В.В. Дроздов, А.А. Музалевский

ОБЩАЯ И ПРИКЛАДНАЯ ЭКОЛОГИЯ

ЧАСТЬ 1

Санкт-Петербург
РГГМУ
2021

Министерство науки и высшего образования Российской Федерации

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ГИДРОМЕТЕОРОЛОГИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ

В.В. Дроздов, А.А. Музалевский

ОБЩАЯ И ПРИКЛАДНАЯ ЭКОЛОГИЯ

ЧАСТЬ 1

Санкт-Петербург
РГГМУ
2021

УДК 574(075.8)
ББК 20.1я73
Д75

Рецензент: Н.В. Усов, канд. биол. наук, научный сотрудник Зоологического Института РАН, Беломорская биологическая станция.

Ответственный редактор: В.В. Дроздов канд. геогр. наук, проф., зав. кафедрой геоэкологии, природопользования и экологической безопасности РГГМУ

Д75 **Дроздов В.В., Музалевский А.А.**

Общая и прикладная экология: учебное пособие. В 2 частях. Часть 1 / В.В. Дроздов, А.А. Музалевский. – Санкт-Петербург : РГГМУ, 2021. – 218 с.

Учебное пособие предназначено для студентов экологических и гидрометеорологических специальностей вузов. В книге учитываются требования действующих государственных стандартов в области профессионального экологического образования. При этом принимается во внимание также современное развитие теоретических и прикладных аспектов экологии. Рассматривается структура экологии как науки, история развития экологии, задачи и методы современной экологии. Анализируются различные экологические факторы среды и адаптационные возможности организмов. Подробно рассматриваются экологические особенности и факторы водной, наземно-воздушной и почвенной среды обитания организмов, различные экологические группы организмов. Отдельный раздел посвящен популяциям как форме осуществления вида. Рассматриваются классификации популяций, пространственная, поведенческая, возрастная и половая структура популяции, динамика численности популяций, гомеостаз популяций. Обосновывается роль природных и антропогенных факторов, влияющих на показатели биологической продуктивности популяций, в том числе промысловых.

Книга может быть полезна студентам и аспирантам, специализирующимся в области экологии, экологам-профессионалам, гидрометеорологам, управляющим сотрудникам предприятий природопользования и служб экологического контроля, работникам сферы образования, а также широкому кругу читателей, интересующихся основами современной общей и прикладной экологии.

Работа выполнена в Российском государственном гидрометеорологическом университете при реализации темы государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации «Исследование физических, химических и биологических процессов в атмосфере и гидросфере в условиях изменения климата и антропогенных воздействий» № FSZU-2020-0009.

УДК 574(075.8)
ББК 20.1я73

ISBN 978-5-86813-535-4
ISBN 978-5-86813-530-9

© Дроздов В.В., Музалевский А.А., 2021
© Российский государственный гидрометеорологический университет (РГГМУ), 2021

Предисловие

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

Применительно к популяционному уровню организации жизни студенты получают представление о типах пространственной, возрастной и поведенческой структуры популяции, о факторах, влияющих на динамику численности популяций различных организмов, в том числе промысловых, а также о механизмах, обеспечивающих устойчивость динамических характеристик популяции. На уровне биотического сообщества особое внимание уделено рассмотрению видовой и пространственной структур биоценоза, подробно анализируются типы межвидовых взаимоотношений и пищевые цепи в наземных и водных местообитаниях. Дается представление об основных крупных зональных биоценозах океана и суши – биомах. На уровне экосистем рассматриваются факторы и процессы, определяющие уровень первичной и вторичной биологической продукции, продуктивность водных и наземных экосистем, циклические и сукцессионные изменения в экосистемах, особенности агроэкосистем. Биосферный уровень предполагает понимание специфики современного подхода к изучению глобальной организованности живого вещества, анализируются различные представления о границах и структуре биосферы, рассматриваются основные функции и роль живого вещества в биосфере. Изучая данное пособие, студенты получают также четкое представление о положении и роли экологии в системе биологических наук, об истории развития экологии как науки, о задачах и методах современной экологии, о классификациях экологических факторов. Анализируются главные экологические особенности водной, наземно-воздушной и почвенной сред обитания.

В Главе 9 дается представление о современной прикладной экологии. Рассматривается экологическая ниша человека, техносфера и ноосфера, аспекты антропогенного воздействия на экосистемы, нормирование качества окружающей среды, экологически мониторинг, отходы и их свойства, современные приборы-анализаторы, методы очистки и обезвреживания воды, цели экологической экспертизы, приоритеты Национального проекта «Экология», экотехнопарки и их функции, экологические кризисы и возможности перехода к устойчивому развитию человечества.

Рассматриваются современные проблемы, связанные с загрязнением воздуха, воды и почвенного слоя, методы оценки состояния и мониторинга окружающей среды, методы и технологии очистки воздуха, воды и почвы от загрязнения, комплекс мероприятий по достижению экологической безопасности.

Курс «Общая и прикладная экология» является базовым для подготовки специалистов экологов и служит основой для дальнейшего успешного освоения таких дисциплин, как «Геоэкология», «Экология человека», «Природопользование», «Охрана окружающей среды», «Экологический мониторинг» и др. Кроме того, данный курс находит свое применение при обучении студентов других естественно-научных специальностей: океанологов, гидрологов, метеорологов и др. Изложенные в данном учебном пособии фундаментальные экологические законы и правила, отражающие суть сложных взаимосвязей между живыми системами различного уровня и влияющими на них факторами среды, могут оказать практическую помощь при принятии управленческих решений на предприятиях

природопользования и в органах, контролирующих качество окружающей среды. В приложении приведен краткий словарь экологических терминов и понятий.

При работе над учебным пособием авторы старались максимально полно использовать накопившиеся к настоящему времени отечественные и мировые научные достижения в области экологии, наук о Земле и биологии. Экология, оставаясь одним из фундаментальных разделов биологической науки, в начале XXI в. продолжает своё развитие в качестве дисциплины, интегрирующей результаты географических, химических и физических наук. Это обусловлено результатами современных научных исследований, свидетельствующими о наличии тесной взаимосвязи между процессами в живой и неживой природе. Гипотезы выдающегося российского ученого В.И. Вернадского, высказанные ещё в 1920-х годах о весьма значительной роли живого вещества в геохимических процессах, происходящих на поверхности Земли, в ее гидросфере и атмосфере, в настоящее время полностью подтверждаются. Концепцию устойчивости глобального климата и газового состава атмосферы Земли в зависимости от жизнедеятельности природных сообществ организмов в настоящее время можно считать вполне обоснованной. Большинство современных учебников и учебных пособий по экологии, несмотря на ряд творческих и методических успехов, ориентированы в основном на студентов биологических факультетов педагогических вузов (акад. И.А. Шилов, 1997; проф. А.К. Бродский, 1999, 2000 и др.; проф. Н.К. Христофорова, 1999; Н.М. Чернова, А.М. Былова, 2004 и др.) или имеют преимущественно прикладную направленность, освещая главным образом вопросы, связанные с загрязнением окружающей среды под влиянием хозяйственной деятельности человека. Крупные обобщения по экологической тематике, выполненные отечественными учеными (Н.Ф. Реймерс, 1994; Л.И. Цветкова, М.И. Алексеев, 2001; Г.В. Стадницкий, 2002; Н.И. Николайкин, Н.Е. Николайкина, О.П. Мелехова, 2004 и др.), являются, по существу, справочными пособиями и по своему содержанию больше соответствуют учебным программам технических университетов, в которых экология является общеобразовательной, но не специальной дисциплиной. Кроме того, весьма значительный страничный объем подобных изданий, сформировавшийся за счет желания многих авторов осветить в своих трудах сразу все многообразие экологических вопросов, включая такие разделы, как экологическое право, управление природоохранной деятельностью и мониторинг состояния среды, которые изучаются отдельно и являются самостоятельными дисциплинами, затрудняет процесс получения студентами достаточно глубоких фундаментальных экологических знаний. Переводные учебники и учебные пособия по экологии (Ю. Одум, Р. Риклефс, Ф. Ромад и др.), которые к настоящему времени стали уже библиографической редкостью, также служат в основном превосходными справочниками, но мало подходят для оперативного освоения курса общей экологии. Кроме того, несмотря на хороший литературный стиль изложения материала, в зарубежных пособиях при объяснении экологических закономерностей используются главным образом примеры популяций и биологических сообществ, расположенных на территории США и стран Западной Европы. При этом весьма мало внимания уделяется рассмотрению природных особенностей территорий и акваторий стран СНГ. Таким образом, несмотря на многообразие учебной литературы по экологической тематике, проблема оптимального учебника по основополагающему курсу общей экологии является весьма актуальной, так как он должен полностью соответствовать действующему в Российской Федерации образовательному стандарту и быть ориентированным на специфику подготовки экологов-профессионалов. Авторы постарались в подборе материала учесть все необходимые требования. Помимо научных публикаций материал данного учебного пособия основан на опыте авторов читать курсов лекций по экологии и смежным дисциплинам, проведения практических лабораторных, а также полевых учебно-научных занятий и экспедиций на экологическом факультете РГГМУ в течение последних 12 лет. Содержание учебного пособия полностью раскрывает основные понятия общей экологии и, кроме того, учитывая специфику РГГМУ, достаточно широко представлен материал, отражающий экологические закономерности жизни водной среды. В качестве конкретных примеров авторы использовали некоторые из результатов своих диссертационных работ.

Авторы выражают глубокую благодарность сотрудникам кафедры геоэкологии, природопользования и экологической безопасности РГГМУ за поддержку в работе над книгой и ценные замечания, в особенности профессору, доктору медицинских наук А.В. Храмову, доценту И.А. Тыркину, доценту А.А. Ершовой, старшему преподавателю Н.Б. Глушковской, а также глубокоуважаемому рецензенту рукописи – Н.В. Усову.

Глава 1. Экология как наука

1.1. Структура экологии

Предметом экологии является взаимодействие живых систем (организмов, популяций, биоценозов различного масштаба) с неживой средой обитания и между собой. Это традиционное, классическое определение экологии. Основным объектом экологии является *экосистема*, представляющая собой единство *биоценоза* и *экотопа.* Биоценоз – это совокупность всех растений, животных, грибов и микроорганизмов обитающих на данной территории. Экотоп включает компоненты неживой природы, с которыми взаимодействуют организмы, обитающие в наземно-воздушной среде (температура воздуха, солнечный свет, влажность, ветер и др.) и в водной среде (температура воды, соленость воды, концентрации растворенного кислорода и др.). Живые (биотические) и неживые (абиотические) элементы экосистемы находятся в тесной связи и способны оказывать друг на друга значительное влияние.

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

Кроме таксономического подразделения экологии, существует также принцип определения структуры экологии исходя из изучаемого уровня организации жизни. Взаимосвязи организмов или групп особей конкретного вида с окружающей живой и неживой природой изучает раздел общей экологии под названием *аутэкология*. С аутэкологией тесно связана биологическая наука о поведении животных – этология. Изучением популяций занимается *демоэкология*. В данном случае экологические исследования обычно направлены на установление причин динамики численности популяций, в том числе промысловых животных, а также природных механизмов, обеспечивающих регуляцию количественных показателей популяции. К этому же разделу экологии принадлежит и *экология человека*. Эта весьма интересная и быстроразвивающаяся дисциплина имеет значительное научное и практическое значение. Часто мы забываем, что человек является всего лишь одним из нескольких миллионов видов животных, найденных и описанных на нашей планете. Несмотря на наличие разума и выдающихся его воплощений – архитектуры, сложнейшей и могучей техники и др. – мы остаемся организмами, зависящими от воздействия естественных природный сил.

Сейчас человек является одним из наиболее широко распространенных видов на Земле – по причине своих естественных адаптаций к жизни в различных климатических условиях и в силу достижений технического прогресса. Итогом длительного процесса приспособления человека разумного (*Homo sapiens*) к существованию в условиях жарких саванн Африки, прохладных равнин Европы, весьма разнообразных ландшафтов Азии стало деление нашего вида на географические *расы* – негроидную, европеоидную, монголоидную. Явление подразделения вида на расы достаточно часто встречается в природе – в тех случаях, когда вид способен широко расселиться и обладает значительными адаптационными возможностями. Например, выделяют расы атлантической и тихоокеанской трески, сельди. Но человек – главный космополит среди высших животных. Только он может жить и работать в ледовых пустынях Антарктики, где вообще нет наземных млекопитающих, погружаться на дно Северного Ледовитого океана, исследовать 11-километровые глубины Марианской впадины Филиппинского моря, изучать тропические дождевые леса Амазонии, находить воду в оазисах жарких пустынь Северной Африки и Центральной Австралии. Человек смог освоиться к жизни в высокогорных районах, где во вдыхаемом воздухе содержится почти в 2 раза меньше кислорода, чем на уровне моря. Это стало возможным благодаря специфическим адаптациям и естественному отбору – повышенному содержанию эритроцитов в крови и большему, чем у жителей низменностей, объему легких. Основной задачей экологии человека является установление степени и характера влияния различных природных и техногенных факторов на человеческий организм и социальные группы, находящиеся как в культурной городской среде, так и в естественных природных условиях.

Однако вследствие ограничения рамок самого предмета изучения экологии человека за пределами рассмотрения оказываются некоторые важные вопросы общей экологии, особенно вопросы общей теории жизни, что чревато отрывом от понимания глобальных процессов и замыканию на относительно узком круге вопросов, не выходящих за пределы типичных потребностей человека. В результате мы начинаем не столько изучать объективные законы природы, сколько искать пути разрешения противоречия между природой и растущими потребностями человека, что позволило бы выжить человеку, не меняя своей сущности даже за счет гибели остального живого мира, что противоречит самому духу экологии. Имеется также обратная тенденция расширения предмета экологии человека практически на все сферы человеческой жизни: от производственной деятельности до вопросов культуры, психологии и духовности. Это все больше придает данной дисциплине не вполне понятный статус. В настоящее время можно даже встретить такой термин как «экология культуры». При ближайшем рассмотрении данного направления оказывается, что подавляющее большинство рассматриваемых вопросов здесь касается типичных тем искусствоведения, истории, социологии, природопользования, геоурбанистики, т. е. оснований для выделения новой отрасли экологии быть не может. Несколько более удачным направлением можно признать «социальную экологию», которая занимается изучением особенностей взаимоотношений определенных типов культур, цивилизаций, этносов с окружающей средой.

У многих людей понятие «экология» является синонимом понятия «охрана окружающей среды» или даже «природопользование». В чем же отличия экологии от охраны окружающей среды? Во-первых, экология – это наука, а охрана окружающей среды – отрасль практической организационной деятельности. Во-вторых, экология несколько шире по своим задачам – экологи изучают воздействие на объект трех групп факторов (биотических, абиотических, антропогенных). А охрана окружающей среды учитывает в своей деятельности в основном антропогенный влияющий фактор как возможное негативное воздействие на уникальные природные территории или редкие виды животных и растений. В-третьих, для экологии важна, прежде всего, жизнь, а объектами охраны среды могут быть как исчезающие виды организмов, так и неживые объекты – например, памятниками природы федерального значения на Северном Кавказе, в Кабардино-Балкарии являются прекрасные искрящиеся Чегемские водопады высотой более 20 м, расположенные во влажных горных лесах, таинственные Голубые озера с прозрачнейшей

холодной водой, постоянно наполняющей их чаши с глубины более 300 м и вытекающей из них голубоватым потоком. В этих озерах очень мало жизни за счет присутствия в воде сероводорода. В 10 км от Новороссийска около поселка Абрау-Дюрсо тоже есть памятник природы федерального значения – легендарное озеро Абрау, пресная прозрачная вода которого совершенно неотличима по цвету от бирюзовой морской. Несколько десятков тысяч лет назад здесь располагался залив Черного моря, и до сих пор в озере Абрау можно найти организмы, имеющие морское происхождение, но адаптировавшиеся к жизни в пресной воде на месте отступившего моря. В этом районе охране подлежит почти все: склоны долины, формирующей котловину озера, береговая линия, водная масса водоема и, конечно, его биоценоз. Приморские дюны и лес в Национальном парке России на Куршской косе на берегу Южной Балтики – также объект строжайшей охраны, т. к. дюнный ландшафт весьма неустойчив по отношению к силам природы и деятельности человека. На побережье Невской губы Финского залива Балтийского моря, недалеко от Санкт-Петербурга, объектами охраны – памятниками природы регионального значения – являются несколько очень крупных, интересных по форме гранитных камней – валунов. Мы видим, что охрана окружающей среды и экология – разные понятия, которые не стоит смешивать, тем не менее, они имеют много общих точек соприкосновения.

Природу нельзя охранять в отдельно взятой стране, она не имеет государственных границ. Поэтому меры по защите природы (от нас самих) могут быть эффективными только при обязательном условии выполнения определенных требований со стороны всех государств. Поэтому огромную роль в этом деле играют международные общественные и политические организации. В частности, одной из самых влиятельных организаций является ООН (Организация Объединенных Наций), а также ЮНЕСКО (Организация Объединенных Наций по вопросам образования, науки и культуры) и ее Программа по окружающей среде (ЮНЕЭП). Огромное значение имеют регулярные международные конференции по охране окружающей среды, проходящие на уровне глав государств и правительств. В результате на свет появляются разного рода международные конвенции, соглашения, пакты, законы, постановления, которые, в принципе, являются обязательными для всех государств планеты. К злостным государствам-нарушителям, уничтожающим биоценозы и целые ландшафты, отравляющим реки, текущие через многие страны, могут быть применены санкции, особенно экономические, вплоть до военных.

Основная задача экологии состоит в изучении живой природы на уровне биоценозов и экосистем. В связи с этим ведущим разделом экологии следует считать *биоценологию*, т. е. учение о сообществах животных, растений, микроорганизмов в их постоянном взаимодействии друг с другом и с неживой природой.

В последние десятилетия в мировом научном сообществе, а также среди политических, общественных деятелей развивается концепция глобалистики, т. е. глобальной интеграции культур, технологий, сфер деятельности. При этом одним из важнейших аспектов глобалистики являются экологические проблемы, некоторые из которых действительно уже затрагивают прямо или косвенно значительную часть населения Земли. Наиболее острыми среди них являются проблемы истощения почвенного слоя, нехватка чистой питьевой воды в связи с ее токсическим загрязнением, динамика климата и стихийные бедствия, демографическая проблема и др. Решению поставленных важных задач способствуют новые разделы экологии – *глобальная экология* и *геоэкология*. Глобальная экология рассматривает состояние, структуру и динамику крупных экосистем на региональном и общепланетарном уровнях под влиянием климатических и антропогенных факторов. Геоэкология занимается преимущественно глобальной эволюцией Земли как планеты, рассматривая совместную эволюцию литосферы, атмосферы, гидросферы и биосферы. Оба научных направления широко используют различные спутниковые данные.

Экологию, как и любую другую науку, можно подразделить на *общую (фундаментальную)* и *прикладную*. Общая экология занимается главным образом научными теоретическими исследованиями механизмов адаптаций различных организмов к факторам среды, рассматривает механизмы саморегуляции и устойчивости сообществ, изучает

экологические аспекты теории эволюции жизни и др. Прикладная экология нацелена на практическое применение получаемых фундаментальных результатов научной работы.

Наиболее наглядную картину степени влияния человека на окружающую среду дают так называемые *экологические карты*, где обозначено состояние окружающей среды в отдельных регионах планеты. Особенно ярко выделяются зоны наиболее острых экологических ситуаций, например, Аральское море, зона Чернобыля и т.п. Очень существенны экологические проблемы в Донбассе, Приднепровье, на Среднем Поволжье, на Урале и во многих других промышленно развитых районах. Много на этой карте и белых пятен. Информация для составления подобных карт поступает из различных министерств и ведомств, а также от конкретных предприятий, которые нередко утаивают или же фальсифицируют реальные данные. Поэтому большое внимание в настоящее время уделяется развитию службы мониторинга окружающей среды. Под мониторингом понимается система мероприятий, нацеленная на систематическое наблюдение и оценку состояния окружающей среды, ее изменений под влиянием хозяйственной деятельности человека. В систему мониторинга входят не только сбор конкретной информации с использованием современных технических средств (летательные аппараты, радиометрическая аппаратура, космическая техника и т.п.), но и средства статистической обработки информации, компьютерного моделирования и научного прогнозирования.

Таким образом, экология сейчас имеет теснейшие связи с большинством естественных и точных наук. Весьма важными и часто незаменимыми являются связи экологии с математикой и кибернетикой. В области экологии аппарат этих наук востребован при создании сложных моделей экосистем, статистической обработке данных наблюдений, разработке автоматических станций контроля окружающей среды. В целом, столь широкая кооперация достаточно молодой науки экологии с другими областями знаний и практической деятельности является примером достаточно полного и эффективного обобщения знаний о мире, в котором мы живем. Нельзя конечно думать, что экология является сверхнаукой, способной со временем заменить все другие отрасли научного мировоззрения. Экология имеет свой конкретный объект изучения (экосистему) и свой предмет (оценку взаимодействия между организмами и окружающей их неживой природой). Но для того чтобы стать действительно профессионалом в области экологии, необходимо обладать знаниями из области многих биологических, географических, физических, химических и математических наук. Эколог должен видеть и понимать суть происходящих перед ним процессов как биотических, так и абиотических. В своей повседневной работе он ищет ответ на вопрос с очень глубоким смыслом – «почему так?» Почему данный вид обитает именно здесь, и его нельзя встретить в окружающих районах? Почему колеблется урожайность экономически важных культурных растений или океанических рыб, почему данный загрязнитель приводит к столь негативному воздействию на состояние биоценоза или человека и т.д. В экологии, в отличие от общей географии и биологии, слабо востребован описательный подход в исследованиях. Эколог мыслит аналитически, проявляя необходимые способности к установлению часто сложных цепочек взаимосвязей между различными природными процессами, происходящими в экосистеме, – климатическими, гидрологическими, биопродукционными.

1.2. История развития экологии

Первичные, экологические по своей сути, знания начали накапливаться у людей ещё задолго до момента становления древнейших цивилизаций, в процессе познания свойств окружающего мира и борьбы за своё существование. Например, знания об особенностях сезонных миграций животных, являющихся объектами охоты, о встречаемости хищников в данном районе, о том, в какие сроки лучше собирать съедобные плоды или коренья дикорастущих трав, можно вполне отнести к экологическим. Сведения о грозных явлениях природы, таких как грозы, ураганы, наводнения, штормы, землетрясения и их

воздействии на территории и прибрежные акватории, в том числе и на жизнедеятельность промысловых организмов и самого человека и его жилище, несомненно, передавались из поколения в поколение и становились важнейшим инструментом, обеспечивающим выживание и успех в конкурентной борьбе между племенами.

В дальнейшем развитие экологических взглядов шло совместно с развитием философии и естествознания. Сам же термин «экология» был выдвинут только во второй половине XIX в. В трудах античных философов встречаются первые обобщения знаний об образе жизни животных и растений, о характере их распределения и местах скоплений, о зависимости роста организмов от внешних условий. Представления о том, что живые существа не только реагируют на изменения в окружающей среде, но также способны к материальному взаимодействию с ней (физическому и химическому), сформировались еще в глубокой древности.

Древнегреческий философ Гераклит писал: «Текут наши тела, как ручьи, и материя вечно обновляется в них, как вода в потоке». Действительно, сейчас известно, что наша костная ткань и клетки крови полностью обновляются за срок от нескольких недель до несколько месяцев. Аристотель (384–322 г. до н. э.), как основатель естествознания, эмпирического метода и логики, описал более 500 видов животных с рассмотрением характера их миграций, зимнего покоя, способах охоты и самозащиты. Ученик Аристотеля Теофраст Эрезийский (371–280 г. до н. э.) может считаться основателем экологии растений, т. к. впервые привёл подробные сведения о зависимости роста растений и их формы от различных условий и факторов среды, почвы и климата.

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

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

Значительный вклад в это дело внесли российские великие академические экспедиции XVIII в., проведённые под руководством таких выдающихся исследователей, как С.П. Крашенинников (1711–1755) (Дальний Восток и Камчатка), И.И. Лепёхин (1740–1802) (Центральная Россия, Западная Сибирь), П.С. Паллас (1741–1811) (Восточная Сибирь, бассейн Енисея). Каждая из экспедиций имела широкий круг задач по сбору географических, ботанических, зоологических и этнографических данных. В результате трудами географов и натуралистов удалось установить связи между неоднородностями климатических условий на обширных пространствах нашей страны и структурой растительных сообществ, а также составом фауны. Первый шаг к установлению общих закономерностей влияния климата на состав растительных сообществ всего земного шара был сделан немецким естествоиспытателем А. Гумбольдтом после организации им и

непосредственного участия в продолжительных экспедициях в Южной Америке и в других регионах. Его многотомный труд «Космос» (начало XIX в.) заложил основу нового направления – биогеографии как науки о распределении и распространении организмов в зависимости от преимущественно крупномасштабных климатических и геологических процессов. Вскоре появились специальные работы, посвящённые влиянию климата на распространение и биологию животных.

