систему видах здесь четко просматривается сходство структуры и функциональных единиц этих двух экосистем.

В экосистемном подходе находит приложение концепция саморегуляции (гомеостаза), из которой становится ясно, что нарушение регуляторных механизмов, например в результате загрязнения среды, может привести к биологическому дисбалансу.

Изучение сообществ. При изучении сообществ иссле-

дуют растения, животных и микроорганизмы, которые обитают в различных биотических единицах, таких как лес, луг, пустошь и др. Основное внимание уделяется определению и описанию видов, изучению факторов, ограничивающих их распространение. Одним из аспектов подобных исследований является получение научных данных о сукцессиях и климаксовых сообществах, что весьма важно для решения вопросов рационального использования природных ресурсов.

Популяционный подход. В современных популяционных исследованиях используются математические модели роста, самоподдержания и уменьшения численности тех или иных видов. Построение моделей связано с такими понятиями, как рождаемость, выживаемость и смертность. Популяционный подход обеспечивает теоретическую базу для понимания вспышек численности вредителей и паразитов, имеющих значение для медицины и сельского хозяйства, дает возможность борьбы с ними применением биологических методов, например использование хищников и паразитов вредителя, позволяет оценить критическую численность вида, необходимую для его выживания. Это особенно важно при организации заповедников, ведении сельского и охотничьего хозяйства, а в теоретическом плане – при изучении вопросов эволюционной и исторической экологии.

Изучение местообитаний. В связи с удобством проведения исследований особо выделяют анализ местообитания.

Он широко распространен в полевых исследованиях, так как местообитания легко поддаются классификации. Здесь изучают биотические компоненты экосистемы, основные факторы окружающей среды (эдафические, орографические и климатические), такие как почва, вода, влажность, температура, свет и ветер. Анализ местообитаний имеет тесные связи с экосистемным подходом и изучением сообществ.

Эволюционный подход. Основной материал о характере вероятных будущих трансформаций получают, изучая, как экосистемы, сообщества и популяции исторически менялись во времени. Эволюционная экология рассматривает трансформации, связанные с развитием жизни на Земле, позволяет понять основные закономерности, которые действовали в экосфере до того момента, когда важным экологическим фактором, влияющим на большинство организмов и на физическую среду, стала деятельность человека. Эволюционный подход в исследованиях позволяет реконструировать экосистемы прошлого, используя палеонтологические данные (анализ пыльцы, ископаемые остатки и т. д.) и сведения о современных экосистемах.

Исторический подход. Историческая экология изучает изменения, связанные с развитием человеческой цивилизации и технологии, их возрастающее влияние на природу, охватывая период от неолита до наших дней. Используя исторический подход, можно выявлять долговременные экологические тенденции, которые невозможно установить толь-

ко путем изучения современных экосистем. Таковы, например, изменение климата, конвергентная эволюция, расселение видов растений и животных. Исторический подход дает больше новых теоретических идей в сравнении с анализом местообитаний.

В последние десятилетия XX в. успехи техники дали возможность на количественном уровне изучать большие, сложные (экологические) системы. Необходимыми инструментами для этого послужили метод меченых атомов, новые физико-химические методы (спектрометрия, колориметрия, хроматография и др.), дистанционные методы зондирования, автоматический мониторинг, математическое моделирование и т. д. Это позволило ученым разных стран, работающим с 1964 г. по общей Международной биологической программе (МБП), подсчитать максимальную биологическую продуктивность всей нашей планеты или тот природный фонд, которым располагает человечество, и максимально возможные нормы изъятия продукции для нужд растущего населения Земли. Конечной целью МБП было выявление качественного и количественного распределения и воспроизводства органического вещества в интересах использования их человеком. Итоги работы ученых по МБП поставили перед современным обществом актуальнейшую задачу предотвращения возможных нарушений биологического равновесия в масштабах всей планеты.

1.3. Структура экологии и ее связь с другими научными дисциплинами

Экология как наука сложна и многогранна. Основными разделами современной экологии являются: общая (теоретическая) экология, включающая биоэкологию, геоэкологию, экологию человека, социальную экологию, и прикладная экология.

Каждый раздел имеет свои подразделы и связи с другими частями экологии и смежными науками.

Общая экология объединяет разнообразные экологические знания на едином научном фундаменте. Ее ядром является *теоретическая экология*, которая устанавливает общие закономерности функционирования экологических систем. Многие природные экологические процессы происходят очень медленно и обусловлены множеством факторов. Для изучения их механизмов недостаточно одних натурных наблюдений, нужен эксперимент.

Экспериментальная экология обеспечивает методическим инструментарием различные разделы науки. Однако вследствие ограниченности возможностей эксперимента в экологии широко применяется моделирование, в частности математическое. Вместе с обработкой информации и количественным анализом фактического материала оно входит в раздел теоретической экологии, который называют *матема-*

тической экологией.

Биоэкология – «классическая» экология, сформировавшаяся в рамках биологии, представляет собой достаточно цельную область естествознания. Она посвящена взаимодействиям со средой надорганизменных биологических систем всех уровней. Именно в биоэкологии на основе изучения роли потоков веществ, энергии и информации в жизнедеятельности организмов формируется представление об экологии как об экономике природы.

В ней выделяются:

• экология отдельных особей как представителей определенного вида организмов – *аутоэкология*;

• экология генетически однородных групп организмов одного вида, имеющих общее место обитания, – *популяционная экология* (*демэкология*);

• экология многовидовых сообществ, биоценозов – *синэкология*;

• учение об экологических системах – *биогеоценология*.

Другой принцип деления относится к таксономическим группам организмов – царствам бактерий, грибов, растений, животных и к более мелким систематическим категориям: типам, классам, отрядам. Например, экология водорослей, экология насекомых, экология птиц, экология китов и т. п.

Еще один раздел составляет *эволюционная экология* – учение о роли экологических факторов в эволюции.

Подразделение также производится:

• по типу среды обитания – наземной (суши), почвенной, пресноводной, морской;

• принадлежности сообществ организмов к разным природно-климатическим зонам (экология тундры, тайги, степей, пустынь, гор, тропических лесов);

• типам ландшафтов (экология речных долин, морских берегов, болот, островов, коралловых рифов и т. п.). Эту совокупность приложений иногда называют *географической экологией* или *геоэкологией*.

На стыке биоэкологии и геохимии Земли, а также на основе изучения роли живых организмов в планетарной трансформации солнечной энергии и круговорота химических элементов возникло *учение о биосфере* – глобальной экологической системе. Современная глобалистика существенно расширила горизонты экологии и усилила ее проблемную направленность.

В сумму экологических знаний, несколько отдельно от традиционной биоэкологии, входит *экология человека* – комплекс дисциплин, исследующих взаимодействие человека как индивида (биологической особи) и личности (социального субъекта) с окружающей его природной и преобразованной им самим средой. Важной особенностью экологии человека является социобиологический подход – правильное уравновешивание биологических и социальных аспектов.

Социальная экология как часть экологии человека – это

объединение научных отраслей, изучающих связь общественных структур (начиная с семьи и других малых общественных групп) с природной и социальной средой их окружения. К такому объединению относятся экология народонаселения – *экологическая демография* и *экология человеческих популяций*. При этом рассматривается как влияние среды на общество, так и воздействие общества на среду.

Прикладная экология – большой комплекс дисциплин, связанных с различными областями человеческой деятельности и взаимоотношений между человеческим обществом и природой. Она формирует экологические критерии экономики, исследует механизмы антропогенных воздействий на природу и окружающую человека среду, следит за ее качеством, обосновывает нормативы рационального использования природных ресурсов, осуществляет экологическую регламентацию хозяйственной деятельности, контролирует экологическое соответствие различных планов и проектов, разрабатывает технические средства охраны окружающей среды и восстановления нарушенных человеком природных систем. Выделяются следующие разделы прикладной экологии: инженерная, сельскохозяйственная, биоресурсная и промысловая, коммунальная, медицинская и др.

Инженерная экология – сравнительно новое направление экологической науки, изучающее взаимодействия техники и природы, закономерности формирования региональных и локальных природно-технических систем и способы управ-

ления ими в целях защиты природной среды и обеспечения экологической безопасности. Инженерная экология призвана обеспечить соответствие техники и технологии промышленных объектов экологическим требованиям. В ее сферу входит комплекс взаимосвязанных задач:

• регламентация экологически безопасного производственного освоения территорий, размещения и строительства хозяйственных объектов;

• оптимизация отраслевой структуры производства;

• определение допустимой техногенной нагрузки на территории, контроль и регламентация материально-энергетических потоков производства и техногенных эмиссий (т. е. испускания, выброса побочных продуктов) от различных инженерных объектов;

• экологизация производства, создание ресурсосберегающих и малоотходных технологий, экологически чистых материалов и продуктов производства;

• экологическая безопасность территориальных промышленных комплексов, производственных процессов, сооружений, машин и изделий;

• инженерно-экологическое обеспечение производства, разработка методов инженерно-экологической профилактики, восстановления и реконструкции ландшафтов.

Центральное место в сфере инженерной экологии занимает п р о м ы ш л е н н а я экология – область прикладной экологии, которая изучает воздействия промышленно-

сти на природу, окружающую человека среду, разрабатывает средства регламентации этих воздействий и защиты от них окружающей среды. С промышленной экологией тесно связаны экологические аспекты энергетики, транспорта, строительства и других отраслей экономики. Инженерной экологии приходится также иметь дело с влиянием экологических факторов и различных живых организмов на инженерные объекты.

Сельскохозяйственная экология в своей значительной части сливается с биологическими основами земледелия и животноводства (экология сельскохозяйственных животных). Экосистемный подход обогащает агробиологию принципами и средствами рациональной эксплуатации земельных ресурсов, повышения продуктивности и получения экологически чистой продукции.

Биоресурсная и *промысловая экология* изучает условия, при которых эксплуатация биологических ресурсов природных экосистем (лесов, континентальных водоемов, морей, океанов) не приводит к их истощению и нарушению, утрате видов, уменьшению биологического разнообразия. В задачи этой дисциплины входят также разработка методов восстановления и обогащения биоресурсов, научное обоснование интродукции и акклиматизации растений и животных, создания заповедников.