Немецкий зоолог К. Глогер выявил связь между изменениями в окраске птиц и климатическими условиями (1883). К. Бергман установил географические закономерности в изменении размеров теплокровных животных (1848). А. Декандоль в труде «География растений» (1855) смог обобщить многие из накопленных ранее сведений о воздействии факторов и условий среды, таких как температура, влажность, интенсивность освещения, экспозиция склона, тип почвы, на растения.

Идеи о тесной взаимосвязи организмов с окружающей их средой получали дальнейшее развитие. Один из основателей палеонтологии, известный зоолог начала XIX в. Ж. Кювье утверждал, что «жизнь – это вихрь, направление которого постоянно и увлекает всегда молекулы того же сорта, но где индивидуальные молекулы входят и постоянно выходят таким образом, что форма тела для него более существенна, чем материя». Активно развивал и поддерживал подобные взгляды профессор Московского университета К.Ф. Рулье (1814–1858). Он обосновал выделение особого направления в зоологии, целиком посвященного изучению многообразия отношений животных со средой обитания. При этом подчеркивалась роль этих отношений в судьбе видов. К.Ф. Рулье впервые обратил внимание на сходство внешнего строения у разных видов, ведущих сходный, образ жизни в определенной среде (водные, наземные, наземновоздушные и др.), положив таким образом начало изучению жизненных форм в животном мире. Его последователями были знаменитые натуралисты, такие как Н.А. Северцов, А.Н. Бекетов и др. В целом, К.Ф. Рулье можно считать одним из главных основоположников российской школы экологии животных. Знаменитая книга Ч. Дарвина «Происхождение видов путём естественного отбора, или сохранение благоприятствуемых форм в борьбе за жизнь», вышедшая в свет в 1859 г., основывалась во многом на экологических принципах. Ч. Дарвин показал, что «борьба за существование» в природе, под которой подразумевалось воздействие факторов неживой природы, внутривидовая и межвидовая конкуренция, приводят к естественному отбору особей внутри популяции и видов внутри сообщества, что является основным движущим фактором эволюции.

Кроме того, стало ясно, что взаимоотношения живых организмов и связи их с неорганическими компонентами природы, во многом определяющие «ход борьбы за существование», могут являться самостоятельной областью исследований. Итак, ко второй половине XIX в. накопились достаточные эмпирические и теоретические предпосылки для возникновения новой биологической науки о взаимоотношениях организмов с окружающей их живой и неживой природой.

Впервые термин «экология» был выдвинут немецким зоологом-гидробиологом Эрнстом Геккелем (1834–1919) в трудах «Всеобщая морфология организмов» (1866) и «Естественная история миротворения» (1868). Слово «экология» происходит от греческих слов *oikos*, что означает «местообитание», «жилище», и *logos* – «мысль», «наука». Э. Геккель определял экологию как «общую науку об отношениях организмов к окружающей среде, куда относятся в широком смысле все условия существования. Они частично органической, частично неорганической природы, но как те, так и другие имеют весьма большое значение для форм организмов, так как принуждают приспосабливаться к себе».

Первоначальным направлением молодой науки экологии являлось изучение адаптаций видов к условиям существования, при этом любой организм рассматривался как типичный представитель своего вида. В дальнейшем накопление данных и их обобщение привело к осознанию наличия более сложной организации жизни. Немецкий гидробиолог К. Мёбиус (1825–1908), на основе глубокого изучения устричных колоний в Северном море, выдвинул в 1877 г. концепцию биоценоза как закономерное сочетание

организмов различных видов, обитающих в сходных условиях среды. Формирование биоценозов, или биотических сообществ, согласно Мёбиусу, обусловлено длительным процессом приспособления различных видов друг к другу и к окружающей неживой природе. Впервые возникло понимание того, что живая природа, кроме видов, состоящих из совокупности особей, включает в свой состав также надорганизменные сложные системы, состоящие из множества видов – биоценозы, вне пределов которых организмы существовать не могут, так как нуждаются в постоянных связях (хищник–жертва, паразит–хозяин, различные взаимовыгодные контакты между видами). Для изучения структуры сообществ требовалась разработка методов количественного учёта особей различных видов, оценка соотношения видов в биоценозах. Эти методы изначально были разработаны гидробиологами для планктона (Гензен, 1887), а затем и для донной фауны. К началу XX в. количественные методы изучения биоценозов были разработаны для наземной фауны. В России развитие идей и методов биоценологии в первой половине XX в. связано с именами виднейших геоботаников, таких как Г.Ф. Морозов, который является основателем «учения о лесе», В.Н. Сукачёв, Б.А. Келлер, Л.Г. Раменский и др. Из зарубежных учёных наибольший вклад внесли датский ботаник К. Раункиер, Г. Дю Рие (Швеция), И. Браун-Бланке (Швейцария). Были созданы различные системы классификации растительных сообществ на основе экологоморфологических и динамических особенностей, разработаны представления о видах – экологических индикаторах, которые в дальнейшем нашли своё практическое применение в биоиндикационных методах контроля экологической обстановки территорий.

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

В первой четверти XX в. возникли и получили развитие также и другие направления экологии, связывающие эту молодую науку с традиционными областями биологии. Среди них – морфологическая экология, которая изучает особенности строения тканей и органов различных организмов в зависимости от условий их обитания, эволюционная экология, изучающая факторы эволюции организмов, а также палеоэкология, основной задачей которой является восстановление условий среды предшествующих эпох и образа жизни вымерших форм животных и растений. Многие важные проблемы эволюционной экологии позвоночных животных получили отражение в трудах С.С. Шварца. Период со второй половины 1930-х по начало 1940-х годов ознаменовался началом формирования в экологии нового подхода к исследованию и пониманию природы. Его основы были заложены ещё в конце XIX в. в трудах выдающегося отечественного почвоведа В.В. Докучаева, которому впервые удалось обосновать представление о почве как о сложной многокомпонентной природной системе, формирующейся и развивающейся под влиянием различных живых организмов и комплекса метеорологических, гидрологических и литологических факторов. Природа начинает рассматриваться как единство живой и неживой компонент, которые находятся между собой в тесном и неразрывном взаимодействии, оказывая при этом значительное влияние друг на друга. В 1935 г. английский ботаник А. Тенсли выдвинул термин «экосистема», а в 1942 г. В.Н. Сукачёв, основываясь на сходных предпосылках, обосновал представление о «биогеоценозе» как о совокупности организмов с их абиотическим окружением. По своей структуре экосистема и биогеоценоз аналогичны, однако в настоящее время термин экосистема применяют в основном

для обозначения крупномасштабных природных систем регионального уровня, в то время как термин «биогеоценоз» используют преимущественно для обозначения природных систем меньшего масштаба. Основоположниками изучения продуктивности экосистем в середине 1930-х годов стали гидробиологи, изучающие озёра.

Среди них – виднейшие отечественные гидробиологи, такие как С.В. Ивлев, С.А. Зернов, Г Г. Винберг. Начиная с 1950-х годов, весомый вклад в разработку теоретических основ биологической продуктивности внесли иностранные специалисты, такие как Г. Одум и Ю. Одум (США), Р. Уиттекер, Р. Маргалеф и др. На вопрос о значимости обмена веществ для живой природы впервые попытался ответить известный физик этого периода Э. Шредингер. Он показал, что таким образом организмы компенсируют возрастание своей энтропии (неупорядоченности молекул за счет теплового движения), поддерживая достаточный уровень своей организации, противостоя тем самым смерти. Постепенно значение экологии расширялось, возрастала степень ее интеграции с географическими и социальными науками. Развитие представлений об экосистеме привело к воссозданию «учения о биосфере Земли», разработанного выдающимся, отечественным учёным В.И. Вернадским (1863–1945) еще в 1920-х годах. Биосфера представлялась в виде глобальной экосистемы, функционирование и устойчивость которой основываются на экологических законах обеспечения баланса веществ и энергии.

Постепенно становилось всё более очевидным, что человечество также является одним из элементов биосферы Земли и поэтому всегда будет находиться в достаточно тесной зависимости от действия экологических законов и факторов. Прежние представления о возможности человеческой цивилизации возвыситься над Природой, переустроить её под свои нужды произвольным образом и выйти, освободится от контроля естественных факторов среды начали ставиться под сомнение.

В 1960-е годы переосмысление места и роди человека в природной среде на основе научных теорий происходило параллельно с проявлением негативных последствий промышленной деятельности, связанных с загрязнением среды и деградацией целых ландшафтов, что подтверждало на практике необходимость отказа от стремления к полному господству над Природой и бесконтрольному потреблению её минеральных и биологических ресурсов. Стремительный рост численности населения привёл к необходимости оценки потенциала доступных пищевых ресурсов. Развитие экологических подходов к оценке продуктивности экосистем и запросы практики привели к созданию Международной биологической программы (МБП), в рамках которой биологи и экологи многих стран объединили свои усилия для оценки продукционной мощности всей биосферы.

Только благодаря международной кооперации удалось установить основные закономерности количественного распределения и воспроизводства органического вещества на суше и в океане, а также рассчитать максимальную биологическую продуктивность всей планеты. В результате выполнения МБП были определены допустимые нормы изъятия пищевых ресурсов в интересах наиболее рационального их использования человечеством.

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

Таким образом, во второй половине XX в. на фоне обострения экологических проблем прикладного характера произошло становление социальной экологии. Кроме того, начавшее развиваться после второй мировой войны направление глобалистики, на фоне возникновения экологических проблем, затрагивающих одновременно многие страны, дало начало становлению глобальной экологии. Однако размышления о роли человеческой цивилизации в природе, о причинах ее негативного воздействия на окружающую среду и о возможных путях оптимизации отношений с природой возникали у ученых и просветителей и ранее. Одно из первых высказываний, относящихся к сфере социальной

экологии, принадлежит французскому естествоиспытателю-эволюционисту Жану-Батисту Ламарку (1744–1829). Он, наряду с раскрытием ряда закономерностей влияния среды на организмы, впервые обратил серьезное внимание на специфическую роль человека и ее возможные катастрофические последствия. Он писал: «Можно, пожалуй, сказать, что назначение человека как бы заключается в том, чтобы уничтожить свой род, предварительно сделав земной шар непригодным для обитания». Это высказывание перекликается с «пророчествами» великого деятеля эпохи Возрождения Леонардо да Винчи (1452–1519), предрекавшего появление существ, результаты деятельности которых «...ничего не оставят ни на земле, ни под водой, что не было бы преследуемо и не подвергалось искоренению...»

Необходимость оптимизации деятельности и поведения человека в окружающем мире с целью поиска путей относительно стабильного, а в дальнейшем и устойчивого развития общества, были предпосылками для созыва Конференции ООН по окружающей среде и развитию, состоявшейся в Рио-де-Жанейро в 1992 г. Новая Международная Конференция по устойчивому развитию «Рио+20», прошедшая в 2012 г. в Рио-де-Жанейро, стала одной из важнейших глобальных конференций нашей эпохи по вопросам устойчивого развития. В результате были намечены основные пути решения важнейших задач:

– переход к более «зеленой» экономике;

– защита морских экосистем от деградации при чрезмерном вылове промысловых рыб и других организмов, загрязнении морской среды на фоне негативных последствий изменений климата;

– улучшение условий жизни в городах; расширение использования возобновляемых источников энергии, что может позволить существенно снизить выбросы углекислого газа, а также уровень загрязнения атмосферного воздуха и воздуха; улучшение управления лесным хозяйством и др. При этом были предусмотрены не только практические шаги по решению этих задач, но и комплекс необходимых научных экологических исследований.

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

Различные аспекты экологии и смежных с ней дисциплин содержатся в трудах и научных трудах и учебниках российских исследователей, изданных в 1980–1990-х годах – М.И. Будыко, Н.Н. Моисеева, Н.Ф. Реймерса, И.П. Герасимова, А.В. Яблокова, Ю.А. Израэля, Б.Г. Розанова. Следует также обратить внимание на оригинальный труд «Проблемы экологии России», изданный в 1993 г., авторами которого являются К.С. Лосев, В.Г. Горшков, К.Я. Кондратьев и другие ученые. Труды известных зарубежных экологов, таких как Ю. Одум, Б. Небела, Т. Миллера, П. Ревелля, Ч. Ревелля, Л.Р. Брауна и др., в большинстве своем переведены на русский язык. Во многом сохраняет свою актуальность книга французского эколога Франсуа Рамада «Прикладная экология», выпущенная также в СССР в 1981 г. Значительный вклад в развитие общей экологии внес учебник английских авторов М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таунсенд «Экология: особи, популяции, сообщества» (1989), а также труды американского эколога Юджина Одума – «Основы экологии» (1975) и «Экология» (1986), переизданные на русском языке, и многие другие.

В настоящее время в России реализуется «Стратегии экологической безопасности Российской Федерации на период до 2025 года», план мероприятий которой был утвержден Правительством в мае 2019 г. Данный план включает 18 разделов, связанных, в том числе, с развитием системы эффективного обращения с отходами производства и потребления, созданием индустрии утилизации отходов и их повторного применения. Выполняется также с 2018 г. Национальный проект «Экология», включающий в себя ряд федеральных проектов, таких как «Чистая страна», «Чистый воздух», «Чистая вода», «Оздоровление Волги», «Комплексная система обращения с твердыми коммунальными отходами» и др. Целью национального проекта «Экология» является значительное улучшение экологической обстановки и здоровья россиян.

Российская Федерация, являясь членом ряда крупных международных организаций при Организации объединенных наций, таких как Международный совет по исследованию моря (International Council for the Exploration of the Sea – ICES), Международная морская организация (International Maritime Organization – IMO), Международная продовольственная и сельскохозяйственная организация (Food and Agriculture Organization – FAO) и др., ратифицирует и выполняет требования международных конвенций в области предотвращения загрязнения водной и воздушной среды, сохранении важнейших ресурсов.

Таким образом, экология, зародившись во второй половине XIX в. из наук биологического профиля, пройдя через несколько этапов своего развития, к началу XXI в. представляет собой комплексную науку, включающую в себя не только биологические методы изучения природы, но также многие подходы из области географических, физических, химических, технических и социальных наук. Общая экология становится теоретической базой для рационального использования и охраны различных ресурсов, а прикладная экология – обеспечивает внедрение важнейших экологических законов и правил в практическую деятельность человека, в сотрудничестве с техническими науками.

1.3. Задачи и методы современной экологии

В настоящее время перед экологией стоит целый комплекс общих теоретических и прикладных задач, которые обусловлены как традиционным биологическим подходом этой науки, так и современными проблемами, связанными с негативным антропогенным воздействием на природную среду.

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

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

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

Оценка степени устойчивости природных и природно-антропогенных хозяйственных систем невозможна без применения экологических принципов и законов. Под

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

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

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

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

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

в период проведения различных сухопутных и морских экспедиций. Дистанционные методы основаны на получении данных с помощью различных автоматизированных систем наблюдения, в том числе с помощью самолётов и орбитальных спутников.

Следует заметить, что в полевых условиях получают в основном не сразу экологические по сути данные, а только информацию о значении отдельных элементов среды. Эколог для решения своих задач широко использует метеорологические и гидрологические наблюдения (температура воздуха и воды, влажность, направление и скорость ветра и водных течений, объем и интенсивность атмосферных осадков и др.), результаты химических анализов воздуха, воды и почвы, физические показатели среды (уровень радиоактивности, напряженность магнитного поля, освещенность и др.), а также биологические данные (видовой состав и численность организмов, объекты их питания, распределение в пространстве и т.д.). Затем следует анализ всего собранного материала и установление степени и характера влияния факторов и процессов среды на интересуемые стороны жизнедеятельности организмов. Одним из важнейших полевых экологических методов является *биоиндикация*, основанная на учете видового состава и численности определенных индикаторных видов животных, растений и микроорганизмов для оценки экологического благополучия территорий и акваторий. Изучение растительности в полевых условиях для решения экологических задач предполагает определение:

– роли фитоценоза в накоплении органических веществ и энергии и превращениях вещества и энергии в общей системе биогеоценоза;

– характера и степени воздействия фитоценоза на остальные компоненты биогеоценоза;

– роли фитоценоза в динамике биогеоценоза;

– характера и степени воздействия фитоценоза на соседние биогеоценозы;

– формы, способов и средств прямого и косвенного воздействия на фитоценоз со стороны хозяйственной деятельности человека с целью повышения биологической продуктивности биогеоценоза и усиления других его полезных свойств.

Растительный покров изучается в разрезе растительных ассоциаций. Растительная ассоциация (по В.Н. Сукачеву) – основная единица классификации растительного покрова, которая представляет собой совокупность однородных фитоценозов с одинаковой структурой, видовым составом и со сходными взаимоотношениями организмов как друг с другом, так и со средой. Чаще всего ассоциацию называют по господствующим в ней растениям (бор-зеленомошник, бор-кисличник, ельник сфагново-травяной, сосновый бор-черничник с моховым покровом и т.п.). Сходные ассоциации объединяют в группы, группы – в формации, группы формаций, классы формаций и типы растительности. Виды, свойственные данной ассоциации, называются константами. Константность многих видов по мере увеличения размеров учетных площадок вначале растет, а затем становится постоянной. Наименьший размер территории, включающий все ее константы, называется минимальным ареалом ассоциации.

К специфическим экологическим методам исследования фитоценозов, представляющих соответствующие ассоциации, относятся *закладка и описание пробных площадей и учетных площадок*. Размеры пробных площадей для травяных сообществ обычно колеблются в пределах от 1 до 100 м^2, для лесов – от 100 до 5000 м^2. Размер может быть увеличен, т. к. размер пробной площади должен превышать минимальный размер площади, необходимой для выявления всех особенностей соответствующего сообщества. Пробные площади могут иметь строго определенную форму (прямоугольник, квадрат) или естественные границы изучаемого сообщества. Для более точного подсчета всходов деревьев, побегов, отдельных видов растений в пределах пробных площадей выделяются учетные площадки размером 1–4 м^2, а для определения биомассы травостоя – 0,25 м^2. При характеристике растительных сообществ производится подробное качественное и количественное их описание: список растений в определенном порядке, ярусность и мозаичность, угнетенность или буйное развитие (взвешивание сухой биомассы или другие способы), фенология (периодичность в развитии), характеристика места обитания (рельеф, склон, почва, органические остатки и т.д.). Кроме описания пробных площадей,

при исследовании растительного покрова территории используется метод геоботанического профилирования, позволяющий выявить закономерности пространственного распределения растительных сообществ. Для этого выбирают определенный ориентир и в данном направлении отмечают все изменения в растительности (например, по уклону местности). По полученным результатам вычерчивают профиль изучаемой площади.

Весьма существенна хозяйственная оценка фитоценозов: обеспеченность семенным возобновлением для леса, наличие в травостое полезных и вредных растений, плодородие почв, поедаемость растений различными животными – для сенокосов и пастбищ. На основе описания пробных площадей, профилей и т.п. производится картирование: на карту наносятся либо растительные ассоциации, либо их группы или формации. При этом широко применяется аэрофотосъемка.

Экологическое изучение животных в полевых условиях включает изучение сезонных изменений показателей состава и количества пищи, абиотических условий среды, биотических связей, динамики размножения, закономерностей миграций и размещения популяций. Количественный учет может быть визуальным (глазомерным) и инструментальным. При визуальном учете организмы учитываются на определенном участке (площадной учет), маршруте (линейный учет) или в определенном объеме воды, почвы (объемный учет). В гидробиологии широко используются приборы позволяющие отбирать пробы донного грунта вместе с находящимися в них организмами – дночерпатели, а также специальные мелкоячеистые конические сети, предназначенные для отлова мелких беспозвоночных в толще воды. Различают полный и выборочный учет. Выборочный учет может быть абсолютным и относительным. Абсолютный учёт исследует все организмы на пробной площади или в каком-то объеме. При относительном – численность организмов учитывается приблизительно. Например, количество зверьков, попавших в определенное число ловушек на той или иной территории за сутки; количество птиц или растений, обнаруженных на маршруте.

Экологии и геоботаники часто пользуются показателем встречаемости вида. Это показатель относительного числа выборок, в которых представлен вид. Если вид встречается менее чем в 25 % выборок, он считается случайным. Обилие – это количество особей вида, приходящееся на единицу площади или объема. Для растительных ассоциаций используют пятибалльную шкалу Хульта: 5 – очень обильно, 4 – обильно, 3 – необильно, 2 – мало, 1 – очень мало. Широко используют также шкалы Ж. Браун-Бланке и О. Друде. Исследуется также покрытие – площадь, покрываемая надземными частями того или иного вида растения (истинное покрытие – площадь, занятая основаниями побегов, проективное – площадь, покрываемая верхними частями растений). Учитываемая биомасса: фитомасса, зоомасса; разовая (начальная – в начале вегетационного сезона, конечная – в конце вегетационного сезона); средняя.

Теоретическое обобщение полученных данных позволяет выявить конкретные причины наблюдаемых пространственных или временных неоднородностей в биологических компонентах исследуемых экосистем, что в дальнейшем будет способствовать построению гипотез, т. е. обоснованных предположений, объясняющих механизмы взаимосвязей между живыми и неживыми компонентами природы.

Экспериментальные методы применяются тогда, когда достаточно сложно или невозможно в полевых условиях установить степень и характер воздействия определенных факторов среды на исследуемый биологический объект. Эксперимент проводится по строго определенной программе, включающей в себя наблюдения и точную регистрацию параметров жизнедеятельности особей (двигательной активности, дыхания, интенсивности питания, скорости роста, рождаемости и смертности и др.) в зависимости от количественных значений одного или нескольких факторов среды (температуры, солёности воды, pH, освещения и др.). Данные, полученные в результате одного эксперимента или их серии, позволяют в лабораторных условиях выявить и оценить различные причинно-следственные связи между абиотическими и биотическими характеристиками. Тем не менее, необходимо понимать, что результаты, полученные в лабораторных условиях, не всегда могут в полной мере отражать происходящее в естественной природной среде, так

как в опыте чрезвычайно трудно учесть всё многообразие природных условий и факторов, потенциально способных оказывать значительное воздействие на изучаемый объект.

Модель представляет собой абстрактное упрощённое подобие реальности. Примером модели может служить географическая карта. Экологические модели строятся на основании теоретических обобщений совокупности сведений, полученных в результате полевых наблюдений и экспериментов. Моделирование динамики численности отдельной популяции или процессов, происходящих в целой экосистеме, почти всегда является чрезвычайно сложным делом, требующим весьма значительных затрат средств и времени. Построение модели включает несколько этапов. Первоначально производят тщательное всестороннее изучение реальных природных явлений и взаимосвязей. Выдвигаются первичные предположения о характере происходящего. На втором этапе разрабатывается логическая модель, в которой, исходя из имеющихся фактов и общих экологических принципов, формулируются главные закономерности, свойственные для рассматриваемой экосистемы. На третьем этапе логическая модель уточняется и приобретает строгое математическое выражение в виде совокупности уравнений. Наконец, четвёртый этап – это расчёт на основе построенной модели интересующих биологических параметров и сравнение результатов моделирования с действительностью. При значительном (более 40 %) расхождении между реальными и полученными на основе разработанной модели значениями модель отвергают или совершенствуют. Математическими моделями описываются и проверяются различные варианты динамики численности популяций растений и животных, процессы биологической продуктивности в наземных и морских экосистемах, ход восстановления нарушенных экосистем и т.д.

Так как биологические системы – системы саморегулирующиеся, для их описания и моделирования применяются методы математической статистики и теория вероятностей, теория информации и кибернетики, математическая логика, дифференциальные и интегральные исчисления, теория чисел, матричная алгебра.

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

Таким образом, на современном этапе своего развития экология для эффективного решения своих задач использует весьма широкий спектр методов изучения природной среды.

Глава 2. Организм и среда. Общие закономерности

2.1. Экологические факторы и их классификации

В природной обстановке любой организм или группа организмов живет в окружении множества явлений и объектов, которые составляют для него окружающую среду обитания. *Среда обитания* – это та часть природы, которая непосредственно окружает живой организм и непосредственно с ним взаимодействует. Выделяются среды обитания: водная, наземно-воздушная, почвенная и организменная (эндопаразитизм). Условия конкретной среды представляют собой совокупность её физических, химических и биологических характеристик. Организм в среде своего обитания находится в определённой зависимости от разнообразных условий среды, для которых свойственна временная и пространственная изменчивость. Природная среда, окружающая природа – это среда, не измененная человеком или измененная в малой степени. С термином «местообитание» обычно связывается та среда жизни организма или вида, в которой осуществляется весь цикл его развития.

В общей экологии речь обычно идет о природной среде, окружающей природе, местообитаниях; в прикладной и социальной экологии – об окружающей среде. Этот термин

часто считают неудачным переводом с английского «*environment*», поскольку отсутствует указание на объект, который окружает среда.