Экология поселений, урбоэкология, коммунальная экология – разделы прикладной экологии, посвященные особен-

ностям и влияниям различных факторов искусственно преобразованной среды обитания людей в населенных пунктах, городах, жилищах.

Медицинская экология – область изучения экологических условий возникновения, распространения и развития болезней человека, в том числе острых и хронических заболеваний, обусловленных природными факторами и неблагоприятными техногенными воздействиями среды. Медицинская экология включает в качестве раздела р е к р е а ц и о н н у ю экологию, т. е. экологию отдыха и оздоровления людей, смыкающуюся с курортологией.

Таким образом, экологизации подверглись многие науки и сферы практической деятельности. В их пограничных зонах возникают новые дисциплины. Геоэкология тесно взаимодействует с *биогеографией* – наукой о географическом распределении живых организмов; многие разделы этих дисциплин накладываются друг на друга. Это же можно сказать и об экологии человека, с одной стороны, и социологии, антропологии, – с другой.

Еще теснее переплетаются с родственными дисциплинами ветви прикладной экологии. Ее экономические аспекты изучаются быстро развивающейся экономикой природопользования. Уже упомянута связь сельскохозяйственной экологии с агробиологией. Экология города имеет много общего с коммунальной гигиеной. Медицинская экология в большой мере опирается на токсикологию, патологию, био-

химию, эпидемиологию. Большинство требований промышленной экологии совпадает с нормами безопасности и культуры производства, гигиены труда и производственной санитарии, эргономики и безопасности жизнедеятельности. Происходит интеграция знаний со взаимным обогащением наук в пограничных областях.

Размах экологизации указывает на то, что экология претендует на лидирующее положение в современной науке и способствует синтезу фундаментальных знаний о природе и обществе. По выражению Н.Ф. Реймерса (1994) экология «выросла из коротких штанишек, надетых на нее Э. Геккелем, но еще не удостоилась нового костюма» – научного признания, соответствующего ее общественной значимости. Формирование фундаментальных теоретических основ экологии находится еще в самом начале.

Приведенный выше перечень показывает, что по системной совокупности объектов экология – это одна из самых сложных синтетических наук, требующая универсальной подготовки и глубоких профессиональных знаний.

1.3.1. Аутэкология

Аутэкология (Schroter, 1896) изучает взаимоотношения представителей вида с окружающей его средой. Она, главным образом, определяет *пределы устойчивости и предпочтения вида* по отношению к различным экологическим

факторам и исследует действие среды на морфологию, физиологию и поведение организма.

Впервые аутэкология выделена в самостоятельный раздел экологии на III Международном ботаническом конгрессе в г. Брюсселе в 1910 г.

Основными объектами аутэкологии являются вид, особь, организм, среда их обитания, а также факторы среды и их влияние на живые организмы.

1.3.1.1. Вид, особь, организм

Многообразие жизни на Земле представлено организмами различного уровня сложности.

Организм – живое тело, обладающее совокупностью свойств, отличающих его от неживой материи. Организмы представлены отдельно существующими особями. Организм как отдельная особь входит в состав вида и популяции, являясь структурной единицей популяционно-видового уровня жизни.

Особь – элементарная единица жизни, экземпляр живого, имеющий все признаки, свойственные виду, к которому он принадлежит, и, вместе с тем, отличающийся специфическими генетическими и фенотипическими особенностями.

Организмы являются одним из главных предметов изучения в биологии. Для удобства рассмотрения все организмы распределяются по разным группам и категориям, что со-

ставляет биологическую систему их классификации. Самое общее деление организмов основывается на наличии или отсутствии клеточного ядра. По числу составляющих организм клеток их делят на внесистематические категории одноклеточных и многоклеточных. Особое место между ними занимают колонии одноклеточных.

Формирование целостного многоклеточного организма – процесс, состоящий из дифференцировки структур (клеток, тканей, органов) и функций и их интеграции как в онтогенезе, так и в филогенезе. Многие организмы объединены во внутривидовые сообщества (например, семья или рабочий коллектив у людей).

Биологический вид является основной структурной единицей в системе живых организмов.

Вплоть до XVII в. исследователи опирались на представление о виде, созданное еще Аристотелем, который воспринимал виды как совокупности сходных особей. Термин «вид» (от лат. *species* – взгляд, образ) указывает на способ выделения этих совокупностей – по их морфологическому сходству. Такой подход к трактовке и изучению видов без особых принципиальных изменений использовался многими выдающимися биологами, включая К. Линнея.

Выделение видов в то время происходило на основе различий между особями по ограниченному числу внешних признаков. Этот метод получил название *типологического подхода*. Отнесение особи к тому или иному виду осуществ-

лялось на основе сличения ее признаков с описаниями уже известных видов. Если признаки данной особи не удавалось соотнести ни с одним из существующих видовых диагнозов, то по данному экземпляру (он получал название типового) описывался новый вид. Иногда это приводило к тому, что самцы и самки одного вида описывались как разные виды.

К концу XIX в., когда разнообразие птиц и млекопитающих было достаточно полно изучено на значительной территории Земли, стали очевидны недостатки типологического подхода. Выяснилось, что животные из разных мест порой хоть и незначительно, но достаточно надежно отличаются друг от друга. В соответствии с установленными правилами им надо было присваивать статус самостоятельных видов. Число новых видов росло лавинообразно.

Дальнейшие исследования в области таксономии привели к формированию *биологической концепции вида*.

В XX в. с развитием генетики и синтетической теории вид стали рассматривать как группу популяций с общим уникальным генофондом, обладающую собственной системой защиты целостности своего генофонда. Таким образом, типологический подход к выделению видов сменился *эволюционным*: виды определяются не различием, а обособленностью. Популяциям вида, морфологически отличным друг от друга, но способным свободно скрещиваться друг с другом, придается статус *подвидов*. Эта система взглядов легла в основу биологической концепции вида, получившей мировое

признание благодаря заслуге Э. Майра. Смена концепций вида соединила представления о морфологической обособленности и эволюционной изменяемости видов и позволила с большей объективностью подойти к задаче описания биологического разнообразия. Согласно современному определению *вид* – это совокупность географически и экологически близких популяций, особи которых обладают общими морфофизиологическими признаками, способны в природных условиях скрещиваться между собой, но биологически изолированы от популяций других видов.

Современная биология разработала ряд критериев, которые позволяют отличать один вид от другого.

К р и т е р и и в и д а – это разнообразные таксономические (диагностические) признаки, которые характерны для одного вида, но отсутствуют у других видов.

Комплекс признаков, по которому можно надежно отличить один вид от других видов, называется *видовым радикалом* (Н.И. Вавилов).

Критерии вида делят на основные (которые используются практически для всех видов) и дополнительные (которые трудно использовать для всех видов).

Основные критерии вида. 1. *Морфологический критерий* основан на существовании морфологических признаков, характерных для одного вида, но отсутствующих у других видов. Например, у гадюки обыкновенной ноздря находится в центре носового щитка, а у всех других гадюк (носатая,

малоазиатская, степная, кавказская, гюрза) ноздря смещена к краю носового щитка.

Таким образом, близкие виды могут отличаться по малозаметным признакам. Существуют *виды-двойники*, настолько схожие, что использовать морфологический критерий для их разграничения очень трудно. Например, комар малярийный на самом деле представлен девятью очень сходными видами, которые различаются морфологически лишь по строению репродуктивных структур; окраске яиц (у одних видов гладко-серая, у других – с пятнами или полосами), числу и ветвистости волосков на конечностях у личинок, размерам и форме чешуек крыла.

У животных виды-двойники встречаются среди грызунов, птиц, многих низших позвоночных (рыб, амфибий, рептилий), многих членистоногих (ракообразных, клещей, бабочек, двукрылых, прямокрылых, перепончатокрылых), моллюсков, червей, кишечнополостных, губок и др.

Не существует четкого различия между обыкновенными видами (морфовидами) и видами-двойниками: просто у видов-двойников морфологические различия выражены в минимальной степени. Очевидно, образование видов-двойников подчиняется тем же закономерностям, что и видообразование в целом, а эволюционные изменения в группах видов-двойников происходят с той же скоростью, что и у морфовидов.

Виды-двойники, будучи подвергнуты тщательному иссле-

дованию, обычно обнаруживают различия в целом ряду мелких морфологических признаков (например, самцы насекомых, принадлежащие к разным видам, четко различаются по строению копулятивных органов).

Перестройка генотипа (генофонда), приводящая к взаимной репродуктивной изоляции, не обязательно сопровождается видимыми изменениями морфологии.

У животных виды-двойники чаще встречаются, если морфологические различия меньше влияют на образование брачных пар (например, если при узнавании используется обоняние или слух). Если же животные больше полагаются на зрение (большинство птиц), то виды-двойники встречаются реже. Устойчивость морфологического сходства видов-двойников обусловлена существованием определенных механизмов *морфогенетического гомеостаза*.

В то же время в пределах видов существуют значительные индивидуальные морфологические различия. Например, гадюка обыкновенная представлена множеством цветовых форм (черные, серые, голубоватые, зеленоватые, красноватые и другие оттенки). Однако эти признаки не могут использоваться для разграничения видов, так как они обусловлены особенностями среды обитания.

2. *Географический критерий* основан на том, что каждый вид занимает определенную территорию (или акваторию) – *географический ареал*. Например, в Европе одни виды малярийного комара (род *Anopheles*) населяют Средиземноморье,

другие – горы Европы, Северную Европу, Южную Европу.

Однако географический критерий не всегда применим. Ареалы разных видов могут перекрываться, и тогда один вид плавно переходит в другой. В этом случае образуется цепь викарирующих видов, границы между которыми часто можно установить только путем специальных исследований (чайка серебристая, клуша западная и калифорнийская).