Отдельные элементы среды, оказывающие непосредственное и очевидное воздействие на различные стороны жизнедеятельности организмов, называются *экологическими факторами*. Понятие экологического фактора является ключевым в экологии. Именно через экологические факторы оценивают влияние среды на организмы. Под экологическими факторами понимается также любой элемент или условие среды, на которые организмы реагируют приспособительными реакциями, или адаптациями. За пределами приспособительных реакций лежат летальные (гибельные для организмов) значения факторов. Правомерно также такое определение: экологический фактор – это неделимый далее элемент среды, способный оказывать прямое или косвенное воздействие на живые организмы хотя бы на протяжении одной из стадий их жизненного цикла. Неделимость экологического фактора можно объяснить на следующем примере. В качестве экологического фактора нельзя рассматривать глубину водоёма или высоту над уровнем моря, т. к. на организмы непосредственное воздействие оказывают не эти морфометрические характеристики рельефа, придуманные человеком, а те конкретные элементы среды, изменчивость которых зависит от глубины или высоты. С возрастанием глубины водоёмов обычно уменьшается температура, содержание растворённого кислорода, освещённость, повышается минерализация и гидростатическое давление, а с увеличением высоты над уровнем моря уменьшается атмосферное давление и содержание кислорода в воздухе и т.д. Именно эти элементы среды (температура, кислород, минерализация воды, свет, давление и др.), влияющие на процессы роста, размножения и выживания растений и животных в данном местообитании, следует называть экологическими факторами.

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

Существует несколько подходов классификации экологических факторов. Согласно наиболее распространенной классификации, все они подразделяются на три группы: абиотические, биотические, антропогенные.

Абиотические – это факторы неживой природы. К ним относятся все факторы неживой природы, такие как температура воздуха и воды, солёность воды, влажность воздуха и почвы, атмосферное и гидростатическое давление, концентрация различных газов и микроэлементов и т.д.

Биотические – факторы живой природы. Включают факторы обеспеченности пищей и различные формы межвидовых взаимодействий (хищничество, паразитизм, конкуренция, симбиоз и др.). Проявляются через влияние одних организмов или их сообществ на другие. Эти влияния могут быть со стороны растений (фитогенные), животных (зоогенные), микроорганизмов, грибов и т.п.

Антропогенные – факторы человеческой деятельности. Антропогенные факторы могут иметь физическую (электромагнитные поля, радиоактивные продукты атомной промышленности и др.), химическую (синтетические средства борьбы с вредителями культурных растений, органические и неорганические удобрения, продукты сжигания

органического топлива и т.д.) и биологическую природу (преднамеренное или случайное вселение чужеродных для местной экосистемы видов растений, насекомых, рыб и т.д.). В их числе можно выделить прямое влияние на организмы (например, промысел, вырубка леса и т.п.) и опосредованное влияние на местообитание (загрязнение среды, уничтожение нерестилищ или кормовых угодий, строительство плотин на реках и т.п.).

Необходимо понимать, что данная классификация экологических факторов носит во многом условный характер и не может являться вполне удачной. Дело в том, что часто бывает затруднительно установить принадлежность фактора к одной из трёх перечисленных выше групп. Например, температуру среды обитания можно рассматривать как типичный абиотический фактор, но в некоторых случаях её значения определяются биологическими процессами. Известно, что многие животные в холодный период года склонны образовывать плотные скопления, внутри которых температура воздуха может значительно превышать температуру окружающей среды. Например, антарктические императорские пингвины зимой формируют плотные скопления, состоящие из сотен особей. Внутри них температура может на 30–50 ºС превышать температуру окружающего пространства, что позволяет им даже размножаться в зимний период. Другим ярким примером влияния организмов на микроклимат может служить регуляция температуры в снежной берлоге белого медведя в Арктике. В период, когда рождается медвежонок, температура воздуха в ней на 40 ºС выше, чем снаружи. Эффект значительного повышения температуры за счёт образования скоплений, свойственен также многим видам насекомых и их личинкам, при этом меняются также такие параметры среды, как влажность и газовый состав воздуха.

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

Классификация российского учёного А.С. Мончадского подразделяет все экологические факторы на *первичные периодические, вторичные периодические и непериодические*. Первичные периодические факторы – это астрономические факторы, адаптация к которым у организмов возникает в первую очередь. К их числу принадлежит суточная, сезонная, годовая, лунная периодичность как следствие вращения земного шара вокруг своей оси и его движения вокруг солнца или смены лунных фаз. Регулярная цикличность существовала ещё до возникновения жизни на нашей планете, поэтому адаптации к первичным периодическим факторам являются самыми древними и прочно закрепились в наследственности у большинства организмов. Согласно А.С. Мончадскому, изменения крупномасштабных первичных периодических факторов оказывают влияние, прежде всего, на площадь и форму ареалов видов, определяя тем самым главные особенности сезонных колебаний численности популяции и стремление её членов к совершению кормовых, зимовальных или репродуктивных миграций. Воздействие первичных периодических факторов проявляется почти повсеместно, за исключением только таких зон, как глубоководные районы океана или подземные местообитания. Вторичные периодические факторы являются следствием изменения первичных периодических факторов.

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

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

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

1. Факторы абиотические, типично климатические – температура, свет, влажность, атмосферное давление, газовый состав воздуха, продолжительность светового дня и др.

2. Факторы абиотические, некоторые из них опосредованно связанны с климатическим режимом – содержание растворённых в воде газов, солёность воды, *pH*, гидростатическое давление, плотность среды обитания, механический состав почвы и др.

3. Факторы биотические – внутривидовые и межвидовые взаимодействия.

2.2. Общие закономерности действия факторов среды на организмы

Общее количество экологических факторов, воздействующих на организм или на биоценоз, огромно, некоторые из них хорошо известны и понятны, например температура воды и воздуха, действие других, например изменения силы гравитации – только недавно стало изучаться. Несмотря на большое разнообразие экологических факторов, в характере их воздействия на организмы и в ответных реакциях живых существ можно выделить ряд закономерностей.

2.2.1. Закон оптимума (толерантности)

Согласно этому закону, впервые сформулированному В. Шелфордом, для биоценоза, организма или определенной стадии его развития имеется диапазон наиболее благоприятного (оптимального) значения фактора. За пределами зоны оптимума лежат зоны угнетения, переходящие в критические точки, за которыми существование невозможно (рис. 2.1). К зоне оптимума обычно приурочена максимальная плотность популяции. Зоны оптимума для различных организмов неодинаковы. Для одних они имеют значительный диапазон. Такие организмы относятся к группе *эврибионтов* (от греч. «эури» – широкий; «биос» – жизнь). Организмы с узким диапазоном адаптации к факторам называются *стенобионтами* (от греч. «стенос» – узкий). Виды, способные существовать в широком диапазоне температур, называются *эвритермными*, а те которые способны жить только в узком

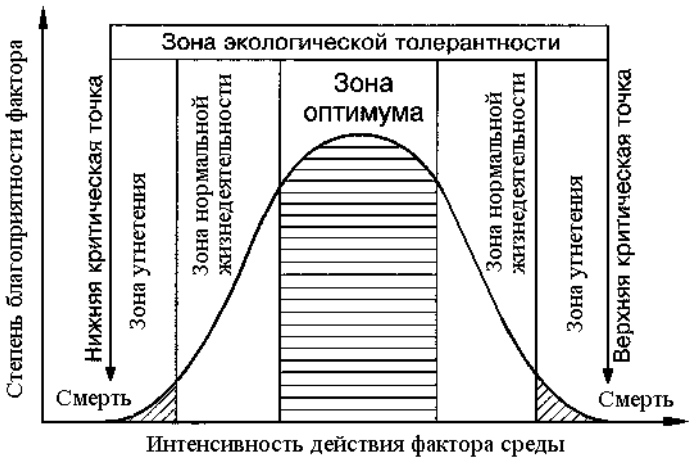

Рис. 2.1. Схема действия факторов среды на живые организмы – закон оптимума

интервале температурных значений – *стенотермными*. Возможность обитать в условиях с различной соленостью воды называется *эвригалинностью*, на различных глубинах – *эврибатностью*, в местах с различной влажностью почвы – *эвригигричностью* и т.д. Важно подчеркнуть, что зоны оптимума по отношению к различным факторам различаются, и поэтому организмы полностью проявляют свои потенциальные возможности в том случае, если весь спектр факторов имеет для них оптимальные значения.

Диапазон значений факторов (между критическими точками) называют *экологической толерантностью*, или пластичностью (изменчивостью) (см. рис. 2.1). Эта характеристика зависит в значительной мере от среды, в которой обитают организмы. Если среда относительно стабильна по своим свойствам (малы амплитуды колебаний отдельных факторов), в ней больше стенобионтов (например, в глубоководных горизонтах морей и океанов, экваториальная зона суши), если среда динамична (например, поверхностный слой водоемов, континентальные участки умеренного пояса), то в ней больше шансов на выживание имеют эврибионты.

Зона оптимума и экологическая валентность обычно шире у теплокровных организмов, чем у холоднокровных. Надо также иметь в виду, что экологическая валентность для одного и того же вида не остается одинаковой в различных условиях (например, в северных и южных районах в отдельные периоды жизни и т.п.). Молодые и старческие организмы, как правило, требуют более кондиционированных (однородных) условий. Иногда эти требования весьма неоднозначны. Например, по отношению к температуре личинки насекомых обычно стенобионтны (стенотермны), в то время как куколки и взрослые особи могут относиться к эврибионтам (эвритермным).

Эврибионты хорошо выдерживают широкий диапазон колебаний факторов среды, например, типичным эврибионтом является верблюд, способный жить не только в условиях пустыни, выдерживая значительные колебания температуры, недостаток влаги и пищи, но и в условиях умеренного пояса. Виды с широкими диапазонами толерантности обычно первыми заселяют новые районы, в которых произошли какие-то специфические изменения окружающей среды, для которых у природы пока еще не выработаны адаптации, т. е. определенные приспособления к действию данных факторов. Если условия среды изменяются в малых диапазонах, то это способствует формированию у организмов четких адаптаций, иногда в ущерб ширине диапазона толерантности. При этом они оказываются способными нормально существовать в достаточно суровых по нашим меркам условиях, например, в полярных водах, где температура хотя и низкая (около 2 ºС), но достаточно стабильная, или в даже в жерлах вулканов. То есть эврибионты достойно выдерживают конкуренцию при достаточно широких и непредсказуемых колебаниях факторов среды. В более стабильных условиях в конкурентной борьбе как правило побеждают стенобионты.

Представители разных видов сильно отличаются друг от друга, как по положению зоны оптимума, так и по экологической толерантности. Например, песцы в условиях тундры способны переносить колебания температуры воздуха в очень большом

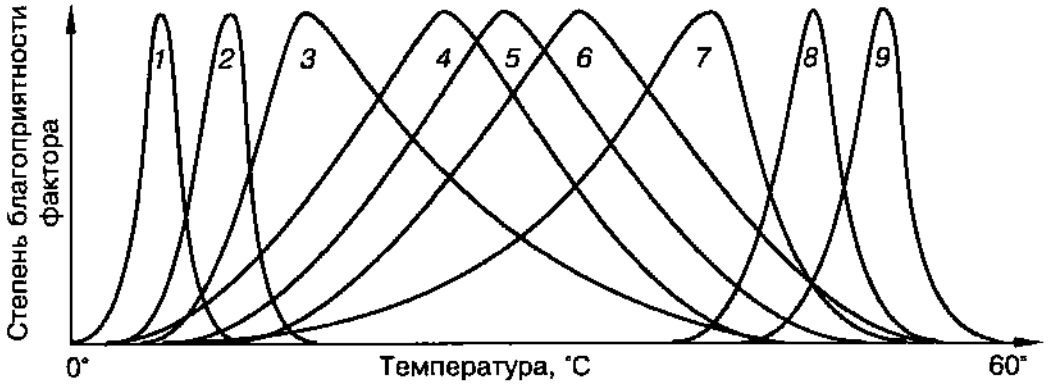

Рис. 2.2. Положение кривых оптимума на температурной шкале для разных видов:
1, 2 – стенотермные виды, криофилы; 3–7 – эвритермные виды; 8, 9 – стенотермные виды, термофилы

диапазоне – более 80 ºС (от +30 до –55 ºС). А вот обитатели тропической и экваториальной зоны являются стенотермными. Большинство видов рыб из р. Амазонка благоприятно себя чувствуют при температуре от 27 до 30 ºС, и даже временное ее понижение до 23–25 ºС приводит к резкому потемнению окраски, прекращению потребления пищи и дальнейшему угнетению. Это хорошо известно каждому аквариумисту, содержащему у себя дома красивейших рыб из этого региона, например дискусов (*Simphisodon discus*), для которых необходимо поддерживать стабильную температуру воды с помощью автоматических терморегуляторов. Таким образом, одно и то же значение данного фактора среды может являться оптимальным (самым благополучным) для одного вида, нормальным – для другого и смертельным для третьего. На рис. 2.2 показан ряд графиков зависимости от температуры степени благоприятности жизнедеятельности различных стенотермных и эвритермных организмов. Как видно из рисунка, для некоторых эвритермных видов (графики 3 и 7) свойственна асимметрия положения кривой.

Условия, приближающиеся по одному или сразу нескольким факторам к критическим для жизни значениям для данного организма, называют *экстремальными*. Положение оптимума и критических точек на градиенте фактора может быть несколько сдвинуто под влиянием меняющихся условий среды. Это регулярно происходит у многих видов при смене времен года. Например, воробьи зимой могут выдерживать очень сильные морозы, но северным летом могут погибнуть от переохлаждения уже при температуре чуть ниже нуля. Явление сдвига оптимума по отношению к какому-то фактору носит название *акклимации*. В отношении температуры это достаточно хорошо изученный процесс тепловой закалки организмов. Для температурной акклимации нужен достаточно продолжительный период времени. Процесс происходит при смене в клетках ферментов, катализирующих одни и те же реакции, но при разных температурах (они называются *изоферментами*). Каждый фермент кодируется своим геном, поэтому необходимо выключение одних генов и активация других, транскрипция, трансляция и сборка достаточного количества нового белка. В целом данный процесс занимает в среднем около двух недель и стимулируется изменениями в окружающей природе. Акклимация, или закалка, является одной из важнейших адаптаций организмов происходящих при постепенном приближении неблагоприятных условий или при попадании на территории с иным, чем прежде, климатом.

2.2.2. Неоднозначность действия факторов среды на разные функции организма

Каждый фактор среды неодинаково влияет на разные функции организма (рис. 2.3). Оптимум для одних процессов может являться угнетением для других. Например, температура воздуха от +40 до +45 ºС у холоднокровных животных сильно увеличивает скорость обменных процессов в организме, но при этом тормозит двигательную активность,

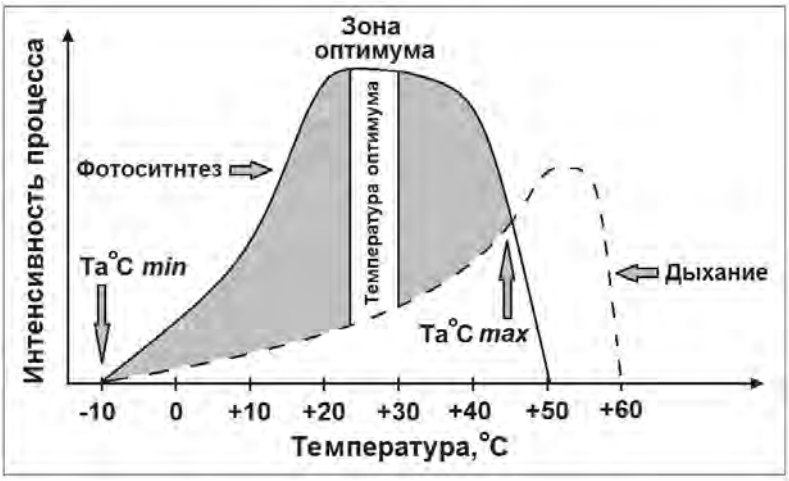

Рис. 2.3. Схема зависимости фотосинтеза и дыхания растения от температуры [В. Лархеру, 1978]:
$t_{мин.}$, $t_{опт.}$, $t_{макс.}$ – соответственно температурный минимум, оптимум и максимум для прироста растений (заштрихованная область)

что в конечном итоге приводит к тепловому оцепенению. Для многих рыб температура воды, оптимальная для созревания половых продуктов, оказывается неблагоприятной для икрометания. Жизненный цикл, в котором в определенные периоды времени организм осуществляет преимущественно те или иные функции (питание, рост, размножение, расселение и др.), всегда согласован с сезонными изменениями совокупности факторов среды. При этом подвижные организмы могут менять места своего обитания для успешной реализации всех потребностей своей жизни.

2.2.3. Разнообразие индивидуальных реакций на факторы среды

Способность к выносливости, критические точки, зоны оптимума и нормальной жизнедеятельности достаточно часто меняются на протяжении жизненного цикла особей. Эта изменчивость определяется как наследственными качествами, так и возрастными, половыми и физиологическими различиями. Например, взрослые особи пресноводных карповых и окунеобразных видов рыб, такие как карп (*Cyprinus carpio L.*), судак европейский обыкновенный (*Lucioperca lucioperca L.*) и др., вполне способны обитать в воде заливов внутренних морей с соленостью до 5–7 г/л, но их нерестилища располагаются только в сильно опресненных районах, около устьев рек, потому что икра этих рыб может нормально развиваться при солености воды не более 2 г/л. Личинки крабов не могут жить в пресной воде, но взрослые особи встречаются в устьевой зоне рек, где обилие выносимого речным потоком органического материала создает хорошую кормовую базу. У бабочки мельничной огневки – одного из опасных вредителей муки и зерновых продуктов – критическая для жизни минимальная температура для гусениц: 7 ºС, для взрослых форм – 22 ºС, а для яиц – 27 ºС. Понижение температуры воздуха до –10 ºС смертельно для гусениц, но не опасно для взрослых форм и яиц данного вида.

Таким образом, экологическая толерантность, свойственная для вида в целом, оказывается более широкой, чем толерантность каждой отдельной особи на данном этапе ее развития.

2.2.4. Относительная независимость приспособления организмов к разным факторам среды

Степень выносливости организма к какому-то отдельному фактору не означает наличие аналогичной толерантности по отношению к другому фактору. Виды, способные

существовать в широком диапазоне температурных условий, могут оказаться не в состоянии выдерживать значительные колебания солености воды или влажности почвенной среды. Иными словами, эвритермные виды могут быть стеногалинными или стеногигрическими. Набор экологических толерантностей (чувствительностей) к различным факторам среды называется *экологическим спектром вида*.

2.2.5. Взаимодействие экологических факторов

Зона оптимума и пределы выносливости по отношению к какому-либо фактору среды могут смещаться в зависимости от того, с какой силой и в каком сочетании воздействуют одновременно другие факторы. Одни факторы могут усиливать или смягчать силу действия других факторов. Например, избыток тепла может в какой-то мере смягчаться пониженной влажностью воздуха. Увядание растения можно приостановить как увеличением количества влаги в почве, так и снижением температуры воздуха, уменьшая тем самым испарение. Недостаток света для фотосинтеза растений – можно компенсировать повышенным содержанием углекислого газа в воздухе и т.п. Из этого, однако, не следует, что факторы могут взаимозаменяться. Они не взаимозаменяемы. Полное отсутствие света приведет к скорой гибели растения, даже если влажность почвы и количество в ней всех питательных веществ оптимальны.

Неблагоприятные условия среды, голод, скученность рыб, поражение паразитами и другие факторы снижают их устойчивость к токсикантам. Кроме того, даже незначительное загрязнение водоемов повышает восприимчивость рыб к возбудителям инфекционных и инвазионных болезней и является одной из косвенных причин, вызывающих гибель рыб. Поскольку любые сточные воды имеют сложный, многокомпонентный химический состав, необходимо учитывать их комбинированное действие. Совместное действие нескольких факторов, при котором эффект их воздействия взаимно усиливается, называется *синергизмом.* Синергизм четко проявляется в комбинациях тяжелых металлов (меди и цинка, меди и кадмия, никеля и цинка, кадмия и ртути, никеля и хрома), а также аммиака и меди, синтетических поверхностно активных веществ. При совокупном воздействии пар данных веществ их токсический эффект значительно возрастает. Вследствие этого смеси даже небольших концентраций этих веществ могут оказаться смертельными для многих организмов. Примером синергизма может являться также повышенная угроза замерзания при морозе с сильным ветром, чем в безветренную погоду.

В противоположность синергизму можно выделить определенные факторы, воздействие которых снижает мощность результирующего эффекта воздействия. Токсичность солей цинка и свинца снижается в присутствии соединений кальция, а синильной кислоты – в присутствии окиси и закиси железа. Такое явление носит название *антогонизм*. При этом, зная, какое именно вещество оказывает антагонистическое воздействие на данный загрязнитель, можно добиться значительного снижения его негативного воздействия.

По данным Д. Алабастер и Р. Ллойд (1984), большинство токсических веществ оказывают на рыб суммированное действие. Для характеристики совместного эффекта смесей токсикантов ими предложен коэффициент *аддитивности*. Установлено, что степень комбинированного действия зависит от вида токсиканта, его доли в смеси, длительности воздействия, показателей состава воды (например, жесткости). На токсичность существенно влияют также экологические факторы температура, газовый состав, жесткость, *pH*, скорость течения воды и инсоляция.

С *температурой воды* тесно связана растворимость химических веществ, а следовательно, и величина их концентраций. Чем выше температура воды, тем выше растворимость большинства ядов (например, солей тяжелых металлов) и их концентрация в воде. При низкой температуре многие соединения выпадают в осадок, плохо проникают в организм гидробионтов и становятся менее токсичными. С другой стороны, температура оказывает неспецифическое влияние на устойчивость организма рыб по отношению к токсинам, поскольку с ней тесно связаны интенсивность обмена веществ и скорость

всасывания токсикантов. С подъемом температуры воды повышается чувствительность рыб к ядам, сокращается время проявления симптомов интоксикации и ускоряется гибель. Поэтому концентрации, нетоксичные при низких температурах, могут оказаться летальными при повышенных. Наконец, повышение температуры воды в ряде водоемов, обусловленное сбросом нагретых сточных вод (термальное загрязнение), влияет отрицательно как самостоятельный фактор.

Выживаемость рыб при различных токсических воздействиях снижается при дефиците *растворенного в воде кислорода*, т. к. он приводит к повышению скорости кровотока в жабрах, что благоприятствует проникновению и накоплению ядовитых веществ в органах и тканях рыб. Повышенное содержание CO_2 в водоеме, с одной стороны, изменяет буферные свойства воды и благодаря этому снижает действующую концентрацию вещества, с другой – отрицательно влияет на физиологические функции организма, прежде всего на газообмен.

Жесткость воды влияет на токсичность двояко. Высокоминерализованные воды, образуя с токсическими (в основном неорганическими) веществами нерастворимые комплексы, уменьшают действующие на рыб концентрации ядов. В мягкой воде токсичность обычно выше, чем в жесткой. Снижение токсичности упомянутых соединений, с другой стороны, связано с тем, что ионы кальция, уменьшая проницаемость биологических мембран, препятствуют проникновению ядов внутрь организма. На токсичность большинства органических соединений, например детергентов и пестицидов, жесткость воды влияет незначительно.

Взаимосвязь токсичности и *pH воды* наиболее четко проявляется у тех веществ, которые могут существовать в ионизированной и неионизированной формах. Так, солевой аммиак при pH 8,0 в несколько раз токсичнее, чем при *pH* 7,0 за счет резкого повышения концентрации неионизированных молекул (NH_3). Действие сероводорода, сульфидов и цианидов усиливается по тому же принципу при сдвиге *pH* в кислую сторону.

Из физических факторов следует учитывать *скорость течения воды,* играющую важную роль в разбавлении и сносе сточных вод, и *солнечный свет,* ускоряющий их детоксикацию.

Таким образом, совместное воздействие ряда экологических факторов на организм может быть неоднозначно по своим последствиям в силу явлений синергизма и антагонизма. Поэтому в экологических системах весьма часто проявляется правило *эмерджментности,* согласно которому свойства и структура сложной системы не могут определяться простым суммированием свойств частных ее компонентов.

Достаточно часто в прикладных и фундаментальных экологических исследованиях появляется необходимость оценить степень и характер связи между собой нескольких величин, каждая из которых представлена набором данных. Например, исследуются причины динамики воспроизводства промысловых рыб или сельскохозяйственных культур, выращиваемых в открытом грунте. Имеется ряд данных о величинах урожайности поколений или о выживаемости особей интересуемого вида (выживаемость икры на нерестилищах, численность молодых особей рыб, биомасса их нерестового стада, масса урожая растительных культур с определенной площади и т.п.) и данные о динамике различных факторов среды, многие из которых потенциально могли бы повлиять на промысловый организм или культурное растение. Ставится задача определить степень зависимости показателей воспроизводства от влияния каждого фактора или их совокупности. В настоящее время данная задача успешно решается с применением методов математической статистики и корреляционного анализа (парного и множественного), а также с использованием других более сложных методов многомерного анализа данных (факторного анализа, кластерного анализа, метода главных компонент и др.).

Суть корреляционного анализа состоит в следующем. Коэффициент корреляции Браве–Пирсона – это величина, которая может варьировать в пределах от +1 до –1. Она обозначает степень и характер связи между величинами, представленными в виде рядов данных. В случае полной положительной корреляции этот коэффициент равен плюс 1, а при полной отрицательной – минус 1. На рис. 2.4 представлен график, на котором полной

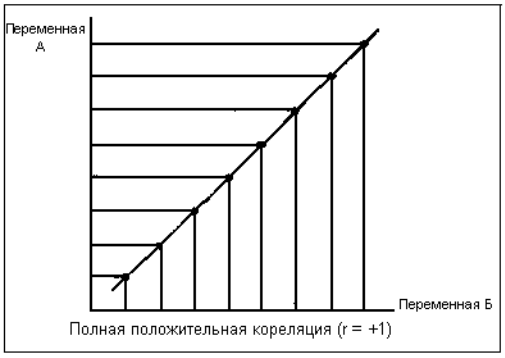

Рис. 2.4. График связи двух переменных при полной положительной корреляции

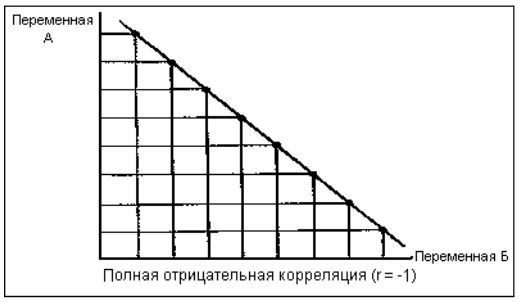

Рис. 2.5. График связи двух переменных при полной отрицательной корреляции

положительной корреляции соответствует прямая линия, проходящая через точки пересечения значений каждой пары данных. Это значит, что при возрастании значения переменной А переменная Б также возрастает, причем абсолютно аналогичным образом. На рис. 2.5 показана отрицательная корреляция – при возрастании значений переменной А значения переменной Б убывают.

В случае же, если эти точки не выстраиваются по прямой линии, а образуют «облако», коэффициент корреляции по абсолютной величине становится меньше единицы и по мере округления этого облака приближается к нулю (рис. 2.6*в*).

В случае, если коэффициент корреляции равен 0, обе переменные полностью независимы друг от друга. В гуманитарных науках корреляция считается достаточно тесной, если ее коэффициент выше 0,60; если же он превышает 0,90, то корреляция считается очень сильной. Однако для того, чтобы можно было делать выводы о связях между переменными, большое значение имеет объем выборки: чем выборка больше, тем достовернее величина полученного коэффициента корреляции. Существуют таблицы с критическими значениями коэффициента корреляции Браве–Пирсона для разного числа степеней свободы, т. е. количества используемых данных в ряде наблюдений (оно равно числу пар за вычетом 2, т. е. $n - 2$). Лишь в том случае, если коэффициенты корреляции больше этих критических значений, они могут считаться достоверными. Так, для того чтобы коэффициент корреляции $r = 0{,}70$ был достоверным, т. е. определенная связь была действительной на 95 %, а не являлась случайной, в анализ должно быть взято не меньше 30 пар значений.

Хотелось бы еще раз подчеркнуть, что сущность положительных и отрицательных коэффициентов корреляции принципиально различна, даже если по своему абсолютному значению они совпадают. Отрицательный коэффициент r указывает на то, что эффективность биологического процесса чаще всего тем выше, чем интенсивность воздействия данного экологического фактора меньше. При получении положительного коэффициента корреляции развитие организма или повышение плодовитости всей популяции происходит на фоне роста значений анализируемого фактора среды.

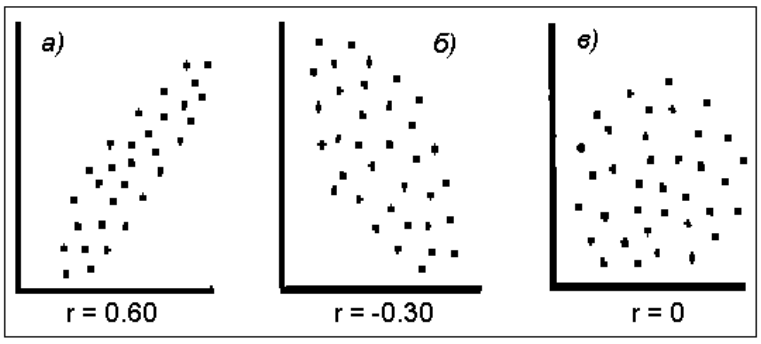

Рис. 2.6. Графическое изображение поля рассеяния точек переменных при различных значениях коэффициента корреляции

Коэффициент корреляции (r) – это параметрический показатель, для вычисления которого сравнивают средние и стандартные отклонения результатов двух измерений. При этом используют следующую формулу:

$$r = \frac{\left(\Sigma XY\right) - n\bar{X}\bar{Y}}{\left(n-1\right)S_x S_y}, \qquad (2.1)$$

где $\Sigma\, XY$ – сумма произведений данных из каждой пары; n – число пар; X – средняя для данных переменной X; Y – средняя для данных переменной Y; S_x – стандартное отклонение для распределения x; S_y – стандартное отклонение для распределения y.

В целом, корреляционный анализ помогает установить, можно ли предсказывать возможные значения одного показателя, зная величину другого. В качестве конкретного примера рассмотрим сравнение численности молодого поколения особей восточно-балтийской популяции трески (*Gadus morphua L.*) в возрасте около 1 года с динамикой солености и концентрации кислорода в придонном горизонте Готландской впадины, которая является наибольшим по площади нерестилищем для данного вида. Из рис. 2.7*а* видно, что формирование наиболее урожайных поколений восточно-балтийской трески в 1972 и 1973 гг., в 1976 и 1977 гг., а также в 1979 и 1980 гг. наблюдалось на фоне возрастания солёности в придонном горизонте Готландской впадины до 12,8–13,2 ‰. Однако со второй половины 1980-х годов возникла отчётливая тенденция к снижению солёности. При этом урожайность молоди трески в начале 1990-х годов снизилась по сравнению с высокоурожайным периодом 1976 и 1977 гг. почти в 8 раз! Между солёностью в промежуточном слое Готландской впадины (глубина 100 м) и численностью молоди в Центральной части Балтийского моря также получены значимые коэффициенты корреляции, но теснота связи здесь меньше (r = 0,602 и r = 0,668 при P = 99 % соответственно при наличии временного сдвига численности молоди относительно значений солёности на 1 и 2 года). Зависимость численности рекрутов восточно-балтийской трески от содержания растворённого кислорода (рис. 2.7*б*) проявляется в придонном горизонте Готландской впадины (r = 0,553 при P = 99 %, временной сдвиг относительно концентрации кислорода составляет 1 год), в то время как с концентрацией кислорода в промежуточном слое на глубине 90 м значимая связь отсутствует. Интересным является также факт наличия тесной корреляционной связи между динамикой численности молоди трески и температурой воды в Готландской впадине на глубине 230 м с заблаговременностью в 1 год (r = 0,712 при P = 99 %). Большинство специалистов ранее не учитывали воздействие на урожайность трески такого важного фактора среды, как температура воды, полагая, что в условиях более тёплого относительно других морей Северной Атлантики Балтийского моря температура не должна оказывать значительного влияния на ход процесса развития молоди. Между температурой воды в промежуточном горизонте Готландской впадины и численностью молоди в Центральной части Балтийского моря значимая связь отсутствует. В целом, можно прийти к заключению о том, что молодь трески находится в большей зависимости от влияния солёности, концентрации кислорода и температуры воды именно в придонном горизонте Готландской впадины, чем в других районах моря.

При наличии коэффициентов корреляции между анализируемыми величинами $r > 0{,}70$ возможно построить прогностическое *уравнение регрессии,* которое будет отражать не только степень тесноты связи, но и конкретную форму этой связи. Ниже приводится уравнение множественной регрессии между численностью молоди восточно-балтийской трески и солёностью, температурой воды, а также содержанием растворённого кислорода в придонном горизонте Готландской впадины. При наличии временного сдвига значений численности молоди трески относительно факторов среды на 1 год данное уравнение имеет вид:

$$\text{Численность молоди} = -2706{,}2 + 82{,}2\ \text{S‰} + 199{,}5\ \text{Tw °C} - 22{,}05\ \text{O}_2\ \text{‰} \qquad (2.2)$$

Коэффициент корреляции между наблюдёнными и рассчитанными по составленному уравнению множественной регрессии значениями численности рекрутов трески r = 0,71 (r^2 = 0,504). Таким образом, полученное уравнение описывает не менее половины исходной дисперсии динамики численности молодого поколения (рекрутов), и теснота

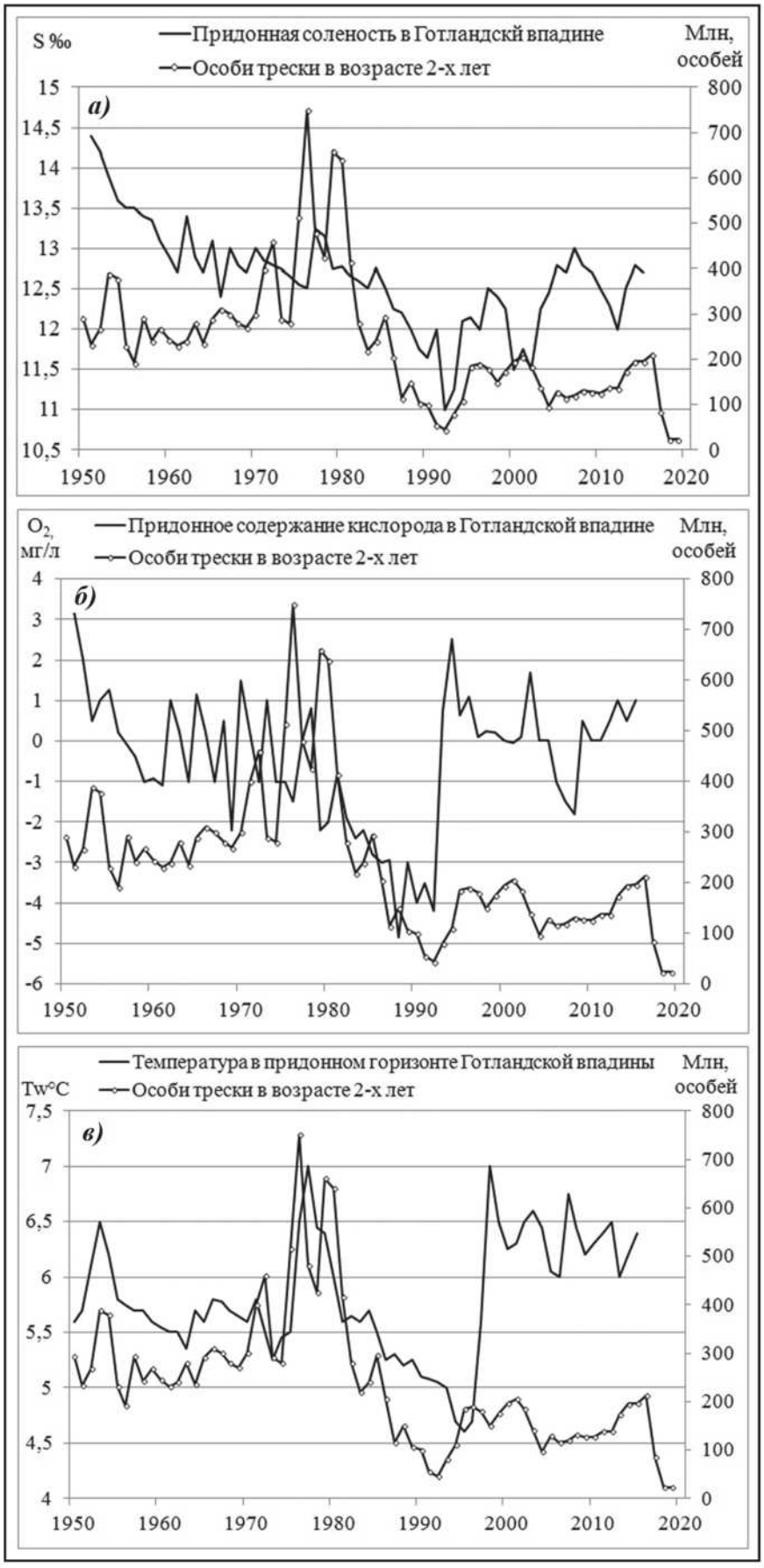

Рис. 2.7. Характер зависимости между численностью молодого поколения восточно-балтийской популяции трески от солёности (*а*), концентрации кислорода (*б*) и температурой воды (*в*) в придонном горизонте Готландской впадины. Временной сдвиг численности молоди относительно факторов среды составляет 1 год

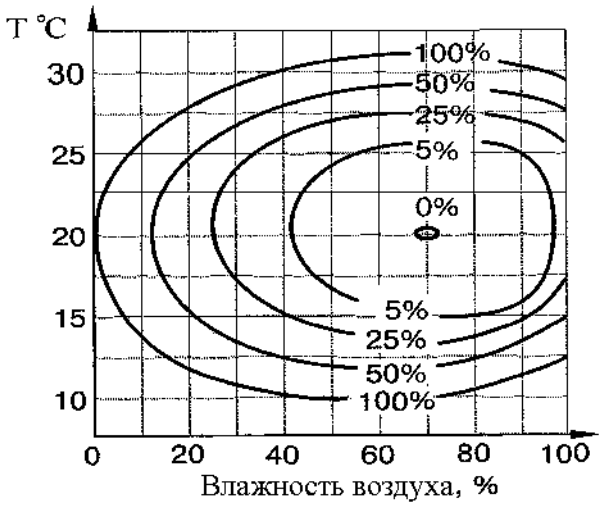

Рис. 2.8. Смертность яиц соснового шелкопряда при разных сочетаниях температуры и влажности [Чернова, Былова, 2004]

связи между эмпирическими и рассчитанными значениями в данном случае достаточно велика. Средняя разность между наблюдёнными и рассчитанными значениями составляет всего 19 %, т. е. данная модель наилучшим образом из всех описанных выше отражает влияние факторов среды на урожайность трески на нерестилище в районе Готландской впадины. В связи с этим, именно данное уравнение регрессии можно рекомендовать как наиболее точную модель для целей прогноза урожайности трески.

Корреляционный и регрессионный методы анализа взаимодействия факторов, а также другие методы анализа основанные на использовании аппарата математической статистики носят название *аналитических.* Существует широкий спектр компьютерных программ, позволяющих быстро вычислять коэффициенты корреляции, строить уравнения регрессии и осуществлять более сложные аналитические действия. Среди них: надстройка «Пакет анализа» к программе Excel, специальные программные вычислительные пакеты Statistica 6.0, SPSS и др.

Оценка взаимодействия небольшого числа экологических факторов может осуществляться также с использованием *графического* метода. В данном случае на двух- или трехмерном графике откладывается по осям значения влияющих на организм факторов среды. Далее на основе данных о численности или выживаемости вида в природных условиях при конкретных значениях факторов, на их совмещенном графике очерчивается контур, границы которого будут соответствовать ареалу вида в данном районе или зоне с оптимальной жизнедеятельностью. Графический метод позволяет наглядно обобщить имеющуюся информацию о влиянии экологических факторов на те или иные биологические параметры организма.

В качестве примера использования данного метода на рис. 2.8 представлен совмещенный график значений двух факторов среды – температуры и влажности воздуха для наглядной оценки их влияния на смертность яиц соснового шелкопряда (*Dendrolimus pini*).

2.2.6. Правило лимитирующих факторов среды и закон минимума

Сущность правила лимитирующих факторов среды заключается в том, что фактор, находящийся в недостатке или избытке, отрицательно влияет на организмы и, кроме того, ограничивает возможность проявления силы действия других факторов, в том числе и находящихся в оптимуме. Например, если в почве имеются в достатке все, кроме одного, необходимого для растения химического или физического фактора среды, то рост

и развитие растения будет зависеть именно от величины этого фактора. Лимитирующие факторы обычно обусловливают границы распространения видов (популяций), их ареалы. От них зависит продуктивность организмов и сообществ. Поэтому крайне важно своевременно выявлять факторы минимального и избыточного значения, исключать возможности их проявления (например, для растений – сбалансированным внесением удобрений). Правило лимитирующих факторов среды позволило прийти к обоснованию так называемого «закона минимума».

Предполагается, что впервые закон минимума сформулировал немецкий агроном Ю. Либих в 1840 г. Согласно данному закону, результат воздействия совокупности экологических факторов на урожайность сельскохозяйственных культур зависит, прежде всего, не от тех элементов среды, которые присутствуют обычно в достаточном количестве, а от тех, для которых свойственны минимальные концентрации (бор, медь, железо, магний и др.). Например, дефицит бора резко снижает засухоустойчивость растений. Ю. Либих установил, что урожайность различных культур определяется не теми веществами, которые присутствуют в относительном изобилии в окружающей среде, например, углекислый газ или вода, а элементами, жизненно важными, но присутствующими в среде в малых количествах, например цинк. Закон минимума Либиха является одним из важнейших законов экологии.

В современной трактовке этот закон звучит следующим образом: *выносливость организма определяется самым слабым звеном в цепи его экологических потребностей*. То есть жизненные возможности организма лимитируются экологическими факторами, количество и качество которых близко к необходимому для данного организма минимуму. Дальнейшее снижение этих факторов ведет к гибели организма. Однако не только снижение интенсивности действия какого-либо фактора, но и превышение сверх допустимых пределов может оказывать лимитирующее воздействие на организмы. Например, эффективность фотосинтеза, как известно, определяется количеством света, падающего на поверхность зеленого листа. Излишнее затенение может привести к подавлению жизнедеятельности растения и даже к его гибели. Это способствует возникновению теневыносливых видов растений. Однако если увеличить поток света, например, для получения большего урожая теневыносливых растений, то эффективность фотосинтеза у них падает. Оптимальные пределы величины светового потока имеют практически все растения.

В развитие закона минимума Ю. Либиха в 1930 г. Э. Рюбель сформулировал «закон компенсации факторов»: *одни факторы могут усиливать или смягчать действие других факторов*. Например, недостаток света может в какой-то мере смягчаться повышенным содержанием углекислого газа в воздухе. Еще позже взаимное воздействие экологических факторов получило названия синергизма и антагонизма факторов, специфика которых была рассмотрена выше.

Именно лимитирующие факторы определяют обычно границы распространения видов (популяций), от них зависит продуктивность сообществ, численность особей и многие другие параметры жизни.

2.3. Адаптационные возможности организмов

К настоящему времени организмы освоили четыре основные среды своего обитания, которые значительно различаются по физико-химическим условиям. Это водная, наземно-воздушная, почвенная среда, а также та среда, которой являются сами живые организмы. Кроме того, живые организмы обнаружены в слоях органических и органо-минеральных веществ, расположенных глубоко под землей, в грунтовых и артезианских водах. Так, специфические бактерии найдены в нефти, залегающей на глубинах более 1 км. Таким образом, сфера жизни включает не только почвенный слой, но может при наличии благоприятных условий распространяться значительно глубже в земную кору. При этом основным сдерживающим проникновение в глубь Земли фактором

выступает, по-видимому, температура среды, которая повышается по мере возрастания глубины от поверхности почвы. Считается, при температуре более 100 ºС активная жизнь невозможна.

Приспособления организмов к факторам среды, в которой они обитают, носят название *адаптаций*. Под адаптациями понимаются любые изменения в структуре и функциях организмов, повышающие их шансы на выживание. Способность к адаптациям может считаться одним из основных свойств жизни вообще, так как обеспечивает возможность организмам выживать и устойчиво размножаться. Адаптации проявляются на разных уровнях: от биохимии клеток и поведения отдельных организмов до строения и функционирования сообществ и целых экологических систем.

Основными типами адаптаций на уровне организма являются следующие:

– *биохимические* – они проявляются во внутриклеточных процессах, могут касаться изменения работы ферментов или их общего количества;

– *физиологические* – например, усиление частоты дыхания и сердечного ритма при интенсивном движении, усиление потоотделения при повышении температуры у ряда видов;

– *морфоанатомические* – особенности строения и формы тела, связанные с образом и средой жизни;

– *поведенческие* – например, строительство некоторыми видами гнезд и нор;

– *онтогенетические* – ускорение или замедление индивидуального развития, способствующие выживанию при изменении условий.

Экологические факторы среды производят на живые организмы различные воздействия, т. е. могут выступать как *раздражители,* вызывающие приспособительные изменения физиологических и биохимических функций, которые в дальнейшем могут привести к изменениям в анатомии и физиологии организмов, и как *ограничители*, приводящие к невозможности существования в данной местности. Кроме того, отдельные экологические факторы могут являться своеобразными *сигналами*, свидетельствующими об изменениях других факторов среды.

Установлено, что организмы легче всего адаптируются к тем экологическми факторам, которые четко, устойчиво изменяются. Адаптационная способность к ним такова, что часто становится наследственно обусловленной. Если фактор меняет свою периодичность, то организм продолжает в течение некоторого времени сохранять адаптации к нему, т. е. действовать в ритме так называемых «биологических часов». Такое явление, в частности, имеет место при смене часовых поясов.

Некоторые трудности характерны для адаптации к нерегулярно-периодическим факторам, но организмы нередко имеют механизмы предчувствия их возможности (землетрясения, ураганы, наводнения и т.п.) и в какой-то мере могут смягчать их отрицательные последствия.

Наибольшие трудности для адаптации представляют факторы, природа которых обычно не носит периодического характера, к ним организм, как правило, не готов, вид не встречался с такими явлениями и в процессе эволюции. Сюда, как отмечалось, относится группа антропогенных факторов. В этом их основная специфика. Многие из этих факторов, кроме того, выступают как вредные. Их относят к группе *ксенобиотиков* (греч. «ксенокс» – чужой). К последним относятся практически все загрязняющие вещества. В числе быстроизменяющихся факторов большое беспокойство в настоящее время вызывают изменение климата, обусловливаемое так называемым «тепличным, или парниковым, эффектом», изменение водных экосистем в результате преобразования рек, мелиорации и т.п. Только в отдельных случаях по отношению к таким факторам организмы могут использовать механизмы так называемых преадаптаций, т. е. те адаптации, которые выработались по отношению к другим факторам. Так, например, устойчивости растений к загрязнениям воздуха в какой-то мере способствуют те структуры, которые благоприятны для повышения засухоустойчивости: плотные покровные ткани листьев, наличие на них воскового налета, опушенности, меньшее количество устьиц и другие структуры, замедляющие процессы поглощения веществ, а следовательно, и отравление организма.

Это необходимо учитывать, в частности, при подборе ассортимента видов для выращивания в районах с высокой промышленной нагрузкой, для озеленения городов, промышленных площадок и т.п.

Жизнь развивается в тесном взаимодействии и единстве среды и населяющих ее организмов. Это один из важнейших законов эволюции, сформулированный В.И. Вернадским. Это значит, что в природе действует ***принцип экологического соответствия****: форма существования организма всегда соответствует условиям его жизни*. И это соответствие закрепляется генетическими механизмами, поэтому каждый вид организмов может существовать только до тех пор, пока окружающая его среда соответствует генетическим возможностям приспособления этого вида к ее колебаниям и изменениям. Если эта среда изменяется, то организмы вынуждены либо мигрировать в поисках подходящей среды обитания, либо адаптироваться к новой среде, дав, возможно, начало новому виду, либо погибнуть. Это является основным механизмом действия *закона давления среды на жизнь, или закона ограниченного роста,* сформулированного Ч. Дарвиным, более известного как ***закон естественного отбора****: несмотря на то, что потомство одной пары особей, размножаясь в геометрической прогрессии, стремится заполнить весь земной шар, имеются ограничения, не допускающие этого явления*. Суть этих ограничений как раз и состоит в действии на организмы факторов среды. Вовсе не сильнейший выживает в естественном отборе, а тот, который наиболее адаптирован к факторам среды, кто наиболее гармонично вписан в нее. В то же время согласно *принципу максимального давления жизни,* открытого В.И. Вернадским, любой вид организмов, стремясь к экологической экспансии, постоянно увеличивает свое давление на среду, изменяя ее в целях достижения более оптимальных для себя значений факторов среды. Давление это растет до тех пор, пока не будет строго ограничено внешними факторами, есть действием со стороны надсистемы (метасистемы) или со стороны конкурентов или хищников того же уровня системной иерархии. Если этого сделать не удается, то наступает эволюционно-экологическая катастрофа. Она проявляется в разрушении обратных связей, регулирующих деятельность вида в составе экосистемы и, как следствие, в возникновении длинного ряда противоречий, ведущих к аномальному явлению: разрушению видом собственной среды обитания. В этом случае вид вымирает или мигрирует, а биоценоз экосистемы подвергается качественной перестройке. К этим же последствиям приводит ситуация, когда экосистема, следуя за изменениями более высокой надсистемы, уже изменилась (например, вследствие глобального похолодания или потепления), а вид, подчиняясь генетическому консерватизму, остается неизменным.