3. *Экологический критерий* основан на том, что два вида не могут занимать одну экологическую нишу, а каждый вид характеризуется своими собственными отношениями со средой обитания. У видов, характеризующихся специфическими биотическими связями (паразитических видов, переносчиков заболеваний, комменсалов, симбионтов), широко используется их приуроченность к определенному хозяину. Например, виды-двойники, ранее известные под общим названием комар малярийный, характеризуются разной пищевой базой: одни виды нападают на млекопитающих, другие – на птиц, третьи – на пресмыкающихся; одни виды переносят малярию, причем для человека опасен только один вид, а другие – не переносят.

Для животных вместо понятия *экологическая ниша* часто используется понятие *адаптивная зона*, а для растений – *эдафо-фитоценотический ареал*.

Адаптивная зона – это определенный тип местообитаний с характерной совокупностью специфических экологических условий, включающих тип среды обитания (вод-

ная, наземно-воздушная, почва, организм) и его частные особенности (например, в наземно-воздушной среде обитания – суммарное количество солнечной радиации, количество осадков, рельеф, циркуляция атмосферы, распределение этих факторов по сезонам и т. д.). В биогеографическом аспекте адаптивным зонам соответствуют крупнейшие подразделения биосферы – *биомы*, которые представляют собой совокупность живых организмов в сочетании с определенными условиями их обитания в обширных ландшафтно-географических зонах. Однако различные группы организмов по-разному используют ресурсы среды обитания, по-разному адаптируются к ним. Поэтому в пределах биома хвойно-широколиственной зоны лесов умеренного пояса можно выделить адаптивные зоны крупных стерегущих хищников (рысь), крупных догоняющих хищников (волк), мелких древеснолазающих хищников (куница), мелких наземных хищников (ласка) и т. д. Таким образом, адаптивная зона – это экологическое понятие, занимающее промежуточное положение между средой обитания и экологической нишей.

Эдафо-фитоценотический ареал – это набор биокосных (почвенных) факторов (механический состав почв, рельеф, характер увлажнения, воздействие растительности и деятельности микроорганизмов) и биотических (совокупности видов растений, которые составляют непосредственное окружение интересующего нас вида).

Однако в пределах одного вида разные особи могут зани-

мать разные экологические ниши. Группы таких особей называются *экотипами*. Например, один экотип сосны обыкновенной населяет болота (сосна болотная), другой – песчаные дюны, третий – выровненные участки боровых террас, но все они относятся к одному виду.

Совокупность экотипов, образующих единую генетическую систему, т. е. способных скрещиваться между собой с образованием полноценного потомства, называется *экови-дом*.

Дополнительные критерии вида: 1. *Физиолого-биохимический критерий* основан на том, что разные виды могут различаться по аминокислотному составу белков. В то же время в пределах вида существует изменчивость по структуре многих ферментов (белковый полиморфизм), а разные виды могут иметь сходные белки.

2. *Цитогенетический* (*кариотипический*) *критерий* основан на том, что каждый вид характеризуется определенным к а р и о т и п о м – числом и формой метафазных хромосом. Однако у разных видов могут быть очень сходные кариотипы. В то же время в пределах одного вида может наблюдаться хромосомный полиморфизм. У некоторых видов существуют хромосомные расы, например у черной крысы – 42-хромосомная (Азия, Маврикий), 40-хромосомная (Цейлон) и 38-хромосомная (Океания).

3. *Физиолого-репродуктивный критерий* основан на том, что особи одного вида могут скрещиваться между собой с

образованием плодовитого потомства, похожего на родителей, а особи разных видов, обитающих совместно, либо не скрещиваются между собой, либо их потомство оказывается бесплодным.

Однако известно, что в природе часто распространена межвидовая гибридизация: у многих растений (например, ивы), ряда видов рыб, земноводных, птиц и млекопитающих (например, волк и собака).

В то же время в пределах одного вида могут существовать группировки, репродуктивно изолированные друг от друга. Тихоокеанские лососи (горбуша, кета и др.) живут два года и нерестятся только перед смертью. Следовательно, потомки особей, отметавших икру в 1990 г., будут размножаться только в 1992, 1994, 1996 г. («четная» раса), а потомки особей, отметавших икру в 1991 г., будут размножаться только в 1993, 1995, 1997 г. («нечетная» раса). «Четная» раса не может скрещиваться с «нечетной».

4. *Этологический критерий* связан с межвидовыми различиями в поведении у животных. У птиц для распознавания видов широко используется анализ песен; насекомые часто различаются по характеру издаваемых звуков; виды североамериканских светляков различаются по частоте и цвету световых вспышек и т. д.

5. *Исторический критерий* основан на изучении истории вида или группы видов, носит комплексный характер, поскольку включает сравнительный анализ исторических из-

менений условий среды и образования современного ареала вида, эволюции вида.

Следует отметить, что, несмотря на выделение основных и дополнительных критериев вида, ни один из рассмотренных критериев вида не является главным или наиболее важным.

Для четкого разделения видов необходимо их тщательное изучение по всем критериям, что особенно важно для нужд прикладной экологии.

1.3.1.2. Среда обитания видов, особей и организмов

Все разнообразие природных условий, которое встречается на Земле, называют *средой жизни*. На нашей планете живые организмы освоили четыре основные среды жизни: водную, наземно-воздушную, почвенную и организменную.

Считается, что первой средой жизни на Земле стала вода. Затем живые организмы освоили наземно-воздушную среду, создали и заселили почву. Организменную среду освоили паразиты и симбионты.

Живые организмы могут существовать в одной или нескольких средах жизни.

Своеобразие условий каждой среды жизни обусловило своеобразие живых организмов, свойственное разным средам. У всех организмов в процессе эволюции выработались специфические морфологические, физиологические, пове-

денческие и другие приспособления к обитанию в своей среде. В свою очередь, все среды жизни, обеспечивая необходимыми условиями живущие в них организмы, постоянно претерпевают существенные изменения от жизнедеятельности этих организмов (табл. 1.1).

Таблица 1.1. Сравнительная характеристика сред жизни и адаптации к ним живых организмов

Среда	Характеристика	Адаптации организмов к среде
Водная	Высокая плотность, теплопроводность, прозрачность, сильные перепады давления, слабая аэрация, освещенность убывает с глубиной, относительно однородная (гомогенная) в пространстве и стабильная во времени	Обтекаемая, продолговатая форма тела, плавучесть, наличие слизистых покровов, развитие воздухоносных полостей, осморегуляция
Наземно-воздушная	Обилие света и кислорода, низкая плотность воздуха, резкие колебания температуры, высокая подвижность атмосферы, дефицит влаги, гетерогенная. Наиболее сложная как по свойствам, так и по разнообразию в пространстве	Выработка опорного скелета, механизмов терморегуляции, экономного расходования воды, высокая эффективность окислительно-восстановительных процессов, развиты органы усвоения атмосферного кислорода
Почвенная	Дефицит или полное отсутствие света, высокая плотность, недостаток или избыток влаги, недостаток кислорода, сравнительно высокое содержание углекислого газа, рыхлая структура субстрата, заполненная смесью газов и водой. Создана живыми организмами	Вальковатая форма тела, малые размеры, прочные покровы тела, кожное дыхание, редукция органов зрения, у некоторых имеется копательный аппарат, развита мускулатура
Организменная	Наличие легкоусвояемой пищи, постоянство температурного, осмотического, солевого режимов, отсутствие угрозы высыхания, защищенность от врагов, нехватка кислорода, ограниченность жизненного пространства	Упрощение всех систем органов, редукция некоторых из них, появление органов прикрепления, высокая плодовитость, сложные циклы развития со сменой одного или нескольких хозяев

Влияние среды на организмы обычно оценивают через отдельные факторы, которые называются *экологическими факторами среды* (подробно будут рассмотрены в гл. 2).

Водная среда. Гидросфера как водная среда жизни занимает около 71 % площади и приблизительно 1/800 часть объема земного шара. Основное количество воды (более 94 %) сосредоточено в морях и океанах.

В океане с входящими в него морями прежде всего различают две экологические области: толщу воды – *пелагиаль* и дно – *бенталь*. В зависимости от глубины бенталь делится на с у б л и т о р о л ь н у ю зону – область плавного понижения суши до глубины 200 м; б а т и а л ь н у ю – область крутого склона и а б и с с а л ь н у ю зону – океанического ложа со средней глубиной 3–6 км. Более глубокие области бентали, соответствующие впадинам океанического ложа (6–10 км), называют *ультраабиссалью*. Кромка берега, заливаемая во время приливов, называется *литоралью*. Часть берега выше уровня приливов, увлажняемая брызгами прибоя, получила название *супралиторали*.

Открытые воды Мирового океана также делятся на зоны по вертикали соответственно зонам бентали: *типелигиаль, батипелагиаль, абиссопелагиаль* (рис. 1.2).

Характерной чертой водной среды является ее подвижность, особенно в проточных, быстро текущих ручьях и реках.

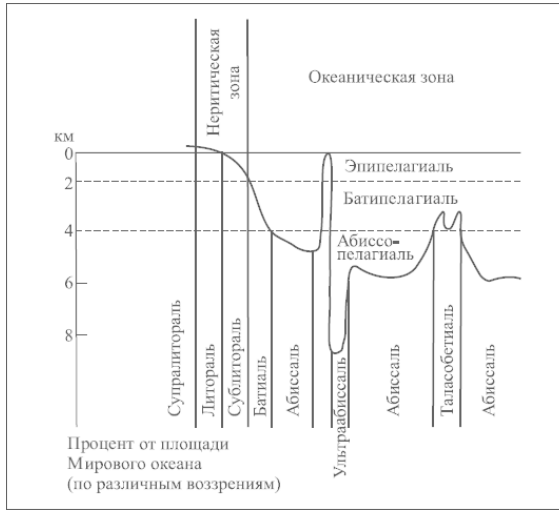


Рис. 1.2. Вертикальная экологическая зональность океана (по Н.Ф. Реймерсу, 1990)

В морях и океанах наблюдаются приливы и отливы, мощные течения, штормы. В озерах вода перемещается под действием температуры и ветра.

В водной среде обитает примерно 150 000 видов животных (около 7 % от общего их количества) и 10 000 видов растений (8 %), хотя по последним данным считается, что в водной среде могут обитать порядка 2,2 млн видов живых организмов.