Постоянное давление жизни на среду вместе с лимитирующим давлением среды на жизнь приводит к возникновению динамического равновесия, в котором происходит взаимозависимое прогрессивное движение, называемое эволюцией. Поступательность этого движения иногда нарушается локальными или глобальными экологическими катастрофами, но, несмотря на это, после каждой катастрофы жизнь становится еще сложнее, подчиняясь закону *необратимости эволюции.* В процессе эволюции происходит не только усложнение форм жизни, но и изменение среды, благоприятствующее новым формам жизни. Какая из этих двух сил первична, а какая вторична, сказать, наверное, невозможно. Жизнь по своей природе способна оказывать на среду управляющее воздействие, изменяя ее, в чем, собственно, и выражается давление жизни на среду. В то же время среда подвержена мощному влиянию надсистем: общепланетных, космических и других факторов.

В теории эволюции есть такое понятие, как *конвергенция* (схождение признаков): если условия существования организмов разного эволюционного происхождения одинаковы, то они приобретают сходные приспособления к среде обитания. Конвергенция признаков у видов, принадлежащих к совершенно разным систематическим группам, в наибольшей степени затрагивает те органы, которые находятся в непосредственном соприкосновении с внешней средой. При этом внутренние физиологические особенности организмов, их общий план строения сохраняются практически неизменными, соответствуя родству и происхождению видов. В качестве примера адаптивной конвергенции на рис. 2.9 представлены виды из различных сред обитания, обладающие, однако,

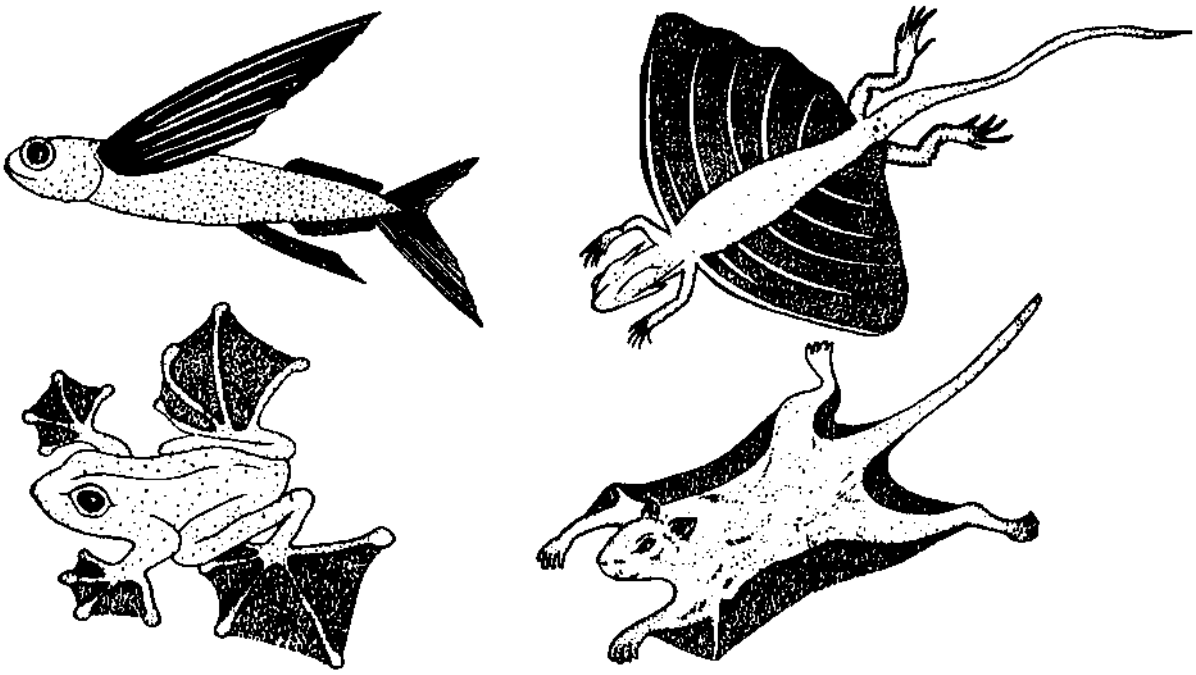

Рис. 2.9. Конвергентное развитие поверхностей у животных, способных к планирующему полету [Чернова, Былова, 2004]

некоторыми общими чертами, а именно – развитием приспособлений для планирующего полета – очень крупные грудные плавники у летучей рыбы, кожистые складки у летучей ящерицы, живущей в кроне дождевого тропического леса, расширенные перепонки у амфибии, кожистый «плащ» почти вдоль всего тела мелкого млекопитающего, расправляемый в процессе прыжка с дерева на дерево.

Общая форма тела, движущегося в той или иной среде с достаточно высокой скоростью, определяется физическими свойствами этой среды. При движении в воде на тело организма воздействует значительная сила лобового сопротивления, которая зависит от скорости движения, площади поверхности тела перпендикулярно направлению движения и длины тела в направлении потока. Оказывается, что лобовое сопротивление для тел одинакового объема минимально, если отношение длины к наибольшему диаметру равно примерно 4,5. Быстрые пловцы среди водных животных обладают как раз такими пропорциями, но их достижение может происходить различными способами. Например, плывущие кальмары складывают свои щупальца таким образом, что их тело становится торпедообразным, с вполне оптимальными для быстрого плавания параметрами. Поэтому кальмары являются весьма хорошими пловцами – они могут развивать скорость движения в воде до 41 км/ч. В целом, исходя из известных пропорций тела, можно судить о той максимальной скорости движения, которую может развить данный организм. Черноморский дельфин-афалина (*Tursiops truncatus*) в состоянии плавать со скоростью до 45 км/ч и способен догнать стаю любой рыбы. А вот серый тюлень Баренцева моря (*Halichoerus grupus*) плавает в два раза медленнее, потому что пропорции тела всех тюленей не столь оптимальны, как у дельфинов. Акулы, пингвины и дельфины, которые являются представителями совершенно разных систематических групп (рыба, птица, млекопитающее), обитая в водной среде, вынуждены были принять сходные овальные формы. Разнообразные по внешнему виду крошечные обитатели толщи воды, среди которых водоросли, личинки моллюсков, ракообразных, взвешенная пелагическая икра рыб и др., также демонстрируют общие приспособления к парению, связанные с уменьшением объема тела, развитием разнообразных выростов, увеличением содержания в теле жиров и газообразных продуктов. Путем многократных проб и ошибок в эволюционном процессе находится оптимальная форма жизни в данных конкретных условиях.

Таким образом, среда неявно задает определенный эталон, которому жизнь в данном месте и в данное время должна достаточно точно соответствовать, иначе организм

попадет под пресс лимитирующих факторов и должен будет либо погибнуть, либо приспособиться. Этот эталон динамичен, он меняется во времени. Несмотря на наличие некоторого фатализма, вызванного действием надсистем, он не лишен вероятности существенных корректировок изнутри, со стороны систем более низкого уровня.

Примерно то же самое можно сказать и про генетический механизм биосистем. Здесь также присутствует некоторая фатальная предопределенность онтогенеза – индивидуального развития организма. Это своего рода судьба, записанная частично в структуре молекул ДНК, а частично в структуре той среды, в которой мы рождаемся, включая уникальные для каждого из нас исходные условия (мать, отец, время и место рождения и т.д.). Но одновременно с этим мы можем во многом сами творить свою судьбу. У нас есть свобода строить свою жизнь по своему усмотрению, но в определенных пределах, диктуемых обществом, биосферой. При каждом конкретном сочетании условий существует один наиболее оптимальный путь развития событий. Любое живое существо методом множества пробных шагов оценивает большинство (если не все) из возможных вариантов и неизбежно находит наиболее оптимальный. Именно в этом направлении организм должен сделать свой следующий шаг, потому что все другие неоптимальные шаги неизбежно ведут к дисгармонии (не оптимальность означает отсутствие подобия с надсистемой, отсутствие точной настройки на ее параметры, на ее волю), эту дисгармонию мы ощущаем в форме разного рода страданий. Низкоорганизованные существа делают эти пробные шаги достаточно явно (муха, бьющаяся о стекло в поисках выхода). Для высокоорганизованных существ ситуация несколько облегчается возможностью моделировать обстановку в своей психике, человек моделирует природу в своем сознании.

Посредством факторов среды планета, космос достаточно однозначно направляют все жизненные процессы в биосфере. На сколько оптимально и оправдано это воздействие – не нам судить, мы можем только принять это как данность, по возможности умеренно воздействуя на среду, смягчая действие ее факторов. Больше внимания нужно уделить не преобразованию планеты под свои потребности, возрастающие бешеными темпами, а адаптациям к факторам среды, как, собственно, и поступает весь живой мир в основной своей массе.

Согласно теории Ч. Дарвина, организмы изменчивы. Невозможно найти двух абсолютно тождественных особей одного вида. Эти различия частично передаются по наследству. Все это легко объяснимо и с точки зрения генетики. Каждый вид и каждая популяция насыщены разнообразными мутациями, изменениями в строении организмов, вызванными соответствующими изменениями в хромосомах, которые происходят под влиянием факторов внешней или внутренней среды. Эти изменения в признаках организма имеют скачкообразный характер и передаются по наследству. В подавляющем большинстве случаев эти мутации оказываются, как правило, неблагоприятными, поэтому практически все они рецессивные, т. е. их проявления исчезают через определенное количество поколений. Однако вся эта совокупность изменений представляет собой резерв наследственности, генофонд вида или популяции, который может быть мобилизован через естественный отбор при изменении условий существования популяций.

Если популяция живет в относительно постоянных условиях, то практически все мутации отсекаются естественным отбором, который в данном случае называется *стабилизирующим*. Закрепляются лишь мутации, ведущие к меньшей изменчивости признаков, а также мутации, способствующие экономии энергии за счет избавления от функций, ставших в неизменных условиях «лишними». Это способствует формированию стенобионтов. Часто стабилизирующий отбор ведет к дегенерации, т. е. эволюционным изменениям, связанным с упрощением формы организации, сопровождающимся обычно исчезновением каких-то органов, потерявших свое значение. Так, киты практически потеряли свои задние конечности (остались только небольшие рудименты) при переходе к жизни в водной среде. Но взамен потерянным могут быть приобретены новые органы, например, киты приобрели (или сумели развить) совершенные органы ориентации под водой посредством генерации ультразвуковых колебаний.

При изменении условий среды обитания формируется давление среды на популяцию, при этом наибольшие шансы на выживание получают носители таких мутаций, которые соответствуют тем изменениям, которые более благоприятны для новых условий среды. Именно они дают наибольшее потомство, в котором происходит еще большее уточнение форм, удовлетворяющих новому состоянию среды. В результате с каждым новым поколением формы постепенно изменяются. Такой естественный отбор называется *движущим*.

Незначительные эволюционные изменения, способствующие лучшему приспособлению к определенным условиям среды обитания, называются *идиоадаптацией*. Это различного рода частные приспособления: защитная окраска, плоская форма придонных рыб, приспособления семян к рассеиванию, вырождение листьев в колючки для уменьшения транспирации и т.п. Путем идиоадаптации возникают обычно мелкие систематические группы: виды, рода, семейства. Более существенные эволюционные изменения, не являющиеся приспособлениями к отдельным факторам среды, приводящие к существенным изменениям форм жизни, давая начало новым отрядам, классам, типам и т.п., называются *ароморфозом.* Примером ароморфоза является выход древних рыб на сушу и формирование класса земноводных. Следствием ароморфоза является также и возникновение таких качеств живых существ, как психика и сознание. Ароморфоз знаменует собой крупные революционные изменения в структуре биосферы, связанные, по-видимому, с глобальными изменениями среды обитания.

Рассуждая по принципу аналогии, можно предположить, что так же, как окружающая среда воздействует на нас, вынуждая искать способы приспособления к ней, так же и мы можем воздействовать на клетки наших организмов, как надсистема, вынуждая их приспосабливаться к внешним для них условиям теми способами, которые мы от них ожидаем и которые по каким-то причинам нам необходимы. Например, мы начинаем регулярно нагружать наши мышцы, и наши мышечные ткани, адаптируясь к новым условиям, в ответ на эти нагрузки начинают расти и крепнуть. Воздействие может происходить и по более сложной цепи, например, в случае испуга в нашу кровь выделяется адреналин, вынуждающий все клетки перейти в стрессовое, более активное, состояние, используя для этого свои резервы, что дает всему организму дополнительную силу для преодоления внешней опасности. Таким образом, механизм воздействия на внутренние подсистемы посредством изменения факторов среды для этих подсистем является, по-видимому, достаточно универсальным механизмом воздействия любой надсистемы на свою внутреннюю организацию.

Не является исключением, скорее всего, и внутриклеточный уровень. Если клетка нашего организма попадает в измененные условия, и эти изменения либо закрепляются, либо периодически повторяются, то клетка пытается приспособиться к новым условиям, изменяя соответствующим образом свою структуру, т. е. внутриклеточную среду, воздействуя тем самым на находящиеся в ней ее органеллы, в том числе и на хромосомы, которые также, вероятно, вынуждены приспосабливаться к внешним для них условиям. Не исключено, что при некоторых воздействиях на организм практически весь генетический аппарат во всех клетках подвергается определенному воздействию, которое приводит к вполне однозначным изменениям в строении хромосом. Это значит, что *внешняя среда напрямую может воздействовать на наш генетический аппарат*. Мутации, о которых мы говорили, могут оказаться вовсе не случайными, а вполне направленными. Тогда теория естественного отбора приобретает небольшую корректировку: *среди мутаций, присутствующих в популяции при конкретном изменении условий среды, преобладают те, которые непосредственно инициированы именно данным изменением*. То есть сами мутации являются, по-видимому, направленными и призванными найти новые формы, отвечающие требованиям изменившейся среды. А так как ответ жизни на внешние изменения, как мы уже говорили, подчиняясь принципу оптимальности, оказывается вполне однозначным, то не исключено, что конкретная мутация какого-либо признака носит цепной характер. Возникнув однажды в потомстве одной пары, удачная мутация оказывается адекватной для других пар родителей, дающих свое потомство, но с теми же

удачными мутациями. В результате уже в течение одного поколения в рамках вида у разных родителей могут родиться дети, обладающие одинаковыми признаками, отличающимися от признаков родителей, образовав тем самым совершенно новый подвид. В таком случае становится бесполезно искать какие-то промежуточные звенья. Новый подвид (а впоследствии новый вид), возможно, может появиться за весьма непродолжительное время. При этом он оказывается представленным достаточно большим для устойчивого размножения количеством особей. Хотя подобные заключения носят пока характер гипотез, последние достижения в эволюционной генетике способствуют их подтверждению и развитию.

Существует и такая точка зрения, что в периоды серьезных изменений среды, грозящих вымиранием данному виду, мутационная активность резко возрастает. Появляется огромное количество мутаций, цель которых: найти верное решение, новую форму. И это решение обязательно будет найдено, потому что, для этого жизнь задействует «технику пробного нащупывания», являющуюся «специфическим и неотразимым оружием всякого расширяющегося множества» (терминология Т. де Шардена). Мутации заполняют всё возможное пространство вариантов новых форм, а потом уже сама среда определяет, какие из этих форм закрепятся в жизни, а какие исчезнут, не пройдя испытание естественным отбором.

Приспособление организмов к факторам среды вызывается не только эволюционными перестройками, происходящими в биосфере. Часто организмы используют естественную направленность и периодичность этих факторов для распределения своих функций по времени и для программирования своих жизненных циклов, чтобы наилучшим образом использовать благоприятные условия. Благодаря взаимодействию между организмами и естественному отбору все сообщество становится запрограммированным на разного рода природные ритмы. В этих случаях факторы среды выступают в роли своего рода синхронизаторов процессов в биосфере.

Адаптация к факторам, повторяющимся без строгой периодичности, формируется гораздо сложнее. Тем не менее, чем более характерен данный фактор для природы (например, пожары, сильные бури, землетрясения), тем больше конкретных механизмов адаптаций находит для них жизнь. Например, в отличие от длины дня количество осадков в пустыне совершенно непредсказуемо, тем не менее, некоторые однолетние растения пустыни используют обычно этот фактор в качестве регулятора. Их семена содержат ингибитор прорастания (вещество, тормозящее процессы), который вымывается только определенным количеством осадков, которого будет достаточно для полного жизненного цикла данного растения – от прорастания семени до созревания новых семян.

По отношению к лесным пожарам растения также выработали специальные адаптации. Многие виды растений вкладывают больше энергии в подземные запасающие органы и меньше – в органы размножения. Это так называемые «восстанавливающиеся» виды. Гибнущие в зрелости виды, наоборот, дают многочисленные семена, готовые прорасти сразу же после пожара. Некоторые из этих семян десятилетиями лежат в лесной подстилке, не прорастая и не теряя всхожести.

Наиболее опасны для живых организмов факторы неопределенного действия. Природные системы обладают способностью хорошо восстанавливаться после острых стрессов, типа пожаров и бурь. Более того, многие растения даже нуждаются в случайных стрессах для поддержания жизненного тонуса, повышающего устойчивость существования. Но малозаметные хронические нарушения, особенно характерные для антропогенного влияния на природу, дают слабые реакции, поэтому их трудно отследить, а самое главное трудно оценить их последствия. Поэтому адаптации к ним формируются крайне медленно, иногда гораздо медленней, чем время накопления последствий хронического стресса сверх пределов, после которых экосистема разрушается. Особенно опасны промышленные отходы, содержащие новые химические вещества, с которыми природа еще не сталкивалась. Одним из опаснейших стрессоров является тепловое загрязнение среды. Умеренное повышение температуры может оказать на жизнь положительное воздействие, но после определенного предела начинают проявляться стрессовые эффекты.

Особенно это заметно в водоемах, непосредственно связанных с тепловыми электростанциями.

Чрезвычайно интересными адаптационными возможностями обладают насекомые. В процессе длительной эволюции насекомые приспособились к самым разным условиям жизни. Насекомые – это пойкилотермные (холоднокровные) животные, температура их тела зависит от температуры окружающей среды. Без знаний *экологии насекомых* невозможна рациональная и эффективная борьба с вредителями, использование для этого многочисленных полезных видов. Ведь ежегодно во всем мире насекомые уничтожают в среднем 25–30 % урожая сельскохозяйственных культур. Сейчас усилия ученых направлены на изучение вредителей и мест их обитания. Зная образ жизни насекомых в различных условиях среды, можно разработать профилактические мероприятия, препятствующие их массовому размножению. При проведении таких лесокультурных мероприятий, как подбор устойчивых пород, рубка и посадка деревьев и др., необходимо знать экологические особенности вредителей.

Наиболее разнообразна фауна насекомых в условиях влажного тропического леса. Это оптимум жизни для многих групп: муравьев, термитов, усачей, бабочек, клопов, цикад, уховерток, сверчков, кузнечиков, тараканов, хрущей. Среди среднеевропейских групп насекомых особенно распространены жуки, бабочки, стрекозы, мухи, листоеды, долгоносики, клопы, цикады, осы, пчелы, муравьи. Вблизи гор, например, в тропических лесах юго-восточной части Азии, мир насекомых совершенно иной. Здесь мало бабочек, стрекоз и нет поющих цикад, но активны муравьи и термиты. Много мух, комаров, пилильщиков, листоедов. Нет пчел, но много шмелей. А в субтропических сосновых лесах юго-востока Азии имеются насекомые тех же видов, что и в сосняках Европы – короткоусые жуки усачи, сосновые златки, бабочки махаоны. От подножий Карпат через юг Восточной Европы до Казахстана или Монголии расселяются крупные чернотелки, долгоносики, нарывники, цикады, мухи, блестянки, пчелы, роющие осы и неумолкающие саранчовые. Много бабочек, комаров и мошек, стрекоз и кровососов. В пустынях своя фауна насекомых: чернотелки, скарабеи, жужелицы, хрущи, цикады, муравьиные львы, богомолы.

Численность насекомых в природе существенно колеблется под влиянием абиотических и биотических факторов среды. Как же влияют абиотические факторы (температура, влажность, ветер, почва и свет) на жизнедеятельность насекомых? Свет оказывает на организмы смешанное влияние: лучи красной части спектра обеспечивают тепловое действие, синей и фиолетовой частей – химическое. Количество света зависит от высоты солнца. Суточные и сезонные изменения светового режима имеют огромное значение в жизни организмов, способных улавливать малейшие изменения в этом режиме. Свет влияет на скорость роста, качество коконов, плодовитость, а также на активность насекомых: у одних стимулирует ее, у других подавляет. Реакция на свет связана со средой обитания. Активность насекомых, живущих при слабом свете, уменьшается, если свет усилить, и наоборот, активность светолюбивых насекомых (дневные бабочки) тормозится при слабом свете.

Тепловой обмен считают основным и ведущим энергетическим процессом в отношениях организма и среды. Температура определяет состояние тел и все важнейшие явления природы. У насекомых температура тела и все происходящие в нем химические реакции зависят от температуры окружающей среды, от поглощения и отражения лучистой энергии солнца покровами тела. Основное значение температуры в жизни насекомых отразилось в бесконечном разнообразии их внешнего облика – величине, форме, окраске. Мелкие насекомые имеют менее постоянную температуру тела, чем крупные. Температуру тела хорошо сохраняет густой волосяной покров, а различная скульптура кожных покровов (бугорки, шипики, гребни) способствует усилению теплоотдачи. Окраска покровов тела имеет огромное значение в регулировании температуры тела насекомого. В прохладном и влажном климате насекомые имеют обычно темную окраску (черная, коричневая или темно-серая), в сухом и жарком – более светлую (белая, желтая, оранжевая, светло-серая). Серебристые или золотистые волоски усиливают отражение сильных

потоков лучей. Температура влияет на пигментацию, цвет обусловлен условиями метаболизма. Если насекомое находится в состоянии покоя, то вследствие испарения с поверхности тела, температура его на 2–3 °С ниже окружающей. При работе мышц (в полете) температура резко повышается. Например, у летящей азиатской саранчи при 30–37 °С температура тела на 17–20 °С выше, а у сидящей – не поднимается выше температуры, окружающей среды. Теплоотдача регулируется через испарение воды с поверхности тела и при дыхании. Различные виды реагируют на температуру среды неодинаково: одни из них эвритермны, т. е. выносливы к воздействию температуры (комнатная муха), другие – стенотермны, т. е. развиваются в узко ограниченном диапазоне температур (обыкновенный сосновый пилильщик).

Активность насекомых ограничена определенными также температурными границами: верхним и нижним порогом развития. Например, зимняя пяденица активна осенью при температуре 5–8 °С, тогда как другие насекомые в это время впадают в оцепенение – анабиоз (замедление жизненных функций в результате охлаждения), после чего может наступить смерть, так как частично связанная вода в коллоидах белков превращается в лед. Верхний порог развития не превышает 40 °С. Выше этого предела насекомые впадают в тепловое оцепенение (диапаузу), что является гарантийной адаптацией вида. При повышении температуры тела до 50 °С бабочки, живущие открыто, под влиянием солнечной радиации теряют до 30 % массы. В результате развитие половых продуктов приостанавливается. Таким образом, жизнь насекомых и темпы их размножения, как и других животных с непостоянной температурой тела, находятся в прямой зависимости от температуры окружающей среды. Активная жизнь насекомых, их рост, морфогенез начинаются при достижении порога развития, или физиологического нуля. У разных видов он различен и варьирует от 15 °С до минус 7 °С. Гусеницы соснового шелкопряда развиваются при температуре 4 °С, сосновые древесинники начинают летать при 8 °С, а личинки мягкотелок, стафилинов ползают по снегу при температуре минус 3 °С; пчелы без запасов меда в зобике погибают через несколько дней при температуре 0 °С. Следовательно, развитие насекомых протекает при температуре 10–35 °С. Наиболее благоприятна (оптимум) температура 26 °С, при которой скорость развития средняя, плодовитость максимальная, а смертность минимальная. Оптимум – это нормальная средняя температура для развития, при которой достигается минимальная смертность, устойчивая плодовитость и средние темпы развития. Оптимальная температура непостоянна, зависит от комплекса действующих факторов в сочетании с температурой.

С повышением температуры быстрее протекает эмбриональное и постэмбриональное развитие, созревание всех стадий половых продуктов, ускоряются все процессы метаболизма. Ускорение развития насекомых с повышением температуры окружающей среды объясняется, во-первых, непостоянством температуры тела насекомых и значительной ее зависимостью от температуры среды и, во-вторых, более быстрым протеканием всех химических процессов при более высоких температурах. Например, божья коровка при температуре 27 °С развивается около 16 дней, а при температуре 22 °С – 30 дней. Известно, что при температуре 0 °С вода превращается в лёд. Насекомые же выдерживают более низкие температуры, поскольку соки их тел представляют собой не чистую воду, а раствор разных веществ, и коллоиды протоплазмы в клетках и межклетниках могут связывать воду, препятствуя ее замерзанию. При достижении некоторого температурного предела, критической точки (–12 °С), до которого жидкости тела насекомого могут переохлаждаться без образования кристаллов льда, происходит освобождение скрытой энергии, и температура тела насекомого быстро, скачкообразно повышается почти до 0 °С. Повышение температуры тела – это последняя защитная реакция организма, которая может спасти его от гибели. После этого начинается замерзание жидкостей тела, и при снижении температуры до уровня, при котором произошло освобождение скрытого тепла, наступает смерть насекомого. Температурную зону, лежащую между критической точкой (–12 °С) и точкой гибели насекомого, называют зоной анабиоза.