Толща воды, или *пелагиаль* (от греч. *pelagos* – море), заселена пелагическими организмами, которые обладают спо-

собностью плавать или удерживаться в определенных слоях. Эти организмы подразделяются на две группы: *нектон* и *планктон*. Третью экологическую группу – *бентос* – образуют обитатели дна. Организмы, располагающиеся на поверхности воды, составляют особую группу – *нейстон*. Организмы, часть тела которых находится над поверхностью воды, а другая – в воде, получили название *плейстон*.

В пресноводных водоемах различают планктон, нектон и бентос.

Водные растения в зависимости от образа жизни подразделяют на две основные экологические группы: *гидрофиты* – растения, погруженные в воду только нижней частью и обычно укореняющиеся в грунте, и *гидатофиты* – растения, которые полностью погружены в воду, иногда плавающие на поверхности или имеющие плавающие листья.

В жизни водных организмов большую роль играют вертикальное перемещение и плотность воды, температурный, световой, солевой, газовый (содержание кислорода и углекислого газа) режимы, концентрация водородных ионов (pH).

Вода является более стабильной средой, в которой ее физические параметры претерпевают сравнительно незначительные колебания, поэтому водные организмы обладают по сравнению с наземными меньшей *экологической пластичностью*. Пресноводные растения и животные более пластичны, чем морские, так как пресная вода как среда жизни более

изменчива.

Экологическая пластичность является важным регулятором расселения организмов. Доказано, что гидробионты с высокой экологической пластичностью распространены более широко (например, элодея). А рачок артемия (*Artemia solina*), живущий в небольших водоемах с очень соленой водой, является типичным представителем водной фауны с узкой экологической пластичностью.

Экологическая пластичность также зависит от возраста и фазы развития организма. Например, морской брюхоногий моллюск *Littorina* во взрослом состоянии при отливах ежедневно длительное время обходится без воды, однако его личинки ведут исключительно планктонный образ жизни и не переносят высыхания.

У организмов водной среды выработались специфические анатомические, морфофизиологические и поведенческие адаптации к обитанию в ней.

Наземно-воздушная среда. В ходе эволюции наземно-воздушная среда была освоена позднее, чем водная, хотя в настоящее время в ней обитает значительная часть живых организмов, в том числе и человек. До настоящего времени не известно точное количество видов, обитающих в этой среде.

Особенностью наземно-воздушной среды жизни является то, что организмы в ней окружены газообразной средой, характеризующейся низкими влажностью, плотностью и дав-

лением, высоким содержанием кислорода.

В наземно-воздушной среде действующие экологические факторы имеют ряд характерных особенностей: более высокую интенсивность света в сравнении с другими средами, значительные колебания температуры, изменение влажности в зависимости от географического положения, сезона и времени суток.

В процессе эволюции у живых организмов наземно-воздушной среды выработались характерные анатомо-морфологические, физиологические, поведенческие и другие адаптации. Например, появились органы, которые обеспечивают непосредственное усвоение атмосферного кислорода в процессе дыхания (легкие и трахеи животных, устьица растений). Получили сильное развитие скелетные образования (скелет животных, механические и опорные ткани растений), которые поддерживают тело в условиях незначительной плотности среды. Выработались приспособления для защиты от неблагоприятных факторов, такие как периодичность и ритмика жизненных циклов, сложное строение покровов, механизмы терморегуляции и др. Сформировалась тесная связь с почвой (конечности животных, корни растений), выработалась подвижность животных в поисках пищи, появились летающие животные, переносимые воздушными течениями семена, плоды и пыльца растений.

Почвенная среда. *Почва* (*эдасфера, педосфера*) – это верхняя оболочка суши, которая сформировалась в истори-

чески обозримое время с появлением сухопутной жизни на планете. Впервые на вопрос о происхождении почвы ответил М.В. Ломоносов («О слоях земли»): «…почва произошла от согнития животных и растительных тел … долготою времени…». Великий русский ученый В.В. Докучаев (1899) впервые назвал почву самостоятельным природным телом и доказал, что почва есть «…такое же самостоятельное естественно-историческое тело, как любое растение, любое животное, любой минерал … оно есть результат, функция совокупной, взаимной деятельности климата данной местности, ее растительных и животных организмов, рельефа и возраста страны…, наконец, подпочвы, т. е. грунтовых материнских горных пород. … Все эти агенты-почвообразователи, в сущности, совершенно равнозначные величины и принимают равноправное участие в образовании нормальной почвы…».

В современной трактовке принято следующее определение почвы – это все поверхностные слои горных пород, переработанные и измененные совместным воздействием климата (свет, тепло, воздух, вода), растительных и животных организмов.

Основными структурными элементами почвы являются: минеральная основа, органическое вещество, воздух и вода.

М и н е р а л ь н а я о с н о в а (скелет), составляющая 50–60 % всей почвы, – это неорганическое вещество, образовавшееся в результате разрушения подстилающей горной (ма-

теринской, почвообразующей) породы за счет ее выветривания. Размеры скелетных частиц могут варьироваться от валунов и камней до мельчайших песчинок и илистых частиц.

Скелетный материал обычно произвольно разделяют на мелкий грунт (частицы менее 2 мм) и более крупные фрагменты. Частицы меньше 1 мкм в диаметре называют *коллоидными*.

Механические и химические свойства почвы в основном определяются теми веществами, которые относятся к мелкому грунту.

Физико-химические свойства почв обусловлены составом почвообразующих пород. От соотношения в почве глины и песка, размеров фрагментов зависят проницаемость и пористость почвы, обеспечивающие циркуляцию как воды, так и воздуха. В умеренном климате идеально, если почва образована равными количествами глины и песка, т. е. представляет суглинок. В этом случае почвам не грозит ни переувлажнение, ни пересыхание. И то и другое одинаково губительно как для растений, так для и животных.

О р г а н и ч е с к о е в е щ е с т в о составляет до 10 % почвы и образуется из отмершей биомассы (опад листьев, ветвей и корней, валежные стволы, отмершие травы, организмы погибших животных), переработанной в почвенный гумус микроорганизмами, некоторыми группами животных и растений.

Каждому типу почв соответствует определенный живот-

ный мир и определенная растительность. Совокупность живущих в почве организмов называют *эдафоном*.

Для растений имеет значение наличие достаточного количества питательных веществ в почве, влажность, кислотность (соленость), структура почвы. Эти факторы определяют видовое разнообразие и плотность распределения растительного сообщества на поверхности и верхних горизонтах почвы.

Для животных важны такие характеристики, как структура, влажность, температура почвы.

Организменная среда. Организменная среда обитания – среда, образуемая самими живыми организмами, в которых обитают другие организмы; обладает следующими особенностями:

- отсутствие света и атмосферного воздуха;
- практически постоянная температура;
- высокая влажность;
- обилие питательных веществ;
- агрессивная реакция организма – хозяина. Специфические особенности организменной среды обитания определили типы взаимоотношений организмов и обусловили особенности анатомических, морфофизиологических, поведенческих адаптаций.

Более подробно эти особенности будут рассмотрены далее в гл. 2.

1.3.2. Демэкология, или популяционная экология

Демэкология (от греч. *dēmos* – народ + экология), ***экология популяций*** – раздел общей экологии, изучающий динамику численности популяций, внутрипопуляционные группировки и их взаимоотношения, а также условия, при которых формируются популяции. Демэкология описывает колебания численности различных видов под воздействием экологических факторов и устанавливает их причины, рассматривает особь не изолированно, а в составе группы таких же особей, занимающих определенную территорию и относящихся к одному виду.

1.3.2.1. Популяция

Термин «популяция» был введен в экологию в 1903 г. датским ученым В. Иогансеном для обозначения «естественной смеси особей одного и того же вида, неоднородной в генетическом отношении». Он впервые применил комплекс генетических и статистических методов для изучения структуры популяции самооплодотворяющихся (самоопыляющихся) организмов. Объектом исследования стали популяции самоопылителей, которые можно было легко разложить на группы потомков отдельных самоопыляющихся растений,

т. е. произвести выделение *чистых линий*. Анализу подверглась масса семян фасоли *Phaseolus vulgaris*. В настоящее время известно, что масса семян определяется полигенно и в сильной степени подвержена влиянию факторов внешней среды.

Иогансен провел взвешивание семян одного сорта фасоли и построил вариационный ряд по этому показателю. Масса варьировала в пределах от 150 до 750 мг. В дальнейшем семена массой 250–350 и 550–650 мг были высеяны отдельно. С каждого выросшего растения семена были вновь взвешены. Тяжелые (550–650 мг) и легкие (250–350 мг) семена, выбранные из сорта, представляющего популяцию, дали растения, семена которых отличались по массе: средняя масса семян растений, выросших из тяжелых семян, составила 518,7 мг, а из легких – 443,4 мг. Этим было показано, что сорт – популяция фасоли – состоит из генетически различных растений, каждое из которых может стать родоначальником чистой линии. На протяжении 6–7 поколений Иогансен отбирал тяжелые и легкие семена с каждого растения в отдельности. Ни в одной линии не произошло сдвига массы семян. Изменчивость размеров семян внутри чистой линии была *ненаследственной*, или *модификационной*.

Таким образом, Иогансен генетически неоднородные (гетерогенные) популяции противопоставлял однородным *чистым линиям* (или клонам), в которых невозможен отбор вследствие отсутствия выбора.

Вскоре подобные исследования были выполнены и для перекрестно-оплодотворяющихся организмов (работы Д. Джонса и Е. Иста с табаком).

Английский математик Г. Харди (1908) сформулировал понятия *панмиксии* (свободного скрещивания) и создал математическую модель для описания генетической структуры *панмиктической популяции*, т. е. популяции свободно скрещивающихся раздельнополых организмов. Немецкий врач-антропогенетик В. Вайнберг (1908) независимо от Харди создал сходную модель панмиктической популяции.

Учение о неоднородности популяций развил российский генетик С.С. Четвериков. Его работой «О некоторых аспектах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики» (1926) было положено начало современной эволюционной и популяционной генетики. В 1928 г. А.С. Серебровский создает учение о генофонде.

В течение 1920–1950-х гг. в англоязычных странах формируется понятие *идеальной популяции*, и на основании этого понятия интенсивно развивается математическая генетика (С. Райт, Р. Фишер, Д. Холдейн и др.).

В нашей стране учение о популяциях развивалось в работах И.И. Шмальгаузена (популяция рассматривалась как элементарная единица эволюционного процесса), А.Н. Колмогорова (анализировались случайные процессы в популяциях) и других ученых. Однако в большинстве случаев популяция рассматривалась с общебиологической точки зрения

(например, как форма существования вида – С.С. Шварц).

Лишь в 1960–1970 гг., благодаря работам Н.В. Тимофеева-Ресовского и его сотрудников формируется синтетический подход к определению популяции как эколого-генетической системы.

В настоящее время существует три основных подхода к определению понятия «популяция»: экологический, генетический и синтетический.

Экологический подход. С точки зрения экологии, *популяцией* является совокупность особей одного вида в пределах одного биоценоза (фитоценоза), т. е. целостная внутривидовая группировка, которой соответствует минимальная реализованная экологическая ниша. Такую группу особей иначе называют *экологической* или *локальной популяцией*, а также (для растений) *ценотической популяцией* или *ценопопуляцией*.

Р. Дажо (1975) трактует понятие «популяция» как «… совокупность особей одного вида, живущих на территории, границы которой обычно совпадают с границами биоценоза, включающего данный вид».

Ю. Одум (1971, 1975) определяет популяцию как «… группу особей одного вида (или иные группы, в которых организмы могут обмениваться генетической информацией), занимающую определенное пространство…».

Таким образом, популяция представляет собой множество особей, объединенных в пространственно-временном и

экологическом отношении.

Генетический подход. С точки зрения генетики, *популяция* – это генетическая система, обладающая исторически сложившейся генетической структурой. Основные положения популяционной генетики возникли на основании изучения природных и модельных популяций высших раздельнополых животных (моллюсков, насекомых, позвоночных), которые воспроизводят себя с помощью нормального полового размножения – *амфимиксиса*, или объединения женских и мужских гамет.

В таких случаях группировка особей, способных скрещиваться между собой и производить полноценное (т. е. жизнеспособное и плодовитое) потомство, называется *генетической* или *менделевской популяцией*. В свою очередь, потомки, достигшие половозрелости, также должны скрещиваться между собой и производить полноценное потомство, т. е. популяция должна существовать длительное число поколений.

Таким образом, популяция представляет собой множество особей, объединенных достаточно высокой степенью родства. В рамках генетического подхода выделяется представление об идеальной популяции.

Идеальная популяция – это абстрактное понятие, которое широко используется в моделировании микроэволюционных процессов. При описании систем скрещивания в идеальной популяции применяют понятие *панмиксии* – случайного свободного скрещивания, при котором вероятность встречи

гамет не зависит ни от генотипа, ни от возраста скрещивающихся особей. Если исключить половой отбор, то к панмиктической популяции применима *концепция гаметного резервуара*, согласно которой в популяции в период размножения формируется гаметный резервуар (*генный пул*), включающий *банк женских гамет* и *банк мужских гамет*. Если члены популяции равноудалены друг от друга, то встреча гамет и формирование зигот происходят случайным образом.

Реальные популяции в большей или меньшей степени отличаются от идеальной. Одним из наиболее существенных отличий является множество способов воспроизведения. По способу воспроизведения различают следующие типы популяций:

• *амфимиктические* – основным способом размножения является нормальное половое воспроизведение;

• *амфимиктические панмиктические* – при формировании брачных пар наблюдается панмиксия (свободное скрещивание);

• *амфимиктические инбредные* – при формировании брачных пар наблюдается близкородственное скрещивание (инбридинг, инцухт, инцест); крайним случаем близкородственного скрещивания является самооплодотворение;

• *апомиктические* – наблюдаются различные отклонения от нормального полового процесса (апомиксис, партеногенез, гиногенез, андрогенез);

• *клональные* – при отсутствии полового процесса и

размножении только вегетативным путем или с помощью спор бесполого размножения (например, конидий); частным случаем клонирования является *полиэмбриония* – развитие нескольких зародышей из одной зиготы;

• *комбинированные* – например, клонально-амфимиктические при метагенезе у кишечнополостных (чередовании бесполого и полового размножения) и гетерогонии (чередовании партеногенетического и амфимиктического поколений у червей, некоторых членистоногих и низших хордовых).

Синтетический подход. В этом случае популяция рассматривается как эколого-генетическое единство признаков и свойств. Основоположники такого подхода Н.В. ТимофеевРесовский, А.В. Яблоков (1973) дают следующее определение *популяции*: «… это минимальная самовоспроизводящаяся группа особей одного вида, на протяжении эволюционно длительного времени населяющая определенное пространство, образующая самостоятельную генетическую систему и формирующая собственную генетическую нишу». Это определение хорошо характеризует особенности синтетического подхода.

Наиболее полным и всеобъемлющим общепринятым определением популяции является в настоящее время следующее: ***популяция*** – совокупность особей одного вида, населяющих в течение неопределенно длительного периода времени определенное пространство, внутри которой осуществ-

ляется свободное скрещивание особей (панмиксия) и которая достаточно изолирована тем или иным способом от других популяций того же вида.

В некоторых случаях при изучении популяции уместно использовать понятие формы популяционного ранга.

Формой популяционного ранга (ФПР) или *группой популяционного ранга* (ГПР) называют группу особей, несколько меньшую или несколько большую, чем собственно популяция. К ФПР (ГПР) меньшим, чем собственно популяция, относятся внутрипопуляционные и внепопуляционные группировки особей одного вида, которые хотя бы частично способны к самовоспроизведению. В то же время, эти группировки недостаточно изолированы от других подобных группировок, не образуют устойчивые генетические системы и не формируют собственные экологические ниши.

К ФПР большим, чем собственно популяции, относятся популяционные системы, состоящие из нескольких популяций, связанных между собой в пространственно-генетическом и (или) историческом (микроэволюционном) отношении.

Для обозначения внутрипопуляционных группировок используют различные термины: *панмиктические единицы, соседства, демы* и др.

Отдельно выделяют *псевдопопуляции* – внутривидовые группировки, неустойчивые во времени и, как правило, не оставляющие после себя потомства. Группировки популяци-

онного ранга, внутрипопуляционные группировки и псевдопопуляции могут быть частью истинных популяций, или на их основе формируются в дальнейшем истинные популяции. Примеры таких группировок: поле пшеницы, березовая роща, колония грызунов, муравейник, население административного района (например, вороны г. Минска).

Таким образом, популяции – это надорганизменные биологические системы, которые обладают рядом свойств, не присущих отдельно взятой особи или просто группе особей. Популяция как любая сложная система характеризуется динамикой, структурой и системными (групповыми) свойствами-характеристиками.

Основные характеристики популяции. Различают ***статические*** характеристики популяции (численность, плотность, популяционный ареал) и ***динамические*** (рождаемость, смертность, относительный и абсолютный прирост численности).

Основными показателями структуры популяций является численность, распределение организмов в пространстве (популяционный ареал) и соотношение разнокачественных особей. В связи с размерами ареала популяций может значительно изменяться и численность особей в популяциях.

Популяционный ареал – территория (акватория), на которой распространена данная популяция.

Пространственный ареал, занимаемый популяцией, может быть неодинаковым как для разных видов, так и

в пределах одного вида. Величина ареала популяции в большей мере зависит от степени подвижности особей, или *радиусов индивидуальной* (*репродуктивной*) *активности*. Если такой радиус невелик, то величина популяционного ареала также невелика, и наоборот. Для животных характерен еще и *трофический ареал*, который может не совпадать с репродуктивным. Например, белый аист *Ciconia ciconia* летом обитает в Европе, а зимует в Африке, т. е. обладает огромным по протяженности трофическим ареалом, так как и на месте обитания, и во время перелетов он питается по всей территории. Однако каждая пара птиц возвращается обычно в район своего старого гнезда, а популяции аистов хотя и смешиваются на местах зимовок, но во время размножения занимают достаточно небольшую территорию. Этот пример также наглядно показывает, насколько бывает трудно определить популяционный ареал и причины, его формирующие.

У растений радиус репродуктивной активности определяется расстоянием, на которое могут распространяться вегетативные части, семена или пыльца, способные дать жизнь новым особям вида.

В зависимости от размеров пространственного ареала выделяют три основных типа популяций: элементарные, экологические и географические.

Элементарная популяция (*микропопуляция*) – элементарная группировка особей со сходными возрастами, морфологическими, физиологическими и поведенческими показате-

лями, приуроченные к микробиотопу (Н.В. Лебедев, 1976).

В состав их обычно входят генетически однородные особи. Количество элементарных популяций, на которые распадается вид, зависит от разнородности условий среды обитания: чем они однообразнее, тем меньше элементарных популяций, и наоборот. Между элементарными популяциями всегда имеются некоторые отличия, проявляющиеся в генетическом своеобразии, фенологических особенностях, способности к накоплению питательных веществ, интенсивности обмена, характере поведения, т. е. каждая элементарная популяция морфофизиологически и этологически (поведенчески) специфична. Различия между ними, прежде всего, определяются их генетическим своеобразием и средой обитания. Однако нередко смешение особей элементарных популяций, происходящее в природе, стирает границы между ними.

Экологическая популяция формируется как совокупность элементарных популяций. В основном это внутривидовые группировки, слабо изолированные от других экологических популяций вида, поэтому обмен генетической информацией между ними происходит сравнительно часто, но реже, чем между элементарными популяциями. Экологическая популяция имеет свои особые черты, отличающие ее в чем-то от другой соседней популяции. Белки (*Sciurus vulgaris*) заселяют различные типы леса, поэтому могут быть четко выделены «сосновые», «еловые», «пихтовые», «ело-

во-пихтовые» и другие их экологические популяции.

Выявление свойств отдельных экологических популяций является важной задачей в познании свойств вида и определении его роли в том или ином популяционном ареале.