Доказана способность насекомых к *переохлаждению*, что зависит от их физиологической подготовленности к холоду. Выявлены случаи оживления насекомых после

полного замерзания их соков и, следовательно, почти полного прекращения обмена веществ. Например, гусениц лугового мотылька и древоточца пахучего помещали в температуру до –190 °С, после чего насекомых оживляли. Погибали только клетки жирового тела, а мышечные и трахейные клетки не нарушались. Сохранить жизнь при замерзании можно только при постепенном замораживании, когда соки тела превращаются в стеклообразное аморфное вещество без образования кристалликов льда. Процесс образования некристаллического вещества называют витрификацией. При нем не происходит перестройки молекулярных рядов, поэтому возможно оживление. Это явление (витрификация) было изучено на яичном белке, протоплазме, простейших, желатине и других веществах. Гибель насекомого под воздействием низких температур обусловлена образованием кристаллов льда в тканях их тела, т. е. нарушением клеточной структуры, что ведет к необратимым физиологическим изменениям. Переохлаждение соков играет физиологически защитную роль против кристаллизации воды. Уровень холодостойкости зависит от содержания воды в организме и физиологического состояния организма, от соотношения в нем связанной и свободной воды.

Таким образом, температура оказывает прямое и косвенное влияние на жизнь насекомых и на характер возникающих у них адаптаций. Температура определяет плодовитость, продолжительность стадии развития, прожорливость, подвижность, смертность. Косвенное влияние температуры связано с влажностью воздуха, почвой, а следовательно, и с растениями. Живых существ, не содержащих воды, не существует. Все процессы обмена веществ – питание, дыхание, выделение – требуют участия воды. Интенсивность обмена связана с содержанием воды в организме. У разных видов оно колеблется в пределах 45–92 %. Насекомые с более толстыми и крепкими покровами тела содержат меньше воды. Минимальное содержание воды – у пустынной саранчи (35 %). По мере старения насекомого содержание воды в его теле уменьшается. Содержание воды зависит также от влажности воздуха, субстрата и влажности пищи. Многие насекомые восполняют недостаток воды, поглощая ее кожными покровами из воздуха или почвы, многие пьют воду. Насекомые выделяют воду при дыхании, испарении через покровы и с экскрементами, при обмене веществ, а также в период линек.

При дефиците влажности насекомые восполняют недостаток воды в организме за счет метаболической воды, образующейся при окислении жира. Установлено, что при недостатке влажности у насекомых снижается степень испарения. Вода, полученная с пищей, удерживается в организме тем больше, чем меньше ее содержание в соках. Как установлено, чем больше воды в теле, тем в большем количестве она находится в связанном состоянии. При недостатке воды развитие может задерживаться или приостанавливаться, и насекомое переходит в состояние оцепенения. Так, известен случай анабиоза при высыхании воды. Личинки комаров, живущие в лужах в горах Венгрии, при высыхании воды зарываются в детрит, который пересыхает и превращается в пыль, а личинки превращаются в сухие сморщенные мумии. Высушенными они могут быть более пяти месяцев, после чего при незначительном дожде, попав в воду, через несколько минут оживают.

Вода в организме находится в связанном и свободном состоянии. Велико значение коллоидно-связанной воды, поступающей с пищей. Недостаток ее приводит к уменьшению количества образующихся половых клеток, снижению плодовитости, а в ряде случаев – к бесплодию. Многие насекомые требуют большой влажности для развития яиц. Яйца пустынной саранчи адсорбируют воду из влажного песка, и содержание ее поднимается с 52 до 80 %, а масса яйца – от 6 до 14 мг. Влажность регулируется за счет питания. По требовательности к влаге различают насекомых ксерофильных (сухолюбивых), гигрофильных (влаголюбивых) и мезофильных (предпочитающих умеренную влажность).

Куколки озимой совки гибнут, если влажность длительный период ниже 35 %. Амбарный долгоносик не может развиваться при влажности зерна ниже 12 %. Большой выносливостью к сухости воздуха отличаются куколки соснового бражника, развивающегося даже при нулевой относительной влажности. Колебания температур и влажности играют большую роль в появлении вспышек массового размножения насекомых, а также в понижении их количества и даже гибели.

Насекомые в своем жизненном цикле демонстрируют целый ряд морфологических и физиологических превращений, которые также являются адаптациями к факторам среды и способствуют прогрессу класса насекомых. Характерные этапы превращений всем хорошо известны. Очень нарядны и привлекательны ярко окрашенные бабочки, жуки или перепончатокрылые. Однако такими мы видим их недолго. С момента появления яйца до взрослой стадии насекомые в течение жизни переживают очень сложные изменения. Из отложенного самкой яйца выходит личинка, которая или похожа на своих взрослых сородичей или совсем не похожа. Поэтому различают несколько типов превращений, связанных с линьками. Если личинка, сбрасывая несколько раз кожные покровы под действием ферментов, выделяемых специальными железами, только растет и превращается во взрослое, способное к размножению насекомое, то этот тип превращения – *неполный*. Личинки насекомых с неполным превращением отличаются от взрослых особей малыми размерами, отсутствием крыльев, неразвитой половой системой и другими признаками. Таковы прямокрылые (саранчевые, кузнечиковые, сверчковые), тараканы, термиты, палочники, клопы, уховертки, равнокрылые хоботные (цикадовые, алейродиды, листоблошки, кокциды, стрекозы и поденки). Все эти насекомые сходны по степени их изменения в течение жизни с позвоночными животными – птицами, рыбами, рептилиями и млекопитающими, у которых постепенно увеличиваются размеры тела, совершенствуются все внутренние системы и органы движения, изменяется окраска и наступает половозрелость. У насекомых с неполным превращением, как и у большинства позвоночных, среда жизни и питание молодых и взрослой стадий в основном одинаковые. Однако у некоторых видов, например у стрекоз, резко меняется среда обитания (наземный и водный образ жизни), а следовательно, изменяется и способ дыхания. Стрекоза – хищное насекомое с трахейным типом дыхания, обладая совершенными полетом и зрением, она на лету может поймать любое насекомое. На личиночной стадии стрекоза живет в водоемах, дышит жабрами и охотится за насекомыми и за мальками рыб.

Большинство насекомых претерпевает *полный* цикл превращения, т. е. тип, при котором облик младшей стадии резко отличается от взрослой стадии. Для таких насекомых характерно наличие куколочной стадии. Во время куколочного покоя в организме личинки происходят сильные изменения: все органы личинки, ее мышечная, пищеварительная, железистая и выделительная системы распадаются и из этой массы органического вещества зарождаются эмбриональные клетки так называемых имагинальных дисков. Из них вырастают крылья, ноги, усики-антенны. Глаза из простых глазков превращаются в сложные фасеточные. Изменяется все, кроме кровеносной и нервной системы. Поэтому из несовершенного кожно-мускульного мешка личинки (гусеницы) появляется такое сложное и совершенное взрослое насекомое, как бабочка, жук, муха, пчела. Из современных насекомых к таким относятся богатые видами отряды жуков, бабочек, двукрылых и перепончатокрылых. Очень интересно развитие насекомых, обладающих сверхпревращением (гиперметаморфоз).

С чем же связаны удивительные перемены в жизни насекомых, каковы причины и эволюция таких превращений? Как показывает история развития всего класса насекомых, выявленная на основе исследований многочисленных ископаемых остатков древних насекомых, все типы превращений были свойственны насекомым еще на заре их существования. Однако в конце палеозойской эры гораздо больше было насекомых со слабовыраженным метаморфозом. Тогда были наиболее численно обильны насекомые с неполным типом превращения: тараканы, цикады, стрекозы. Наличие жаберного способа дыхания у личинок стрекоз свидетельствует о том, что в палеозое жизнь на континентах процветала главным образом в водоемах. Из-за обилия пищи молодые особи насекомых превращались в питающуюся стадию, а взрослые, обладающие крыльями, становились стадией размножения и расселения вида. Таким образом, индивидуальное развитие (онтогенез) разделилось на два основных типа – питающейся личиночной стадии и взрослой расселительной стадии – показатель закономерного хода эволюции насекомых, параллельности путей исторического развития этих групп организмов.

В конце палеозойской эры уже было немало насекомых с полным метаморфозом. На основе деления на питающуюся и размножающуюся стадии, видимо, только во второй

половине мезозойской эры возникли более тесные взаимоотношения между молодыми и взрослыми особями в форме заботы о потомстве, выражающиеся в накоплении пищи и выкармливании молодых особей, в защите их от неблагоприятного воздействия погоды и от врагов. Особенно ярко это проявилось у муравьев, термитов, пчел, т. е. у общественных насекомых, главным образом у самок, что способствовало совершенствованию инстинктов, оттачиванию чувств и более высокому развитию нервной системы, а в результате огромному видовому разнообразию этих насекомых на обширных участках суши. Таким образом, многие насекомые (двукрылые, перепончатокрылые) стали самыми разнообразными и обильными в природе благодаря прогрессивному морфологическому и функциональному изменению, что позволило им стать лучшими летунами среди всех животных и способствовало заселению как лесных, луговых местностей, так и сухих степей и пустынь.

В кратком обзоре адаптационных возможностей живых организмов мы постарались рассмотреть наиболее главные из них и поняли, что для жизни в целом характерно удивительное свойство – приспосабливаться к самым разнообразным условиям. Именно эта своеобразная «пластичность» жизни, способность к постоянному изменению и приобретению новых свойств, адекватных сложившимся условиям среды, является главным условием длительного и непрерывного существования живых существ на нашей планете.

2.4. Биоритмы

Цикличность – одно из фундаментальных свойств как живой, так и не живой природы. Результаты современных исследований свидетельствуют о том, что все живые организмы, начиная от простейших одноклеточных и кончая такими высокоорганизованными, как человек, обладают биологическими ритмами, которые проявляются в периодическом изменении жизнедеятельности и, как самые точные часы, отмеряют время. Идея ритмического течения процессов в природе и человеческой жизнедеятельности имела приверженцев еще в самый ранний период развития естествознания. В IV в. до н. э. гениальный мыслитель древности Аристотель писал: «Продолжительность всех этих явлений – и беременности, и развития, и жизни – совершенно естественно измерять периодами. Я называю периодами день и ночь, месяц, год и времена, измеряемые ими; кроме того, лунные периоды… Подобно тому, как море и всякого рода воды стоят, как мы видим, неподвижно или волнуются соответственно движению или покою ветров, а воздух и ветры – соответственно периодам солнца и луны, а также и то, что возникает из них или в них, необходимо должно следовать за этими периодами, ибо в порядке вещей, чтобы периоды менее важные следовали за более важными». Выработанная всем ходом эволюции временная последовательность взаимодействия различных функциональных систем организма с окружающей средой способствует гармоничному согласованию разных ритмических биологических процессов и обеспечивает нормальную жизнедеятельность целостного организма. Тем самым выявляется важное адаптивное значение биоритмов для жизнедеятельности организма. С понятием ритма связано представление о гармонии, организованности явлений и процессов. В переводе с греческого слово «ритм» означает «соразмерность», «стройность».

Для любого организма наблюдаемые ритмы можно подразделить на *внутренние*, связанные с собственной жизнедеятельностью, и *внешние*, вызванные циклическими изменениями в абиотической среде.

Внутренние (эндогенные) ритмы связаны, прежде всего, с физиологическими функциями организма. Выраженная ритмичность обнаружена в процессах синтеза ДНК и РНК в клетках, в сборке белков, интенсивности работы митохондрий, в синтезе различных ферментов. В определенном ритме работают железы внутренней секреции, сердце, легкие, нервная система и т.д. Таким образом, работа всех клеток и тканей в организме оказывается ритмичной. При этом каждая система органов обладает своим собственным

периодом, который меняется под влиянием факторов внешней среды лишь в очень узких пределах.

Работа внутренних органов высших животных и человека соподчинена в общую целостную систему. Ритмы активности каждого органа сливаются в общий упорядоченный ансамбль и определяют периодический ритм активности всего организма. Как для внутренних, так и для внешних ритмов наступление очередной фазы жизнедеятельности (например, ночного покоя или дневного бодрствования) зависит прежде всего от времени суток или года. Поэтому время может рассматриваться как один из важнейших природных процессов экологических факторов.

Внешние (экзогенные) ритмы имеют астрономическую природу. Они определяются взаимодействием нашей планеты с Солнцем, Луной и другими планетами. Из всех ритмических воздействий, поступающих из Космоса на Землю, наиболее сильным является воздействие ритмически изменяющегося излучения Солнца. На поверхности и в недрах нашего светила непрерывно идут процессы, проявляющиеся в виде солнечных вспышек. Мощные потоки энергии, выбрасываемые при вспышке, достигая Земли, резко меняют состояние магнитного поля и ионосферы, влияют на распространение радиоволн, сказываются на погоде. В результате возникающих на Солнце вспышек изменяется общая солнечная активность, имеющая периоды максимума и минимума. Многочисленные исследования, проведенные отечественными и зарубежными учеными, показали, что во время наибольшей активности Солнца возникает резкое ухудшение состояние больных, страдающих гипертонической болезнью, атеросклерозом и инфарктом миокарда. В этот период времени происходят нарушения функционального состояния центральной нервной системы, возникают спазмы кровеносных сосудов. Российский ученый В.П. Девятов подсчитал, что в первые же дни после появления пятен на Солнце количество автомобильных катастроф возрастает примерно в 4 раза по сравнению с периодами, когда пятен было немного. Эти данные согласуются с результатами исследований других ученых, показавших, что в период неспокойного Солнца реакция человека на любой внешний раздражитель значительно замедляется. Излучение Солнца также оказывает влияние на умственную деятельность людей, на творческую активность человека и т.д. Основателем научного направления изучающего воздействие Солнца на живые системы – *гелиобиологии* – является выдающийся отечественный ученый XX в. А.Л. Чижевский (1897–1964). Его знаменитые книги «Земное эхо солнечных бурь» (1938) и «Физические факторы исторического процесса» внесли большой вклад в понимание солнечно-земных связей.

В зависимости от параметров вращения Земли относительно Солнца и Луны закономерно изменяются множество экологических факторов, в особенности световой режим, температура воздуха и воды, напряженность электрического поля атмосферы, океанические приливы и отливы. Кроме того, на живые системы оказывается воздействие таких космических ритмов, как периодические изменения солнечной активности и гравитационных сил. Очень многие изменения в жизнедеятельности организмов совпадают по периоду с внешними ритмами. Формируются так называемые *адаптивные биологические ритмы,* среди которых *суточные, приливно-отливные, соответствующие лунному месяцу* (29,5 сут.), *годовые*.

Адаптивные биологические ритмы возникли как приспособление организмов к регулярным изменениям различных параметров во внешней среде. В этом их отличие от чисто физиологических ритмов, которые поддерживают непрерывные акты жизненной активность организмов – дыхание, сердцебиение, кровообращение, деление клеток и др.

Суточный ритм выявлен у самых разнообразных организмов, от бактерий до человека. В 1931 г. шведскими учеными Г. Агреном, О. Виландером и Е. Жоресом впервые было доказано существование суточного ритма изменения содержания гликогена в печени и мышцах человека. В 1960-х годах обнаружено уже более 50 биологических функций, имеющих суточную периодичность. В настоящее время их насчитывается более ста. Интенсивность большинства физиологических процессов у человека на протяжении суток имеет тенденцию повышаться в утренние часы и падать в ночное время. Примерно в эти же часы повышается чувствительность органов чувств: человек утром лучше слышит,

лучше различает оттенки цветов. Можно заметить, что амплитуда колебаний температуры не велика – всего несколько десятых градуса. Также можно увидеть, что наименьшее свое значение оно имеет утром, после сна, а наибольшее достигается вечером, после ужина. Следует заметить, что днем (от 11 до 13 ч) температура заметно падает на 0,1–0,2 °С. Также следует отметить, что своего среднего значения (норму) она достигает каждый день около 17 ч.

Адаптации к суточному ритму проявляются у организмов только в тех районах суши и океана, где заметна смена дня и ночи. Во мраке глубоководной толщи и в пещерах суточный ритм не выражен. Многие высшие растения способны к определенному времени суток, соответствующему оптимальной или слишком сильной освещенности, менять ориентацию своих листьев и интенсивность дыхания. Животных по смене периодов сна и бодрствования делят на *дневных* и *ночных*. Ярко выраженная дневная активность наблюдается, например, у воробьиных птиц, домашних кур, сусликов, муравьев и стрекоз. Типично ночными животными являются ежи, совы, летучие мыши, кабаны, тараканы. Суточный ритм хорошо выражен в поверхностных водах океана, в морях и во внутренних водоемах и водотоках. Подавляющее большинство групп водных организмов, обитающих в поверхностных слоях водных объектов, куда проникает солнечный свет достаточной интенсивности, демонстрируют в своем поведении суточные ритмы. На рис. 2.10. схематично представлены ежедневные вертикальные миграции ракообразного веслоногого рачка *Calanus finmarchicus.*

Анализ ежедневных данных показал, что глубина нахождения основной части популяции этих низших ракообразных существенно меняется в зависимости от времени суток. Днем большинство особей находится на глубине от 80 до 120 м, а ночью поднимаются в самые поверхностные слои. Чем это может быть вызвано? Считается, что в данном случае проявляется защитная реакция данных организмов против поедания их рыбами. В дневное время рачки очень хорошо заметны в прозрачной воде поверхностного слоя и интенсивно поедаются сельдевыми рыбами и молодью других рыб. Поэтому опускание на нижнюю границу проникновения света в водную толщу, в полумрак, делает рачков более незаметными. Микроскопические водоросли (фитопланктон), которым питаются рачки, очень зависимы от света, он необходим им для фотосинтеза. Кроме того, они не имеют возможности активно двигаться в толще воды и поэтому постоянно обитают в поверхностном слое. Вечером и ночью рачки поднимаются к поверхности, питаются водорослями, сами оставаясь при этом малозаметными для рыб.

Отдельные группы видов обладают приблизительно одинаковой интенсивностью жизнедеятельности как днем, так и ночью, чередуя короткие периоды покоя и бодрствования. Такой тип ритма активности носит название *полифазный*. Он свойствен, например, мелким млекопитающим – землеройкам, некоторым хищникам. Полифазный ритм позволяет наиболее полно и эффективно использовать все время суток.

Многие виды, даже при полном отсутствии воздействия на них привычных внешних ритмов и циклов (температуры, освещенности, влажности и т.д.), сохраняют в течение длительного времени циклы активности близкие по периоду к суточному. Многие из ритмов становятся наследственно обусловленными. Таким образом, суточная цикличность жизненной активности переходит во врожденные, генетические свойства вида. Такие

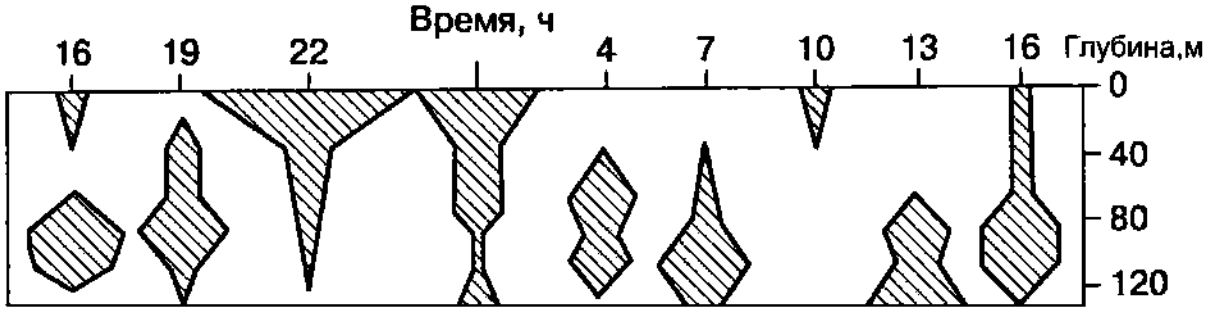

Рис. 2.10. Суточные вертикальные миграции веслоногого рачка *Calanus finmarchicus* [Дажо, 1975]

эндогенные ритмы получили название *циркадных* (от лат. *circa* – около, *dies* – день, сутки). Циркадные ритмы свойственны и человеку. Они изучаются при нахождении людей в герметических камерах, имитирующих модули космических кораблей, в длительных плаваниях на атомных подводных лодках и т.п. Результаты проведенных исследований показали, что в течение нескольких дней и даже недель у человека сохраняется привычный ритм покоя – активности, который был ему свойственен на поверхности, особенно если этому соответствуют адекватные смены искусственного освещения. Однако в дальнейшем возможны отклонения от прежней ритмики поведения, при этом большую роль играют типологические особенности нервной системы и род занятий человека. Циркадные ритмы могут быть различны даже у членов одной семьи.

Многие виды способны постепенно изменить свой циркадный ритм. Обычно это происходит не сразу и сопровождается рядом нарушений в физиологическом состоянии. Так, люди, совершившие авиаперелеты на значительные расстояния в широтном направлении через несколько часовых поясов, ощущают десинхронизацию прежнего физиологического ритма с местным астрономическим временем. Организм продолжает некоторое время функционировать по-старому, «по инерции», но затем начинает адаптироваться к новым условиям. При этом наблюдается повышенная усталость, возможно даже желание спать днем и бодрствовать в ночное время. Продолжительность адаптационного периода составляет от нескольких дней до нескольких недель.

Суточные и циркадные ритмы обеспечивают возможность организмам чувствовать время. Данную способность живых существ называют «биологическими часами». Эти часы «заводятся» каждые сутки сменой дня и ночи, но могут работать и автономно длительное время. Закономерные изменения в значениях важнейших факторов среды в суточном ходе находят отражение в устойчивых физиологических реакциях как отдельных организмов, так и целых биоценозов.

Приливно-отливные ритмы являются характерной чертой прибрежных районов всех океанов Земли. Виды, обитающие на мелководье, находятся в условиях весьма сложной периодичности параметров внешней среды. На 24-часовой цикл колебаний освещенности накладывается также чередование приливов и отливов. На протяжении лунных суток, которые составляют 24 ч и 50 мин происходят 2 прилива и 2 отлива, фазы которых смещаются ежедневно на 50 мин. Кроме того, сила приливов закономерно меняется в течение синодического или лунного месяца, длящегося 29,5 земных суток. Дважды в месяц, в периоды новолуния и полнолуния, когда Солнце, Луна и Земля оказываются на прямой линии, они достигают наибольшей величины. Организмы вынуждены приспосабливаться к столь значительному периодическому преобразованию их среды обитания. Ведь величина приливов в некоторых районах – мелководных бухтах, фьордах, проливах – может достигать 5–6 м и более (залив Фанди в Канаде, проливы Па-Де-Кале и Ламанш и др.). Моллюски устрицы во время отлива плотно сжимают свои створки и прекращают питание. Строгая периодичность открывания и закрывания раковины сохраняется у них длительное время даже в аквариуме. В экспериментах было замечено, что при перемещении аквариума с устрицами в другой географический район периодичность открытия и закрытия створок устанавливается в соответствие с местным расписанием приливов. Возможно, устрицы, а также и другие морские обитатели, способны ощущать приливы, происходящие в атмосфере нашей планеты, влияющие на ход атмосферного давления на уровне моря, и использовать эту информацию как дополнительный сигнал к действию.

Некоторые рыбы, например, атерина, обитающая у берегов полуострова Калифорния, приспособились использовать в своем жизненном цикле высоту максимального прилива. В период наиболее высокого прилива самки откладывают икру у самой кромки воды, закапывая ее в песчаный грунт. После ухода приливной воды, икра остается развиваться во влажном песке, причем приливы в последующие дни этого места не достигают (за исключением штормовых условий). Удивительно, но выход мальков происходит строго через полмесяца и совпадает со следующим высоким приливом.

Ритмичность, равная лунному месяцу (синодический ритм), обнаружена у многих морских и наземных организмов. Она реализуется в приуроченности к определенным

фазам Луны актов размножения. Например, многощетинковые черви палоло, обитающие в тропических морях Тихого океана, в полнолуние поднимаются для размножения со дна в толщу воды и даже на поверхность в огромнейшем количестве. Синодическому ритму подчинено также размножение японских морских лилий, концентрирование насекомых – поденок и комаров-хирономид и т.д. Некоторые физиологические процессы у человека также, видимо, подчинены данному ритму. Предполагается наличие связи между синодическим ритмом и менструальным циклом. Замечены также изменения склонности к кровотечениям у оперированных больных в зависимости от фаз Луны. Очевидно, что приливообразующая сила Луны и Солнца ощущается не только водными обитателями через ритмичные колебания уровня моря, но и в не меньшей степени она ощущается обитателями суши. Конкретными сигналами здесь могут выступать долговременные устойчивые колебания атмосферного давления, или изменчивость гравитационных волн, воздействующая непосредственно на интенсивность процессов, протекающих в клетке и в организме в целом. Получены экспериментальные данные о том, что при характерных фазах Луны (новолуние и полнолуние) в организме человека резко меняется степень усвоения кальция, проводимость нервных импульсов и другие функции. В период новолуния колонии микроорганизмов выращиваемые на искусственном субстрате, демонстрируют значительные колебания своей численности. В целом, проблема влияния синодических ритмов на организмы остается еще малоизученной и таит много открытий.