Географическая популяция охватывает группу особей, населяющих территорию с географически однородными условиями существования. Такой тип популяции занимает сравнительно большой популяционный ареал, достаточно разграничен и относительно изолирован. Различаются плодовитостью, размерами особей, рядом экологических, физиологических, поведенческих и других особенностей. Для географической популяции возможен генетический обмен, хотя он происходит реже, чем в популяциях других типов. При перекрестном скрещивании особи каждой популяции приобретают общий морфологический тип, но несколько отличающийся от соседней географической популяции, с которой регулярного контакта нет.

Популяционный ареал может уменьшаться или увеличиваться, что связано с изменением условий среды и условий существования популяции. При освобождении экологической ниши одной популяцией она неизбежно и достаточно быстро занимается другими популяциями организмов разного уровня организации.

Искусственная интродукция популяции какого-то вида организмов обычно приводит к изменению популяционного ареала аборигенных популяций, вплоть до их полного исчез-

новения. Это очень важно иметь в виду при создании и развитии агробиоценозов, селитебных территорий, иных искусственных объектов.

Особи в популяции могут иметь различные типы пространственного распределения, выражающие их реакции на различные факторы, такие как наличие доступной добычи (пищи), благоприятные физические условия, конкурентные реакции и др. Выделяют следующие типы пространственного распределения особей в популяции – равномерное, случайное, регулярное и пятнистое (групповое).

Равномерное распределение особей в популяции встречается в природе достаточно редко. Чаще всего оно связано с острой конкуренцией между отдельными видами, в результате которой один вид в силу ряда причин занимает практически все экологические ниши или с искусственно созданными человеком условиями (поля сельскохозяйственных растений, выпас скота и др.).

Случайное распределение встречается только в однородной среде и у видов, не имеющих склонности к агрегации. Например, распределение рыжего мукоеда *Laemophloeus testaceus F.* в мешке с мукой совершенно случайно, однако по мере увеличения численности его популяции распределение принимает равномерный или пятнистый характер. То же самое можно сказать о большинстве видов организмов в начальной стадии освоения ими того или иного пространства.

Распределение пятнами или *группами* – наиболее часто

встречающийся тип пространственного распределения. Оно связано, прежде всего, с небольшими, но очень важными для организмов изменениями в окружающей среде или поведении. По Ю. Одуму (1986) групповое распределение обеспечивает популяции более высокую устойчивость по отношению к неблагоприятным условиям по сравнению с отдельной особью.

Знание типа распределения организмов имеет большое значение при оценке плотности популяции методом выборки (в случае группового размещения площадь выборки должна быть большая).

Возьмем n выборок. Среднее число особей в каждой выборке обозначим через m и получим рассеяние или дисперсию S^2 по формуле

$$S^2 = \frac{\sum (x - m)^2}{n - 1},$$

где x – фактическое число особей вида на каждой площадке. При равномерном распределении дисперсия S^2 равна нулю,

так как число особей в каждой выборке постоянно и равно среднему. При случайном распределении среднее m и дисперсия S^2 равны. При групповом распределении рассеяние

S^2 выше среднего и разница между ними тем больше, чем сильнее тенденция животных к образованию скоплений (Р. Дажо, 1975).

Численность популяции – это общее количество особей на данной территории или в данном объеме. Зависит от соотношения интенсивности размножения (плодовитости) и смертности. В период размножения происходит рост популяции. Смертность же, наоборот, приводит к сокращению ее численности.

Рождаемость – это способность популяции к увеличению числа особей за определенный период времени. Показатель характеризует частоту появления новых особей в популяции. Рождаемость определяют как число особей (яиц, семян и т. д.) – ΔN, родившихся (отложенных, продуцированных) в популяции за некоторый промежуток времени Δt. Различают рождаемость абсолютную и удельную.

А б с о л ю т н а я (о б щ а я) рождаемость – это число новых особей (ΔN_n), появившихся за единицу времени (Δt).

Для того чтобы удобнее было сравнивать между собой популяции разной численности, величину $\Delta N_n / N\Delta t$ обычно относят к общему числу особей N в начале промежутка времени Δt. Полученную величину $\Delta N_n / N\Delta t$ называют у д е л ь н о й рождаемостью.

Поскольку в течение исследуемого промежутка Δt величина рождаемости может меняться, этот промежуток стараются сделать по возможности короче, т. е. при $\Delta t \to 0$ выра-

жение $\Delta N_n / N\Delta t$ примет вид

$$aN_n / N\mathrm{d}t = b,$$

где d – знак дифференциала.

Полученную величину b называют также м г н о в е н н о й удельной рождаемостью. Размерность ее – «единица времени$^{-1}$».

Единица времени, выбранная для оценки рождаемости в той или иной популяции, изменяется в зависимости от интенсивности размножения исследуемых организмов. Для растущей в оптимальных лабораторных условиях популяции бактерий такой единицей может быть час, для популяции планктонных водорослей – сутки, для многих насекомых – неделя или месяц, а для крупных млекопитающих – год.

Рождаемость может быть величиной положительной или равной нулю. В живых организмах заложена огромная возможность к размножению. Основная задача живого – это оставить максимальное количество потомства, что подтверждается *правилом максимальной рождаемости* (*воспроизводства*): в популяции имеется тенденция к образованию теоретически максимально возможного количества новых особей. Максимальная рождаемость является константной величиной для любой популяции.

Однако это правило может быть реализовано только в идеальных условиях при отсутствии лимитирующих экологических факторов, а размножение ограничено лишь физио-

логическими особенностями вида. Например, один одуванчик менее чем за 10 лет способен заселить своими потомками земной шар, если все семена прорастут, тогда как многие бактерии делятся каждые 20 мин. При таком темпе одна клетка за 36 ч может дать потомство, которое покроет сплошным слоем всю поверхность планеты. Но в реальных условиях никогда этого не происходит. Обычно действует механизм *экологической*, или *реализуемой, рождаемости*, зависящий от специфических условий среды. Поэтому *максимальная рождаемость* – это предел скорости увеличения числа особей в популяции.

Максимальная рождаемость как динамическая характеристика популяции важна тем, что с ней как с константной величиной можно сравнивать иные наблюдаемые величины рождаемости в тех случаях, когда известны условия среды, при которых она определяется. Наиболее корректно определение максимальной рождаемости не только при отсутствии лимитирующих экологических факторов среды, но и при оптимальных размерах популяции.

Рождаемость непосредственно связана с плодовитостью.

Плодовитость – эволюционно сложившаяся способность живых организмов компенсировать естественную смертность размножением, или скорость, с которой особь продуцирует потомков.

Характер плодовитости зависит от скорости полового созревания особей, числа генераций в течение сезона, количе-

ства в популяции самок и самцов. Если вид размножается с большой скоростью и чутко реагирует на изменения условий среды, то численность популяций его быстро и существенно изменяется.

Репродукционные возможности популяции в значительной степени определяются ее возрастной и половой структурой.

В жизни большинства организмов различают три периода: предрепродукционный (до половой зрелости), репродукционный (половая зрелость) и пострепродукционный. Относительная продолжительность их у разных видов варьируется в широких пределах, но у большинства высокоорганизованных существ обычно первый период самый длинный.

С целью описания и изучения возрастной структуры популяции используют построение пирамиды возрастов. Существует три типа пирамид:

• пирамида с широким основанием, что говорит о высоком проценте молодняка, характерная для популяции с быстрым ростом;

• со средним основанием для популяции с умеренным процентом молодняка;

• пирамида с узким основанием и численным преобладанием старых особей над молодняком, характерная для сокращающихся, угасающих популяций.

На рис. 1.3 представлены типы возрастных пирамид с их характерными особенностями.

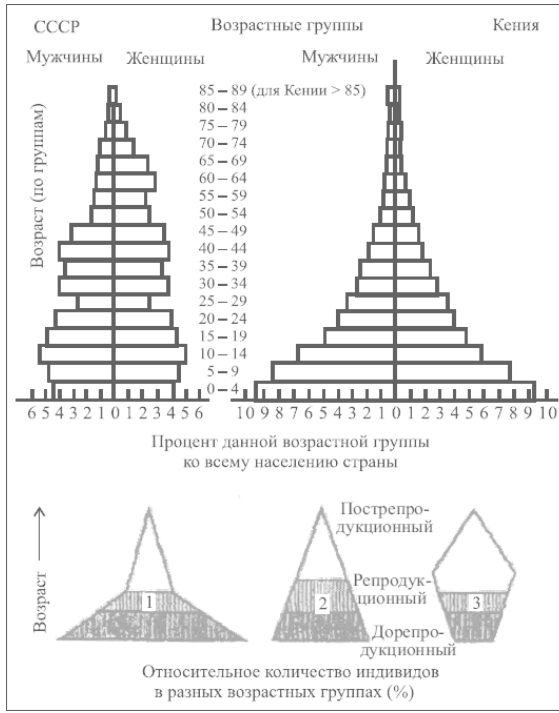


Рис. 1.3. Возрастные пирамиды и их типы (на примере населения бывшего СССР (1970) и Кении (1969): *1* – массовое размножение; *2* – стабильная популяция; *3* – сокращающаяся популяция (по Н.Ф. Реймерсу, 1990)

В 1925 г. А. Лоткой было сформулировано *правило стабильности возрастной структуры популяции*: любая есте-

ственная популяция стремится к стабильной возрастной структуре, четкому количественному распределению особей по возрастам. Это правило является следствием правила максимальной рождаемости (плодовитости, воспроизводства) популяции. Если это стабильное состояние из-за временного притока или оттока особей в другую популяцию по тем или иным причинам нарушается, то после восстановления прежних условий существования возрастная структура популяции будет стремиться достигнуть прежнего состояния. Наибольший успех к распространению будет иметь та популяция, которая представлена всеми возрастными группами в оптимальном их соотношении.

Правило Лотки в большей степени справедливо для высших организмов с развитой возрастной структурой популяции и не имеет свойств универсальности, однако в более широком, биосистемном, смысле оно признается универсальным.

При наличии у данного вида организмов половой дифференциации правило стабильности возрастной структуры популяции необходимо дополнять *правилом стабильности соотношения полов*.