Годовые ритмы принадлежат к числу наиболее универсальных в живой природе. Устойчивые изменения значений большинства физических экологических факторов в течение года вызвали в эволюционном процессе видов множество самых различных адаптаций. Самые важные из них связаны с ростом, размножением, миграциями и способностью пережидать неблагоприятные условия среды (например, зимняя спячка некоторых животных в холодном и умеренном климатических поясах).

Изменение параметров среды в сезонном ходе вызывает глубокие изменения в физиологии и поведении организмов, затрагивающие также их морфологию и особенности жизненного цикла. Очевиден приспособительный характер таких изменений: самые ответственные и уязвимые моменты жизни (появление потомства, пережидание холодного периода года и др.) происходят в наиболее подготовленном состоянии. Чем выраженнее сезонные изменения внешней среды, тем в большей степени проявляется годовая периодичность жизнедеятельности организмов. Осенний листопад, запасание жиров, зимняя спячка, миграции и сезонные линьки развиты у животных, обитающих в основном в холодном и умеренном климате. У обитателей тропиков, и особенно экваториальной зоны, сезонная периодичность в жизненных циклах выражена значительно слабее.

Годовые ритмы у многих организмов стали эндогенны, т. е. фазы физиологической активности находятся в согласии с сезонной динамикой факторов среды. Такие ритмы называются *цирканными* (от лат. *annus* – год). В особенности они свойственны циклам размножения. Например, животные из Южного полушария, содержащиеся в зоопарках Северного, размножаются чаще всего зимой и осенью, в периоды, соответствующие наступлению весны и лета на их родине. Австралийские страусы в условиях заповедника Аскания Нова (Украина) могут откладывать яйца зимой, прямо на снег. Собака динго приносит щенков в декабре, когда в Австралии конец весны.

Важнейшей адаптацией к повторяющимся циклическим факторам среды в течение года является *фотопериодизм* – реакция организма на длину светового дня в умеренных и полярных зонах, которая воспринимается как сигнал для смены фаз развития или поведения организмов. Сигнальное свойство фотопериодизма выражается в том, что растительные и животные организмы обычно реагируют на длину дня своим поведением и физиологическими процессами. Например, сокращение продолжительности дня является сигналом для подготовки организмов к зиме. При этом в клетках растений начинается повышение концентрации клеточного сока, подготовка к периоду холодового закаливания и выработка веществ, понижающих точку замерзания тканей, и т.п. У животных начинается накопление жиров, смена накожных покровов, подготовка птиц к перелетам и т.п. Иными словами фотопериодизм – это подготовительная реакция организма к будущему.

Примерами фотопериодизма являются такие явления, как листопад, линька животных, перелеты птиц и т.п. При этом длина светового дня выступает и как условие роста и развития, и как фактор-сигнал для наступления каких-то фаз развития или поведения организмов.

Другие факторы обычно в меньшей мере используются как сигнал (например, температура), поскольку они изменяются не с такой строгой закономерностью, как фотопериод, и могут провоцировать наступление у организмов каких-то фаз или явлений преждевременно или с запозданием. Хотя определенную корректировку в действие фотопериодизма они вносят. В условиях Санкт-Петербурга и Ленинградской области достаточно часто можно наблюдать, как в первые же теплые дни весны, в конце марта или в начале апреля, когда продолжительность светового дня возросла еще не так значительно, происходит распускание почек на стеблях многих деревьев и кустарников, например ольхи, березы, ивы и др. Процессы роста молодых листьев резко ускоряются. Возможно даже начало цветения. В период весеннего потепления, устойчивость к морозам, выработанная в период длительного «холодового закаливания», осенью утрачивается. И если буквально через несколько дней температура воздуха резко понизится, произойдут ночные заморозки, а такое бывает часто, то растения серьезно пострадают. Таким образом, та информация о тенденциях развития природы, которую дает реакция на продолжительность светового дня, является более точной и правильной, чем погодные условия. Рост температуры воздуха, даже кратковременный, также является мощным сигнальным фактором, но его надежность значительно меньше.

Применительно к растениям обычно выделяют виды *короткого и длинного дня*. Растения короткого дня существуют в низких (южных) широтах, где при длинном периоде вегетации день остается относительно коротким. Растения длинного дня характерны для высоких (северных) широт, где при коротком вегетационном периоде день длиннее, чем в южных широтах, вплоть до круглосуточного. Перемещение растения из одних широт в другие без учета данного явления обычно заканчивается неудачей: растения ненормально развиваются, не вызревают. Примерами растений с короткодневным фотопериодизмом могут служить астры и георгины, а с длиннодневным – большинство цветковых умеренного климатического пояса Европы, такие как ландыш, сирень, ромашка и др.

Установлено, что в пределах Европейской части России сроки наступления сезонных стадий в жизни и развитии растений (фенодаты) изменяются в среднем на 3 дня на каждый градус широты местности. Если построить на карте точки с одинаковыми фенодатами и затем объединить их, то можно получить изолинии, отражающие фронт продвижения весны с юга на север. Тем самым будут ясны сроки наступления очередных сезонных явлений. Данный подход имеет большое значение для планирования сельскохозяйственных работ.

Фотопериодической сезонной реакции подчинена также жизнедеятельность насекомых (рис. 2.11). Изучением закономерностей сезонного развития природы занимается отдельный прикладной раздел экологии – *фенология* (дословный перевод с греческого означает – «наука о явлениях»). Нет оснований доказывать, что ритмичность деятельности организмов должна учитываться человеком при тех или иных изменениях среды и особенно при перемещениях или переселениях организмов, например при интродукции (перемещении вида в новые условия за пределы его ареала).

С каждым годом ученые находят новые внутренние и внешние ритмы человека и животных. Изучение биоритмов организма человека позволило научно обосновать применение лекарственных препаратов при лечении больных. В последнее время в нашей стране и за рубежом проводятся большие работы по дальнейшему исследованию биоритмов человека, их взаимосвязи со сном и бодрствованием. Суточное изменение внутренних ритмов, свойственных здоровому человеку, при болезненных состояниях искажаются. По характеру искажений врачи могут судить о ряде заболеваний на начальной стадии.

Суточным ритмом охвачен весь организм человека, представляющий собой единую систему взаимодействия всех органов, тканей и клеток. Ритмичность физиологических процессов, отражающая единство организма и среды, их взаимодействие, проявляется

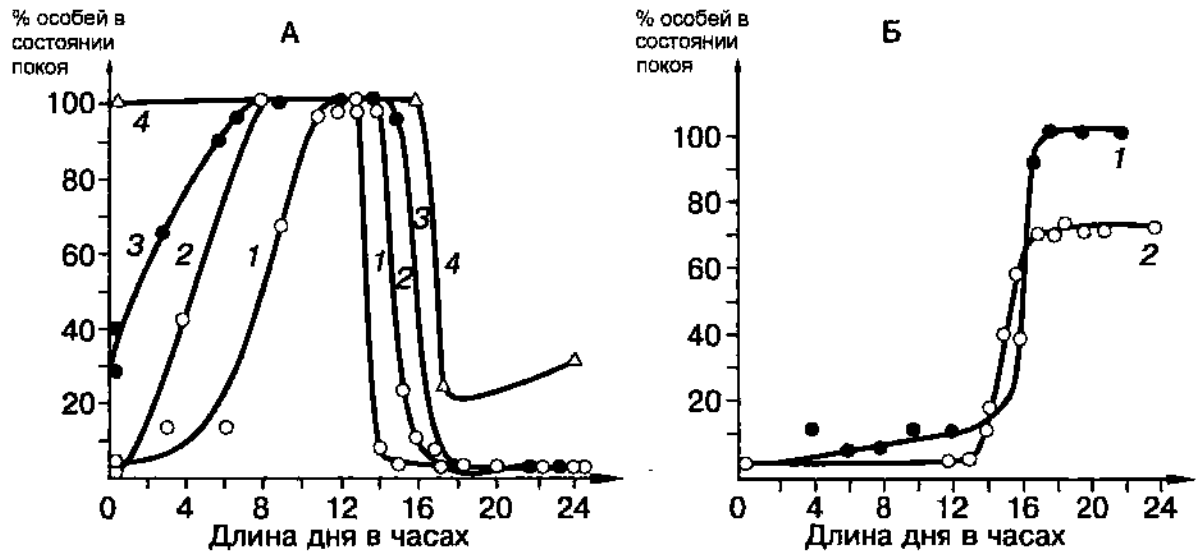

Рис. 2.11. Фотопериодическая реакция насекомых [Чернова, Былова, 2004].
А – длиннодневная: *1* – листовертка *Laspeyresia molesta*; *2* – белянка *Pieris brassicae*; *3* – щавелевая совка *Acronycta rumicis*; *4* – колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata.*
Б – короткодневная: *1* – цикадка *Stenocranus minutus*; *2* – тутовый шелкопряд *Bombyx mori*

в организме человека в том, что их максимумы и минимумы приурочены к определенным часам суток. А объясняется это тем, что характер проявления физиологических реакций организма в разное время суток различен и в основном зависит от факторов внешней среды. Благодаря приспособлению к ритмически изменяющимся условиям внешней среды в организме человека происходит физиологическая подготовка к активной деятельности даже тогда, когда организм находится в состоянии сна. И, наоборот, организм человека готовится ко сну задолго до засыпания. Исходя из сказанного, возможно, следовало бы самую трудную и ответственную работу выполнять в периоды естественного подъема работоспособности, оставляя для других, менее важных дел, остальное время относительно низкой работоспособности. Но из правил есть исключения. Бывают случаи, когда время наибольшей продуктивности в труде приходится на ночные и вечерние часы. Таких людей принято называть «совами», в отличие от «жаворонков» – людей, имеющих наибольшую работоспособность в утренние и дневные часы. «Жаворонки», как правило, просыпаются рано, чувствуют себя бодрыми и работоспособными в первой половине дня. Вечером же у них появляется сонливость, и они рано ложатся спать. «Совы» засыпают поздно ночью, встают также поздно утром и работоспособны бывают во второй половине дня. В результате экспериментальных исследований немецкий физиолог Р. Хашпп установил, что 1/6 часть людей относится к людям утреннего типа, 1/3 – вечернего типа, а половина людей легко приспосабливается и к утреннему, и к вечернему режиму труда. Последних называют «голубями». Это преимущественно люди, занятые физическим трудом.

Важнейшей задачей является установление механизмов и центров управления биологическими часами у человека. В этом направлении уже сделано достаточно много. Так, американский ученый К. Рихтер еще в 1960 г. высказал предположение о существовании у человека трех типов биологических часов: центральных, гомеостатических и периферических. В настоящее время эта теория получает развитие на основе результатов экспериментальных исследований.

Центральные часы расположены в таких отделах головного мозга, как таламус, гипоталамус и в задней доле гипофиза. У основания головного мозга расположен гипофиз. Это железа внутренней секреции играет роль своего рода гормонального «дирижера». Она вырабатывает такие вещества, которые, попадая в кровоток, поступают в находящиеся в различных точках тела другие железы внутренней секреции, и регулирует их деятельность. Среди выделяемых гипофизом веществ один оказывает преимущественно влияние на рост тела, другие стимулируют созревания половых клеток в яичниках или семенниках.

Деятельностью гипофиза управляет гипоталамус (отдел промежуточного мозга), соединенный с ним стволом, по которому в гипофиз поступает вещества, стимулирующие или угнетающие его секреции. Здесь осуществляется нервная и гормональная регуляция. Концентрации веществ, вырабатываемых гипофизом, уровни многих гормонов подвержены 24-часовым колебаниям. Но источник цикличности находится не в самом гипофизе, так как при нарушении его связи с гипоталамусом ритмичность нарушается.

Напротив гипофиза (в верхней части промежуточного мозга) находится небольшой орган эпифиз, или шишковидная железа. Назначение ее долгое время оставалось загадочным, и лишь совсем недавно удалось установить ту роль, которую эпифиз играет в гормональной регуляции. Ранее даже, существовало предположение о возможности нахождения на голове у животных так называемого третьего глаза. Ученым удалось доказать, что у ныне существующих земноводных и некоторых птиц на голове действительно имеются чувствительные клетки, реагирующие на свет. Проведенные эксперименты доказали, что информация из сетчатки глаза поступает в шишковидную железу двумя путями. Один из них – окольный зрительный путь, по которому сигналы симпатической нервной системы через шейные узлы доходят до органа. Этот путь с помощью одного фермента регулирует производство эпифизом гормона мелатонина. На свету синтез и выделение мелатонина подавляется, а в темноте усиливается (по крайней мере, у крыс). Мелатонин, действующий у низших позвоночных на пигментные клетки, у птиц и млекопитающих тормозит развитие половых желез и секрецию ими гормонов. Ритм выработки мелатонина во многом близок к внешним ритмам. Но если животное, ослепленное или долгое время содержавшееся в постоянной темноте, подвергнуть непрерывному воздействию яркого света, то концентрация мелатонина понизится. Действие гормона проявляется в торможении деятельности гипофиза. Весьма вероятно, что годичные колебания размеров половых желез и выработки половых клеток объясняются колебаниями в секреции мелатонина. Зимой, когда дни короче, а ночи длиннее, эпифиз выделяет много гормона, и половые железы спадают, но по мере приближения весны продолжительность светлой части суток возрастает, производство мелатонина идет на убыль и яичники и семенники увеличиваются.

Среди ферментов эпифиза имеются и такие, выработка которых, не прекращаясь после того, как животное ослеплено или помещено в постоянную темноту, обнаруживает циркадную периодичность. Поиск путей, участвующих в регуляции, привел к обнаружению так называемого «парного ядра» в виде скопления нервных клеток, расположенному над перекрестом зрительных нервов и называемому *nucleus suprachiasmaticus*. Через это ядро проходит второй путь, ведущий от сетчатки глаза к эпифизу. К числу остальных частей этого пути, по-видимому, принадлежит и шейный узел симпатической нервной системы. Если ядро функционирует нормально, а животное по каким-то причинам (из-за слепоты или постоянной темноты) не может ощущать смену света и темноты, то все процессы протекают с циркадным ритмом. Создается впечатление, что у млекопитающих именно в ядре находятся центральные часы, которые, воздействуя на гипоталамус и (или) эпифиз, регулируют 24-часовые циклы нервной и гормональной систем. Но чтобы окончательно устранить все сомнения и распространить полученные выводы на другие виды животных, потребуется еще немало новых наблюдений.

Гомеостатические часы связаны с работой гипоталамуса и с различными железами внутренней секреции. Они управляют нервными центрами гипоталамуса через гипофиз, и в их деятельности представлен принцип обратной связи. Принцип их работы заключается в том, что возбуждение возникает в них в результате недостатка специальных веществ в крови, а торможение – при их избытке. Возбуждение одного из центров гипоталамуса приводит к выработке нейросекрета, который заставляет клетки гипофиза вырабатывать гормоны. Гипоталамус имеет непосредственное отношение к управлению суточным ритмом. В нем находятся центры, управляющие температурой тела, работой желез внутренней секреции, а также углеводным, водно-солевым и жировым обменом. Управление суточной периодичностью наиболее четко проявляется в деятельности температурного и водно-солевого центров.

Периферические часы находятся в различных тканях и органах. Они позволяют длительное время сохранять положение фаз какого-либо физиологического ритма при нарушении нормального чередования света и темноты. В организме человека нет таких физиологических процессов, которые не зависели бы полностью от центральной нервной системы и от общего состояния организма. В работе периферических часов время от времени могут участвовать и центральные часы, которые по нервным путям будут осуществлять регуляцию ритма из гипоталамуса. В этом случае может происходить изменение местоположения центра биологических часов человека. Оно непосредственно связано с системой регуляции, с механизмом работы и природой биологических часов. Тот факт, что в другом часовом поясе ход биологических часов перенастраивается, свидетельствует об их условно-рефлекторной регуляции.

В целом, организм должен отмерять время согласно достаточно сложной системе отчетов, т. к. разные процессы в организме текут в разных масштабах времени. По скорости течения биологических процессов выделяются следующие пять классов изменчивости активности:

– молекулярные, протекающие от миллиона долей секунды до 1 с;

– физиологические, протекающие от сотых долей секунды до часа;

– онтогенетические, охватывающие часть жизненного цикла и длящиеся месяцы и годы;

– исторические, охватывающие жизнь нескольких поколений, но не влекущие за собой изменение форм жизни;

– эволюционные, протекающие миллионы лет, при которых происходит не только смена поколений, но и смена форм жизни.

Так как человеческий организм подчиняется ритмам, заложенным самой природой, и эти ритмы оказывают влияние на все процессы, происходящие в организме, то учет этих ритмов и уважительное отношение к ним – основа человеческого здоровья. А особенно важен учет ритмов в детском возрасте, когда закладывается фундамент здоровья. По-видимому, большинство болезней у человека происходит вследствие нарушения естественного ритма функционирования ряда органов и систем его организма.

В табл. 2.1 представлена обобщенная классификация ритмических изменений активности живых систем.

Табл. 2.1. Обобщенная классификация биоритмов

Класс ритмов	Название ритма	Период	Частота	Функции, которыми данные ритмы соответствуют
Высокой частоты	Специальных названий пока нет	от 0,001 до 0,01 мс	10^4–10^5 Гц	Колебания на молекулярном уровне
	Ритмы ЭЭГ (альфа, бета ритмы мозга)	от 30 мс до 2 с	0,5–30 Гц	ЭЭГ
	Секундные волны	от 1 с до 1 мин	1–0,02 Гц	ЭЭГ, ЭКГ
	Минутные волны	до 30 мин	1 цикл в 1–30 мин	ЭЭГ, дыхание
Средней частоты	Ультрадианные	более 30 мин, менее 20 ч	более 1 цикла в 20 ч	Метаболические процессы: колебания главных компонентов крови
	Циркадные	20–28 ч	около 1 цикла в сутки	Цикл сон–бодрствование, ритмичное изменение артериального давления.
	Инфрадианные	свыше 28 ч	1 цикл в 30 ч – 5 сут	
	Циркадианные	около 20 сут.	1 цикл в 7 сут	
Низкой частоты	Циркавигинтанные	около 20 сут.	1 цикл в 3 нед.	Эндокренные и метаболические процессы
	Циркатригинтанные	около 1 мес.	1 цикл в 28–32 сут	
	Цирканизальные	около 1 года	1 цикл в 1 год	Медленные метаболические и эндокренные процессы
	Многолетние	от 1,5 до нескольких лет	1 цикл в 1 год	
Сверхмедленные	Мегаритмы	десятки и много десятков лет	1 цикл в десятки лет	Ритмы в мультииндивидуальных системах, эпидемии

Глава 3. Экологическая характеристика водной среды обитания

3.1. Вода на Земле

В настоящий период эволюции Земли как планеты ее поверхность на 74 % покрыта водой – это океаны, моря, озера, реки, ледники. В совокупности водные объекты занимают площадь более 362 млн км^2. Но вода и суша распределены на поверхности нашей планеты весьма неравномерно. В Северном полушарии на долю суши приходится 100 млн км^2, или 39 %, тогда как в Южном – 49 млн км^2, или 19 % от общей площади. При этом неравномерное распределение площадей, занятых водой и сушей, определяет неравномерность в распределении компонентов водного и теплового балансов, оказывает влияние на формирование общей и региональной циркуляции атмосферы и океана.

При изучении природных вод используется понятие *гидросферы*, под которым понимается сплошная оболочка земного шара, содержащая воду во всех ее известных агрегатных состояниях (жидком, твердом и газообразном) в пределах Мирового океана, литосферы, льдов (криосферы) и атмосферы. Общие запасы свободной воды на Земле составляют около 1,386 млрд км^3. Основное количество воды содержится в океанах и морях – около 96,5 %. Вода находится также в атмосфере и в земной коре. На материках сосредоточено около 34 млн км^3 воды, причем из этого количества не менее 98 % приходится на подземные воды. В виде льда на нашей планете находится примерно 25 млн км^3 воды от общего количества. Суммарный объем воды в реках оценивается в 2,2 тыс. км^3, в озерах – 180 тыс. км^3. В атмосфере постоянно содержится около 13 тыс. км^3 воды (0,001 % от общего).

Вода находится в постоянном и активном кругообороте. Его движущей силой является Солнце, а основным источником воды – Мировой океан. Почти четверть всей падающей на Землю солнечной энергии расходуется на испарение воды с поверхностей водоемов. Ежегодно таким образом в атмосферу поднимается 511 тыс. км^3 воды, из них с поверхности океана 411 тыс. км^3. Примерно 2/3 атмосферной воды возвращается в виде осадков обратно в океан, а 1/3 выпадает на сушу. Годовое количество осадков в 40 раз превышает содержание водяного пара в атмосфере. Выпав сразу, они могли бы образовать на Земле слой толщиной 1 м. Эта вода пополняет ледники, реки и озера. В свою очередь, материковые поверхностные воды снова стекают в моря и океаны, растворяя встречающиеся им на пути породы. Увлажняющая почву вода всасывается корнями растений. Вместе с водой растения получают растворенные питательные вещества. В растениях она поднимается по стеблям и возвращается в виде пара в атмосферу через листья. Важным регулятором воды на суше являются горные ледники. Они отдают воду в основном в летние месяцы, когда происходит особенно интенсивное таяние горного льда и снега. Стоит заметить, что ледники – главное хранилище пресной воды на нашей планете. Таким образом, вода находится на Земле в постоянном движении. Среднее время ее пребывания в атмосфере оценивается 10 сутками, хотя и меняется с широтой местности. Для полярных широт оно может достигать 15, а в средних – 7 суток. Смена воды в реках происходит в среднем 30 раз в год, т. е. каждые 12 дней. Влага, содержащаяся в почве, обновляется за 1 год. Воды проточных озер обмениваются за годы или десятки лет, а непроточных за 200–300 лет. Например, Чудское озеро полностью обновляет свою водную массу за 2–3 года, а Байкал – не менее чем за 300 лет. Воды Мирового океана обновляются в среднем за 3000 лет. Из этих цифр можно получить представление о том, сколько времени необходимо для завершения процесса самоочищения водоемов за счет смены их водных масс.

Круговорот воды в природе, или «гидрологический цикл», – исключительно важный процесс. Он обеспечивает сушу пресной водой, которая постоянно возобновляется. В процессе этого круговорота вода разрушает и растворяет твердые породы на суше и переносит их в другие места с образованием наносов. Конечно, в процессы разрушения

и видоизменения поверхности Земли внесли свой вклад также ветер и вулканические извержения, солнечное воздействие и землетрясения, а позднее и живые организмы.

Первой средой обитания, в которой возникла и начала распространяться жизнь, были древнейшие мелководные водоёмы. Произошло это примерно 3,9 млрд лет назад. Возможно также, что благоприятные условия для синтеза сложных органических молекул создавались в порах увлажненных минеральных пород, например реголита. В дальнейшем первые живые организмы – протобионты, сформировав защитную полупроницаемую мембрану, смогли достаточно широко распространиться в открытых районах древних морей и продолжить свое эволюционное развитие. Около 2,8 млрд лет назад возник фотосинтез водорослей. Но выход первых растений и животных на сушу состоялся только в силурийском периоде, т. е. на протяжении более 3 млрд лет эволюция жизни происходила исключительно в водной среде. Именно этим объясняется тот факт, что из 63 известных классов животных 60 классов возникли именно в морях и океанах, а из 32 классов растений типично водными являются 18 классов.

Древняя эволюционная связь с водой сохранилась у большинства наземных животных, а также у человека. До сих пор пропорции содержания минеральных веществ в составе плазмы крови млекопитающих почти в точности соответствуют составу океанической воды, но с меньшей минерализацией. Согласно биогенетическому закону, впервые сформулированному основателем экологии Э. Геккелем, индивидуальное развитие организмов (онтогенез) есть краткое повторение их эволюционного развития (филогенеза). Оказывается, что человеческий эмбрион на первых неделях своего развития во многом напоминает зародыш рыбы – развиваются жабры и двухкамерное сердце. Только в возрасте полутора-двух месяцев эмбрион приобретает признаки, свойственные человеку – легкие, четырехкамерное сердце, крупный головной мозг и др. Подобным изменениям в строении органов подвергаются эмбрионы и других млекопитающих. Все это свидетельствует о важнейшем значении водной среды в развитии жизни. Но с момента освоения суши, как более сложной среды по своим физико-химическим свойствам и климату, темпы эволюции в целом возросли за счет формирования множества новых адаптаций, а также в связи с ростом концентрации кислорода как энергетического ресурса в атмосфере Земли.

Несмотря на резкое преобладание количества классов водных животных над сухопутными, по числу описанных видов (около 150 тыс.) они значительно уступают наземным – их только около 7–8 % от общего числа видов животных на Земле. Численность видов водных растений также значительно уступает видовому разнообразию растительной жизни на суше. Что же касается соотношения биомасс, то можно сказать, что вода – это мир животных, которые преобладают над растениями примерно в 20 раз, а суша – преимущественно растительный мир, где биомасса растений превосходит биомассу животных примерно в 2200 раз.