Половая дифференциация (бисексуальность) играет огромную роль в поддержании генетической разнокачественности особей популяции, что, в свою очередь, обеспечивает *устойчивость популяции*, т. е. ее способность адекватно реагировать на изменения окружающей среды. Поло-

вая структура бисексуальной популяции определяется количеством самок и самцов в ней.

Принято выделять следующие соотношения полов в популяции: первичное соотношение полов определяется генетическими механизмами, т. е. равномерностью распределения половых хромосом; вторичное соотношение полов – это соотношение полов на момент рождения; третичное соотношение полов – это соотношение полов среди взрослых (репродуктивных) особей.

Для определения половой структуры популяции существенную роль играет половой индекс.

Половой индекс (I_s) – это отношение общего числа половозрелых самок ($n_{♀ ж}$) к общей численности популяции (N):

$$I_s = n_{♀} \ldots / N.$$

В совокупности эти два рассмотренных правила составляют *правило стабильности половозрастной структуры популяции*.

Таким образом, плодовитость является константой, определяемой расчетным путем, например умножением среднего числа гнезд, которые способна построить самка птицы за год, на такое же число яиц, которые она может отложить в наиболее благоприятную часть сезона года.

Смертность – величина, противоположная рождаемости, может быть определена как число особей ΔN_m, погибших за время Δt. Так же как и при оценке рождаемости, смертность

обычно относят к общему числу особей в популяции N, а промежуток Δt стараются брать по возможности короче.

М г н о в е н н а я удельная смертность d выражается формулой

$$d = \mathrm{d}N_m / N\mathrm{d}t.$$

Размерность мгновенной удельной смертности такая же, как рождаемости. Традиционно величина смертности в экологической и демографической литературе обозначается буквой d (от англ. *death-rate*). При этом не следует путать d (смертность) с d (знаком дифференциала в выражениях типа $\mathrm{d}N/\mathrm{d}t$).

Численность и плотность популяции зависит, наряду с рождаемостью, и от смертности.

Смертность популяции – это количество особей, погибших за определенный период. Различают абсолютную (общую) и удельную смертность.

А б с о л ю т н а я (о б щ а я) смертность – это число особей (ΔNm), погибших в единицу времени (Δt).

У д е л ь н а я смертность (d) выражается отношением абсолютной смертности к численности популяции:

$$d = \frac{\Delta N_m}{\Delta t N}.$$

Абсолютная и удельная смертность характеризуют ско-

рость убывания численности популяции вследствие гибели особей от хищников, болезней, старости и т. д.

Экологическая (*реализованная*) *смертность* – гибель особей в данных условиях среды. Эта величина не постоянная, она изменяется в зависимости от условий среды и состояния популяции. Полная картина смертности описывается статистическими таблицами выживаемости.

Смертность является величиной положительной или равной нулю, но последнее бывает крайне редко и только в течение короткого времени.

Различают три типа смертности:

• первый – характеризуется одинаковой смертностью во всех возрастах. Выражается экспоненциальной кривой (убывающей геометрической прогрессии). Данный тип смертности встречается редко и только у популяций, которые постоянно находятся в оптимальных условиях (человек, некоторые млекопитающие, дрозофилы и другие лабораторные животные и растения);

• второй – характеризуется повышенной гибелью особей на ранних стадиях развития и свойственен большинству растений и животных. Максимальная гибель животных происходит в личиночной фазе или в молодом возрасте, у многих растений – в стадии произрастания семян и всходов. У насекомых до взрослых особей доживает 0,3–0,5 % отложенных яиц, у многих рыб – 1–2 % количества выметанной икры;

• третий – отличается повышенной гибелью взрослых, в

первую очередь старых особей. Распространен у насекомых, личинки которых обитают в почве, воде, древесине, а также в других местах с благоприятными условиями защиты, тогда как взрослые особи подвергаются постоянным воздействиям неблагоприятных факторов среды.

В связи с этим в экологии широко распространено графическое построение кривых выживания (рис. 1.4).

Располагая по оси абсцисс продолжительность жизни в процентах от общей продолжительности жизни, можно сравнивать кривые выживания организмов, продолжительность жизни которых имеет значительные различия. На основании таких кривых определяют периоды, в течение которых тот или иной вид особенно уязвим.

Если действие причин, вследствие которых изменяются рождаемость или смертность, приходится на наиболее уязвимую фазу, то их влияние на последующее развитие (рост численности, плотность, плодовитость и т. д.) будет максимальным. Это позволяет, например, регулировать численность насекомых-вредителей или грызунов в зернохранилищах.

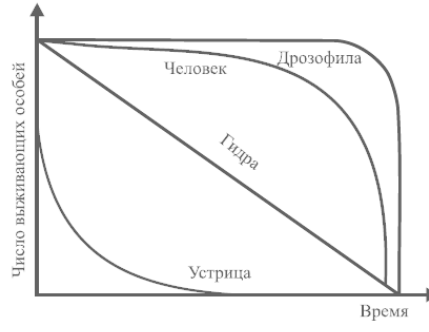


Рис. 1.4. Различные типы кривых выживания (по Р. Дажо, 1975)

Смертность подвержена более резким колебаниям и больше зависит от факторов окружающей среды, чем рождаемость, она играет главную роль в регулировании численности популяции.

Численность популяции является видоспецифическим признаком.

В любой природной системе поддерживается та численность особей в популяциях обитающих здесь животных и растений, которая в наибольшей степени отвечает интересам воспроизводства популяций.

Основное уравнение динамики численности популяции выглядит следующим образом:

$$r = b - d,$$

где r – скорость наблюдаемого изменения численности,

или коэффициент прироста изолированной популяции; b – коэффициент рождаемости; d – коэффициент смертности.

В соответствии с этим уравнением рост популяции описывается экспоненциальной кривой. Это говорит о том, что оно справедливо для идеальной популяции, имеющей неограниченные пищевые ресурсы, не подвергающейся никаким внешним воздействиям среды и распространяющейся на неограниченной территории.

Понятно, что в реальных условиях эти требования не могут быть выполнены. Поэтому в 1845 г. французский математик Ферхюльст высказал гипотезу, что рост популяции человека описывает логистическая (*S*-образная) кривая, а в 1925 г. Р. Пирл (R. Pearl) применил эту кривую к росту любой популяции, располагающей ограниченным, но восполняемым во времени запасом пищи.

Уравнение логистической кривой выглядит следующим образом:

$$\mathrm{d}N/\mathrm{d}t = rN\,(K - N/K),$$

где $\mathrm{d}N/\mathrm{d}t$ – коэффициент роста; r – коэффициент прироста; N – численность популяции; K – максимальное число особей, способное жить в рассматриваемой среде; $K - N/K$ – корректирующий фактор, выражающий сопротивление среды росту популяции. Отсюда

$$N = K\,(1 + e^{a-rt}),$$

где a – константа, равная r/K.

Асимптота координаты *K*, к которой приближается кривая, соответствует пределу численности, или максимальной биотической нагруженности рассматриваемой среды (рис. 1.5).

Обычно при изучении той или иной популяции очень трудно определить ее абсолютную численность, т. е. провести количественный учет всех особей данной популяции в ареале ее обитания. Поэтому в демэкологии большей частью оперируют таким понятием, как плотность популяции.

Плотность популяции определяется количеством особей или биомассой на единицу площади либо объема (например, количество деревьев на 1 га, количество цианобактерий рода воронихия *Woronichinia* в 1 $м^3$ воды).

Различают с р е д н ю ю плотность, т. е. численность или биомассу на единицу всего пространства, и у д е л ь н у ю, или э к о л о г и ч е с к у ю, плотность – численность или биомассу на единицу обитаемого пространства, доступной площади объема, которые фактически могут быть заняты популяцией.

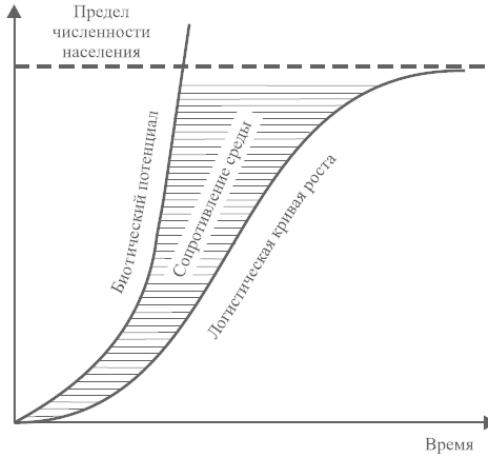


Рис. 1.5. Теоретические кривые роста популяции. Пространство, заключенное между кривой биотического потенциала Чепмана и логистической кривой Ферхюльста, соответствует сопротивлению среды (по Р. Дажо, 1974)

Плотность популяции отличается изменчивостью и зависит от ее численности. При возрастании численности не наблюдается увеличение плотности лишь в том случае, когда возможно распределение популяции за счет расширения ее популяционного ареала.

Из всего вышесказанного закономерности роста, развития и затухания популяции выглядят следующим образом:

• если рождаемость в популяции превышает смертность, то популяция, как правило, будет расти;

• с увеличением плотности скорость роста популяции постепенно снижается до нуля. При нулевом росте популяция стабильна, т. е. размеры ее не меняются. Отдельные организмы при этом могут расти и размножаться. Нулевая скорость роста означает лишь то, что скорость размножения, если оно происходит, уравновешена смертностью. Данная картина характерна для ряда одноклеточных и многоклеточных организмов, например для клеток водорослей в культуральной жидкости, для фитопланктона озер и океанов весной, для насекомых (мучные хрущаки, а также клещи, интродуцированные в новое местообитание с обильными запасами пищи, где нет хищников);

• миграция, или расселение, также как и внезапное снижение скорости размножения, способствует уменьшению численности популяции. Расселение может быть связано с определенной стадией жизненного цикла, изменениями условий среды, появлением лимитирующих факторов. Рассматривая вопрос об оптимальных размерах популяции в данной среде, необходимо учитывать кормовую продуктивность среды. Чем выше поддерживающая емкость, тем больше максимальный размер популяции, который может существовать неопределенно долгое время в данном местообитании. Дальнейшему росту популяции будут препятствовать один или несколько лимитирующих факторов. Это зависит, прежде всего, от доступности ресурсов для данного вида.

Таким образом, скорость роста популяции в естественных

местообитаниях будет зависеть от климатических изменений, снабжения пищей и того, ограничено ли размножение определенным временем года и рядом других факторов.

Популяции, существующие в условиях ограниченных ресурсов, нередко хорошо подчиняются правилам логистического роста.

Численность естественной популяции может колебаться в значительных пределах.

В связи с тем что любая популяция обладает строго определенной генетической, фенотипической, половозрастной и другой структурой, она не может состоять из меньшего числа индивидов, чем необходимо для обеспечения стабильной реализации этой структуры и устойчивости популяции к факторам внешней среды. В этом и состоит *принцип минимального размера популяций*. Минимальная численность популяций, обеспечивающая существование вида, является специфической для разных видов.

Также относительно численности популяции, сопоставляя соотношение законов максимума биогенной энергии и давления среды, Одум (1975) формулирует *правило популяционного максимума*, которое звучит следующим образом: популяции эволюционируют так, что регуляция их плотности осуществляется на значительно более низкой по сравнению с верхней асимптотой емкости местообитания, достигаемой лишь в том случае, если полностью используются ресурсы энергии и пространства. При росте плотности популя-

ции снижается обеспеченность пищей. У многих животных от потребления пищи прямо зависит плодовитость: при увеличении плотности популяции плодовитость падает, и это предотвращает дальнейший рост численности.

Правило популяционного максимума конкретизирует два обобщения. Первое из них известно как *теория Х.Г. Андреварты – Л.К. Бирча* (1954), или *теория лимитов популяционной численности:* численность естественных популяций ограничена истощением пищевых ресурсов и условий размножения, недоступностью этих ресурсов и слишком коротким периодом ускорения роста популяции. Второе обобщение дополняет первое и носит название *теории биоценотической регуляции численности популяции К. Фридерикса* (1927): регуляция численности популяции есть результат комплекса воздействий абиотической и биотической среды в местообитании вида.

Совокупность всех факторов, способствующих увеличению численности популяции, называется *биотическим потенциалом*. Несмотря на то, что у разных видов составляющие биотического потенциала неодинаковы, имеется общее свойство: у всех видов он достаточно высок для стремительного увеличения численности при благоприятных условиях среды.

Рост популяции может быть столь быстрым, что приведет к *популяционному взрыву* . Однако следует отметить, что повышение плотности популяций сверх оптимальной оказы-

вает на них неблагоприятное воздействие, так как при этом иссякает кормовая база, сокращается жизненное пространство, появляются эпизоотии и т. д.

Колебания численности популяции – изменение численности популяции во времени под влиянием абиотических факторов, а также в процессах иммиграции или эмиграции.

Иммиграция – активное вселение особей популяции на другую территорию.

Эмиграция – массовое выселение с занимаемой территории особей, когда плотность популяции превышает емкость среды. Различают непериодические (редко наблюдаемые) и периодические колебания численности.

Непериодические колебания численности (*осцилляции*) обычно носят непредвиденный характер, и причины, их вызывающие, до сих пор неясны. Р. Дажо приводит такой пример: в 1946 г. во Франции в лесу Фонтенбло жужелица *Nomius pygmaeus* имела среднюю численность, а жужелица *Agonum quadripunctatum* – очень высокую, тогда как в 1934 и 1935 гг. было выявлено всего по одной особи первого вида и несколько экземпляров второго. Причем, такая их численность держалась до 1946 г., позже ни тот ни другой вид в этом месте не встречался. Или другой пример: с 1966 г. в Тихом океане, особенно в районе Большого Барьерного рифа к северо-востоку от Австралии, началось массовое развитие морской звезды *Acanthaster planci*. Если до этого времени она встречалась крайне редко, то за 10 лет ее

плотность увеличилась до 1 особи на 1 $м^2$ и продолжала расти. Эта морская звезда питается полипами, составляющими живую часть коралла. Менее чем за 3 года эта морская звезда полностью уничтожила почти 40 км кораллового рифа у острова Гуам. Встал вопрос об угрозе всему Большому Барьерному рифу, что привело бы к экологической катастрофе не только в районе его нахождения, но и в других регионах планеты. Однако, через 10 лет численность морской звезды неожиданно упала до первоначальной – единичные особи на многие метры дна. Причем до настоящего времени так и не выяснено, по каким причинам происходят такие колебания численности популяций.

П е р и о д и ч е с к и е колебания численности (*флуктуации*) являются естественными для популяции. Они бывают нескольких видов: колебания численности с определенным периодом времени (циклические) и сезонные.

На резкие периодические колебания численности популяций впервые обратил внимание С.С. Четвериков, который назвал их волнами жизни или популяционными волнами.

Волны жизни – закономерно повторяющиеся подъемы и спады численности природных популяций. Различают большие и малые волны. Первые могут достигать необычайного размаха даже у достаточно крупных животных, если они способны быстро размножаться. Например, численность зайца-беляка в Якутии в некоторые годы стремительно возрастает от 1000 до 2500 раз. У мелких плодовитых видов (на-

секомые, водоросли, водные беспозвоночные и др.) эта амплитуда несравненно больше – до 10 000 и более раз. Волны жизни являются поставщиком эволюционного материала, но весьма опасны для выживания малочисленных популяций.

Для большинства популяций характерно *цикличное изменение численности*. Например, у зайца-беляка и рыси период колебания численности равен 9,6 года, причем максимальная численность зайца обычно по сравнению с рысью сдвинута на 1–2 года. Это вполне объяснимо: рысь питается зайцами и поэтому ее популяция испытывает соответствующие колебания численности доступной пищи. С другой стороны, рождаемость и выживаемость рысей существенно ниже, чем у зайца-беляка. Для полярной совы, песца и лемминга, живущих в тундре, характерны цикличные изменения со средним периодом 4 года. Полярная сова и песец в основном питаются леммингами. У атлантического канадского лосося наблюдается максимум численности через 9–10 лет. Максимум численности клеста в Финляндии наблюдается приблизительно каждые 3 года, что приурочено к максимальному урожаю еловых шишек, семенами которых он питается.

Трудно сказать, какими конкретно причинами вызываются такие цикличные изменения численности популяций. Ряд авторов связывает их с циклами солнечной активности, большинство же описывают как существующее явление.

Пока известна одна достоверная причина колебания численности ряда популяций. У берегов Перу проходит теплое

течение Эль-Ниньо. Приблизительно 1 раз в 7 лет его теплые воды вытесняют с поверхности холодные, температура воды быстро поднимается на 5 °С и выше и изменяется соленость. В связи с этим происходит массовая гибель планктона, вода насыщается продуктами распада, снижается количество растворенного кислорода, который идет на окисление избыточного количества органического вещества. В результате этих процессов гибнет рыба, морские птицы, оставшись без пищи, вынуждены эмигрировать в другие районы. Часть естественных популяций исчезает практически полностью, другие находятся в сильно угнетенном состоянии. Но через 1–2 года после ухода Эль-Ниньо, численность популяций, их видовой состав восстанавливаются практически в полном объеме.

Сезонные колебания численности характерны для большинства водных и наземных организмов. Эти колебания, прежде всего, связаны с абиотическими факторами, такими как температура, влажность, освещенность, о чем будет сказано ниже.

Известен еще один вид изменения численности популяции – *резкий подъем численности популяций*, оказавшихся в новом местообитании. Наличие свободных экологических ниш обеспечивает очень быстрое расселение попадающих в них видов. Несколько кроликов, завезенных переселенцами в Австралию, в связи с отсутствием там хищников, через 3 года образовали многомиллионную популяцию, функциони-

рование и развитие которой уничтожили ряд аборигенных экосистем и значительно изменили биогеоценоз.

И.И. Шмальгаузен выделил четыре фазы изменения численности популяций и дал им оценку с точки зрения значимости для эволюционного процесса. Он считал популяцию основной единицей микроэволюции.

Первая фаза – рост численности в благоприятных условиях. Для нее характерно увеличение индивидуальной изменчивости (накопление и комбинирование мутаций) в связи с ослаблением действия естественного отбора.

Вторая фаза – относительная стабилизация, сопровождающаяся усилением конкуренции, а также прямой борьбой за существование. В этот период происходит эффективный отбор наиболее благоприятных комбинаций мутаций и сокращается изменчивость.

Третья фаза – более или менее резкое сокращение численности под давлением элиминирующих факторов среды, что связано с дальнейшим сокращением изменчивости и зачастую со случайным сохранением некоторых благоприятных комбинаций мутаций.

Четвертая фаза – популяционная волна, связанная с быстрым распространением выживших особей и дальнейшим накоплением новых мутаций, обеспечивающих рост популяции в новых условиях среды.

Знание этих закономерностей важно не только для фундаментальной науки, но, прежде всего, для прикладной эко-

логии, так как позволяет эффективно регулировать численность популяций за счет естественных механизмов.

Все имеющиеся в настоящее время данные позволяют предположить, что механизмы регуляции численности популяций базируются на сложной взаимосвязи изменений генотипической и экологической структур природных популяций (С. Шварц).

С точки зрения познания закономерностей динамики численности популяций важны следующие выводы эволюционной экологии:

• популяции способны поддерживать свою численность в состоянии динамического равновесия, несмотря на постоянные изменения факторов окружающей среды за счет адаптивных гомеостатических реакций отдельных особей в популяции, динамику экологической структуры популяции и изменение ее генетического состава;

Конец ознакомительного фрагмента.

Текст предоставлен ООО «ЛитРес».

Прочитайте эту книгу целиком, купив полную легальную версию на ЛитРес.

Безопасно оплатить книгу можно банковской картой Visa, MasterCard, Maestro, со счета мобильного телефона, с платежного терминала, в салоне МТС или Связной, через PayPal, WebMoney, Яндекс.Деньги, QIWI Кошелек, бонусными картами или другим удобным Вам способом.