3.2. Молекулярное строение воды и ее аномальные свойства

Чистая вода – прозрачная жидкость без вкуса, цвета и запаха. Молекула воды состоит из двух атомов водорода и одного атома кислорода. Так как водород имеет 3 изотопные формы, а кислород – 6, то существует 36 разновидностей воды, из которых в природных условиях обнаружено 9. Основную массу природной воды образуют молекулы $H^1_2O^{16}$ (99,73 %). Далее по встречаемости следуют молекулы $H^1_2O^{18}$ (0,2 %), и в еще меньшем количестве обнаружены молекулы, в состав которых входят дейтерий, тритий и тяжелые изотопы кислорода. По своим свойствам *тяжелая вода* (с молекулярным весом более 18) существенно отличается от обычной. Например, вода, содержащая дейтерий, плотнее обычной на 10,8 %, замерзает при 3,3 °С, кипит при 101,4 °С, кроме того, обладает повышенной на 23 % вязкостью.

Молекулярная масса обычной воды равна 18,016 а.е.м. Молекула воды нелинейная, угол между связями H-O-H составляет 104°27'. Связи H-O ковалентные полярные, электронная плотность смещена к атому кислорода. Поэтому атом кислорода способен притягивать атом водорода соседней молекулы воды, образуя водородную связь. Из-за высокой полярности молекул вода является уникальным растворителем других полярных соединений. Благодаря этой особенности, растворенные в воде электролиты легко диссоциируют на ионы в результате их притягивания своеобразными электромагнитами – дипольными молекулами воды, содержащими положительный и отрицательный заряды на полюсах (рис. 3.1). Так как масса и заряд ядра кислорода больше, чем у ядер водорода, то электронное облако стягивается в сторону кислородного ядра. При этом ядра водорода «оголяются». Таким образом, электронное облако имеет неоднородную плотность. Около ядер водорода имеется недостаток электронной плотности, а на противоположной стороне молекулы, около ядра кислорода, наблюдается избыток электронной плотности. Именно такая структура и определяет полярность молекулы воды. Если соединить прямыми линиями эпицентры положительных и отрицательных зарядов, то получится объемная геометрическая фигура – правильный тетраэдр.

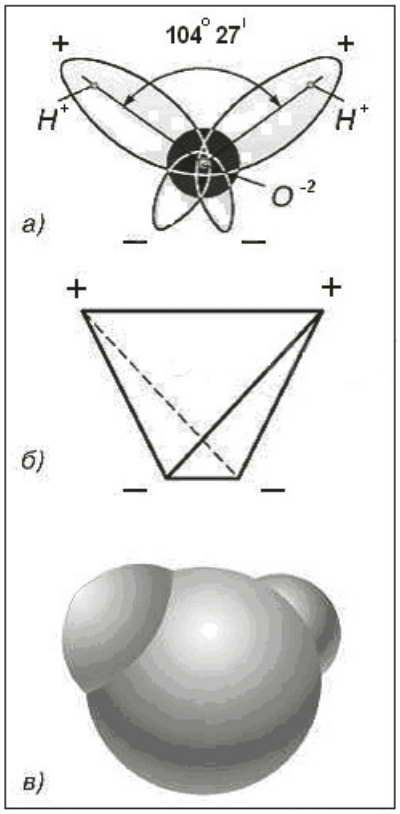

Рис. 3.1. Строение молекулы воды: *а* – положение атомов водорода и кислорода в молекуле воды; *б* и *в* – геометрические модели молекулы воды

Благодаря наличию водородных связей каждая молекула воды образует водородную связь с четырьмя соседними молекулами, образуя ажурный сетчатый каркас в молекуле льда. Однако в жидком состоянии вода имеет значительно менее устойчивую структуру. Водородные связи являются короткоживущими, быстро рвутся и образуются вновь. Всё это приводит к неоднородности в структуре воды.

Многие свойства воды *аномальны*, т. е. не проявляются у других веществ с аналогичной химической формулой (H_2S, H_2Se, H_2Te и др.). Всего аномальных свойств обнаружено уже несколько десятков. Они определяются специфичностью строения молекулы воды. Перечислим важнейшие из них, способные прямо или косвенно влиять на биологические процессы.

1. Вода имеет наибольшую теплоемкость среди жидкостей – 4,1868 кДж/кг, что почти вдвое превышает таковую растительных масел, ацетона, фенола, глицерина, спирта, парафина; и она в 10 раз больше, чем у железа. Благодаря этому теплые океанические течения согревают многие северные регионы планеты, принося тепло из южных широт. Установлено также, что у воды с температурой от 0 ºС до 37 ºС теплоемкость снижается, а с 37 ºС градусов и выше – растет. Получается, что легче всего она нагревается и быстрее всего охлаждается при температуре 37 ºС. Данная особенность пока не объяснена, однако совпадение с нормальной температурой здорового человека (36,6–37,0 ºС) представляется весьма важным. Если бы вода не обладала этим удивительным качеством, тогда бы системе терморегуляции организма потребовалось бы гораздо больше затрат чтобы поддержать температуру нашего тела в области нормальных значений. Ведь уже при 42 ºС белок необратимо разрушается, происходит его денатурация – распад структуры. Остается только восхищаться, что вода снабдила человека и всех других существ наилучшим режимом теплового саморегулирования.

2. Аномально изменяется плотность воды при нагревании–охлаждении. При понижении температуры от 100 до 3,98 ºС вода непрерывно сокращается в объеме, и ее плотность составляет порядка 1 г/мл. Но после пересечения границы 3,98 ºС наступает обратное явление. При кристаллизации плотность резко уменьшается и для льда составляет

0,91 г/мл. Почти у всех остальных веществ кристалл плотнее жидкой фазы. Таким образом, единица объема воды при 3,98 ºС весит больше, чем при 0 °С. При охлаждении ниже четырех градусов образуется лед, он всплывает, но под ним всегда остается вода. Создается некий термос жизнеобеспечения. Не обладай этим свойством вода, все естественные хранилища воды промерзли бы, и жизнь в них могла бы быть представлена в лучшем случае только криофильными бактериями.

3. Вода обладает самым высоким поверхностным натяжением среди всех жидкостей (за исключением ртути). Аномально высокое поверхностное натяжение жидкой воды не только позволяет некоторым насекомым спокойно ходить по её поверхности, но и благодаря капиллярным силам обеспечивает поступление питательных веществ к кронам гигантских деревьев, достигающих нескольких десятков метров в высоту.

4. Относительная диэлектрическая постоянная воды равна 80 ед. – это очень высокая величина, чем и объясняется ее способность быть универсальным растворителем. Природная вода всегда представляет собой раствор различных химических соединений, большей частью солей. В воде, кроме различных солей, растворены также и газы. Современными методами анализа в морской воде найдено две трети химических элементов таблицы Менделеева и, надо полагать, с ростом технических возможностей остальная треть будет обнаружена.

5. Вода легко разлагает соли на отдельные ионы. При этом образующиеся ионы могут соединяться с водой в более сложные группы, находящиеся в состоянии диссоциации. Так как молекулы воды являются диполями, то они неизбежно присоединяются к другим веществами, несущим электрический заряд, и образуют более сложные группы, изменяя структуру воды. Вода – слабый электролит и диссоциирует в очень малой степени. Поэтому дистиллированная вода не проводит электрического тока.

6. При температуре ниже 30° С с увеличением давления от атмосферного до 0,2 ГПа вязкость воды уменьшается, а коэффициент самодиффузии – параметр, который определяет скорость перемещения молекул воды относительно друг друга, растёт. Для других жидкостей зависимость обратная, и почти нигде не бывает, чтобы какой-то важный параметр вёл себя не монотонно, т. е. сначала рос, а после прохождения критического значения температуры или давления уменьшался. Поэтому возникло предположение, что на самом деле вода – это не единая жидкость, а смесь двух компонентов, которые различаются свойствами, например плотностью и вязкостью, а, следовательно, и структурой. Под действием ультразвука вязкость воды уменьшается.

Уникальные свойства воды наводят на мысль о том, что жидкая вода имеет упорядоченную структуру, благодаря чему вода может нести информацию. Например, вода, обработанная магнитным полем, значительно меняет свою биологическую активность. Такая вода в некоторых случаях способствует лечению болезней, ран и т.д. Определенное изменение физических свойств воды происходит под воздействием внешних полей. Известны экспериментальные данные о странном влиянии электрического поля, которое увеличивает скорость испарения воды. Сконденсированная вода обладает повышенной плотностью. Интересно и то, что после снятия действия внешних полей вода какое-то время сохраняет вызванные ими аномальные свойства. Эту способность некоторые ученые называют «структурной памятью» воды. Особыми свойствами обладает вода в переходных состояниях, например при таянии льда. Установлено, что талая вода способна ускорить биологические процессы в растительных организмах.

Объяснить эти свойства на основании лишь строения и химических параметров молекул воды ученые до последнего времени не могли. Секрет кроется в структуре, в которую самоорганизуются молекулы жидкой воды. Полностью он пока не разгадан.

Теория строения молекул воды постоянно развивается. Одной из первых достаточно обоснованных моделей воды является модель Фрэнка и Уэна [Frank & Wen, 1957]. В соответствии с ней водородные связи в жидкой воде непрерывно образуются и рвутся, причем эти процессы протекают кооперативно в пределах короткоживущих групп молекул воды, названных «мерцающими кластерами». Их время жизни оценивают в диапазоне от 10^{-10} до 10^{-11} с. Такое представление правдоподобно объясняет высокую степень

подвижности жидкой воды и ее низкую вязкость. Считается, что благодаря таким свойствам вода служит одним из самых универсальных растворителей.

Во второй половине XX в. возникли две группы моделей: кластерные и клатратные. В первой группе вода представала в виде кластеров из молекул, связанных водородными связями, которые плавали в море молекул, в таких связях не участвующих. Модели второй группы рассматривали воду как непрерывную сетку (обычно в этом контексте называемую каркасом) водородных связей, которая содержит пустоты; в них размещаются молекулы, не образующие связей с молекулами каркаса. Возможно подобрать такие свойства и концентрации двух микрофаз кластерных моделей или свойства каркаса и степень заполнения его пустот клатратных моделей, которые позволят объяснить все свойства воды, в том числе и знаменитые аномалии.

Среди кластерных моделей наиболее яркой оказалась модель Г. Немети и Х. Шераги: предложенные ими картинки, изображающие кластеры связанных молекул, которые плавают в море несвязанных молекул, вошли во множество монографий. Первую модель клатратного типа в 1946 г. предложил О.Я. Самойлов: в воде сохраняется подобная гексагональному льду сетка водородных связей, полости которой частично заполнены мономерными молекулами. Л. Полинг в 1959 г. создал другой вариант, предположив, что основой структуры может служить сетка связей, присущая некоторым кристаллогидратам. В течение второй половины 1960-х и начала 1970-х годов наблюдается сближение всех этих взглядов. Появлялись варианты кластерных моделей, в которых в обеих микрофазах молекулы соединены водородными связями. Сторонники клатратных моделей стали допускать образование водородных связей между пустотными и каркасными молекулами. То есть фактически авторы этих моделей рассматривают воду как непрерывную сетку водородных связей. И речь идёт о том, насколько неоднородна эта сетка (например, по плотности).

В настоящее время научными исследованиями доказано, что особенности физических свойств воды и многочисленные короткоживущие водородные связи между соседними атомами водорода и кислорода в молекуле воды создают благоприятные возможности для образования особых структур-ассоциатов (кластеров), воспринимающих, хранящих и передающих самую различную информацию. Структурной единицей такой воды является кластер, состоящий из клатратов, природа которых обусловлена дальними кулоновскими силами. В структуре кластеров закодирована информация о взаимодействиях, имевших место с данными молекулами воды. В водных кластерах за счёт взаимодействия между ковалентными и водородными связями между атомами кислорода и атомами водорода может происходить миграция протона (H+) по эстафетному механизму, приводящие к делокализации протона в пределах кластера. Вода, состоящая из множества кластеров различных типов, образует иерархическую пространственную жидкокристаллическую структуру, которая может воспринимать и хранить огромные объемы информации.

В 1990 г. чл.-корр. АН СССР Г.А. Домрачев (Ин-т металлоорганической химии РАН) и физик Д.А. Селивановский (Ин-т прикладной физики РАН) сформулировали гипотезу о существовании механохимических реакций радикальной диссоциации воды [Домрачев, 1995]. Они исходили из того, что жидкая вода представляет собой динамически нестабильную полимерную систему и что по аналогии с механохимическими реакциями в полимерах при механических воздействиях на воду поглощенная водой энергия, необходимая для разрыва H-OH, локализуется в микромасштабной области структуры жидкой воды. Реакцию разрыва H-OH связи можно записать так:

$$(H_2O)_n(H_2O...H\text{-}|\text{-}OH)\,(H_2O)_m + E\,(H_2O)_{n+1}(H) + (OH)\,(H_2O)_m,$$

где «*E*» обозначает неспаренный электрон. Поскольку диссоциация молекул воды и реакции с участием радикалов H и OH происходит в ассоциированном состоянии жидкой воды, радикалы могут иметь громадные (десятки секунд и более) продолжительности жизни до гибели в результате реакций рекомбинации.

Таким образом, существуют достаточно убедительные свидетельства в пользу того, что в жидкой воде присутствуют весьма устойчивые полимерные структуры. В 1993 г. американский химик Кен Джордан предложил свои варианты устойчивых «квантов воды», которые состоят из 6 её молекул. Эти кластеры могут объединяться друг с другом

и со «свободными» молекулами воды за счет экспонированных на их поверхности водородных связей. Интересной особенностью этой модели является то, что из нее автоматически следует, что свободно растущие кристаллы воды, хорошо известные нам снежинки, должны обладать 6-лучевой симметрией.

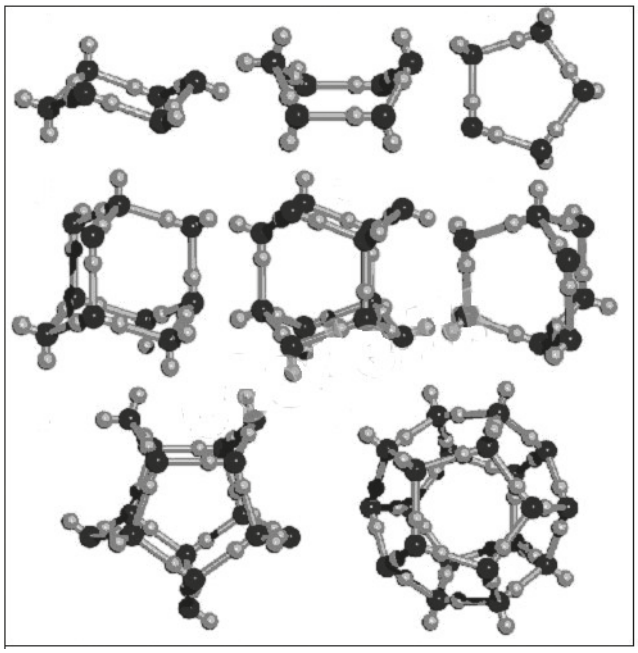

Рис. 3.2. Кластерная структура воды

В 1999 г. известный российский исследователь воды С.В. Зенин защитил в Институте медико-биологических проблем РАН докторскую диссертацию, посвященную кластерной теории, которая явилась существенным этапом в продвижении этого направления исследований, сложность которых усиливается тем, что они находятся на стыке трех наук: физики, химии и биологии. Им и его коллегами на основании данных, полученных тремя физико-химическими методами: рефрактометрии, высокоэффективной жидкостной хроматографии, и протонного магнитного резонанса в период 1994–2003 гг. была построена и доказана геометрическая модель основного стабильного структурного образования из молекул воды (структурированная вода). В 2004 г. получено изображение с помощью контрастно-фазового микроскопа этих структур (рис. 3.2).

В 2002 г. аналогичные результаты были получены в группе д-ра Хэд-Гордона из Стенфордского университета США. Используя метод рентгеноструктурного анализа с помощью сверхмощного рентгеновского источника Advanced Light Source (ALS), удалось показать, что молекулы воды способны за счет водородных связей образовывать структуры – «истинные кирпичики» воды, представляющие собой топологические цепочки и кольца из множества молекул. Другая исследовательская группа д-ра Нильссона из синхротронной лаборатории того же университета, интерпретируя полученные экспериментальные данные в виде структурных цепочек и колец, считает их довольно долгоживущими элементами структуры. Несмотря на то, что разные модели предлагают отличающиеся по своей геометрии кластеры, все они постулируют, что молекулы воды способны объединяться с образованием полимеров. Но классический полимер – это молекула, все атомы которой объединены ковалентными связями, а не водородными, которые до недавнего времени считались чисто электростатическими. Однако в 1999 г. было экспериментально показано, что водородная связь между молекулами воды во льду имеет частично (на 10 %) ковалентный характер [Isaacs, et al.,1999]. Даже частично ковалентный характер водородной связи «разрешает», по меньшей мере, 10 % молекул воды объединяться в достаточно долгоживущие полимеры (неважно, какой конкретной структуры). А если в воде есть полимеры воды, то даже слабые воздействия на абсолютно чистую воду, а тем более ее растворы, могут иметь важные последствия.

В химии полимеров хорошо известен тот факт, что под действием механических напряжений, например, звуковой обработки, растяжения, продавливания полимера через тонкие отверстия, молекулы полимеров могут «рваться». В зависимости от строения полимера, условий, в которых он находится, эти разрывы сопровождаются либо образованием новых беспорядочных связей между «обрывками» исходных молекул, либо уменьшением их молекулярной массы. Такие процессы служат, в частности, причиной старения полимеров. Так, например, молекулы ДНК, составленные из сотен тысяч и миллионов мономеров-нуклеотидов, легко распадаются на более мелкие фрагменты от простого перемешивания препарата палочкой. При этом, чем меньше фрагменты, тем более высокой плотности требуется энергия для дальнейшего дробления. Во всех случаях – и

в длинных и в коротких полимерах, разрываются химически идентичные ковалентные связи. Следовательно, если для разрыва ковалентной связи между двумя атомами в малой молекуле необходимо приложить энергию, эквивалентную энергии кванта УФ- или, по меньшей мере, видимого света, то такая же связь в полимере может разорваться при воздействии на него механических колебаний. В первом случае частота колебаний соответствует величинам порядка 1015 Гц, во втором – герцам–килогерцам. Значит, молекула полимера может выступать в роли своеобразного трансформатора энергии низкой плотности в энергию высокой плотности. Образно говоря, полимеры превращают тепло в свет. А тогда, если жидкая вода может хоть в какой-то степени рассматриваться как квази-полимер, то и в ней могут осуществляться подобные процессы.

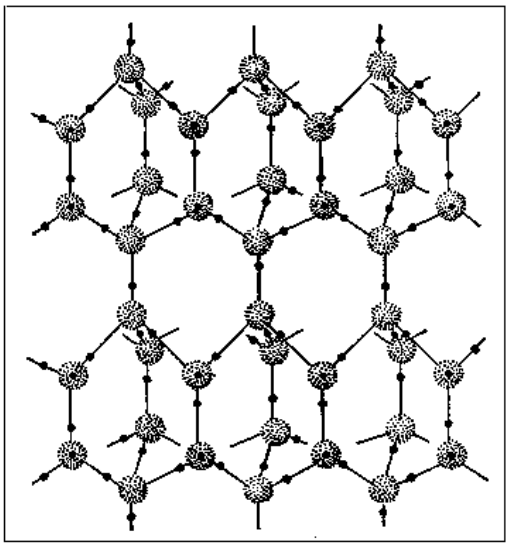

Рис. 3.3. Кристаллическая молекулярная структура льда

Модель структурированной воды определяет почти все её аномальные свойства. «Водяные кристаллы» могут иметь самую разную форму как пространственную, так и двухмерную (в виде кольцевых структур). В основе же всего лежит тетраэдр (простейшая пирамида в четыре угла). Именно такую форму имеют распределенные положительные и отрицательные заряды в молекуле воды. Группируясь, тетраэдры молекул H_2O образуют разнообразные пространственные и плоскостные структуры. И из всего многообразия структур в природе базовой, судя по всему является всего одна – гексагональная (шестигранная), когда шесть молекул воды (тетраэдров) объединяются в кольцо. Такой тип структуры характерен для льда, снега, талой воды, клеточной воды всех живых существ (рис. 3.3). Каждая молекула воды в кристаллической структуре льда участвует в 4 водородных связях, направленных к вершинам тетраэдра. В центре этого тетраэдра находится атом кислорода, в двух вершинах – по атому водорода, электроны которых задействованы в образовании ковалентной связи с кислородом.

Две оставшиеся вершины занимают пары валентных электронов кислорода, которые не участвуют в образовании внутримолекулярных связей. При взаимодействии протона одной молекулы с парой неподеленных электронов кислорода другой молекулы возникает водородная связь, менее сильная, чем связь внутримолекулярная, но достаточно могущественная, чтобы удерживать рядом соседние молекулы воды. Каждая молекула может одновременно образовывать четыре водородные связи с другими молекулами под строго определенными углами, равными 109°28’, направленные к вершинам тетраэдра, которые не позволяют при замерзании создавать плотную структуру. Когда лёд плавится, его тетрагональная структура разрушается и образуется смесь полимеров, состоящая из три-, тетра-, пента- и гексамеров воды и свободных молекул воды.

Структуры кластеров воды были найдены и теоретически, сегодняшняя вычислительная техника позволяет это сделать. Более того, именно сопоставлением экспериментально найденных и рассчитанных параметров удалось доказать, что полимеры имеют то строение, которое описано выше. В 1999 г. Станислав Зенин провёл совместно с Б. Поланауэром (сейчас в США) исследование воды в ГНИИ генетики, которые дали интереснейшие результаты. Применив современные методы анализа, как-то рефрактометрического, протонного резонанса и жидкостной хроматографии, исследователям удалось обнаружить полиассоциаты воды. Объединяясь друг с другом, кластеры могут образовывать более сложные структуры (рис. 3.4).

Согласно гипотезе С.В. Зенина, вода представляет собой иерархию правильных объемных структур «ассоциатов» (clathrates), в основе которых лежит кристаллоподобный «квант воды», состоящий из ее 57 молекул, которые взаимодействуют друг с другом за счет свободных водородных связей. При этом в итоге формируется структура,

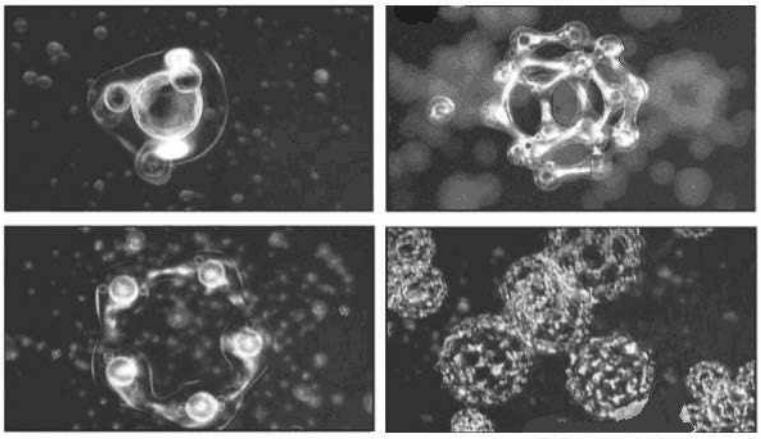

Рис. 3.4. Формирование сложных кластеров воды (компьютерное моделирование)

напоминающая тетраэдр. Тетраэдр, в свою очередь, состоит из 4 додекаэдров (правильных 12-гранников). Вода на 80 % состоит из таких элементов, 15 % – кванты-тетраэдры и около 5 % – классические молекулы H_2O. Таким образом, в воде возникают стабильные кластеры, которые несут в себе очень большую энергию и информацию крайне высокой плотности. Такая структура энергетически выгодна и разрушается с освобождением свободных молекул воды лишь при высоких концентрациях спиртов и подобных им растворителей. «Кванты воды» могут взаимодействовать друг с другом за счет свободных водородных связей, что приводит к появлению структур высшего порядка, состоящих из 912 молекул воды. Согласно модели С.В. Зенина, они практически не способны к взаимодействию за счет образования водородных связей. Этим и объясняется, например, высокая текучесть жидкости, состоящей из громадных полимеров. Таким образом, водная среда представляет собой как бы иерархически организованный жидкий кристалл.

В дистиллированной воде кластеры практически электронейтральны. Однако С.В. Зенин обнаружил, что их электропроводность можно изменить. Если помешать магнитной мешалкой, то связи между элементами кластеров будут разрушены и вода превратится в мертвое, неупорядоченное месиво. Если поместить в воду предельно малое количество другого вещества (хоть одну молекулу) – кластеры начнут «перенимать» его электромагнитные свойства. Это свойство воды уже используется на практике. При добавлении в воду атома серебра в ничтожно малой пропорции – 1 атом Ar на 1 000 000 молекул воды вся она становится бактерицидной.

Структурированное состояние воды оказалось чувствительным датчиком различных физических полей и химического воздействия. Переносчиками информации могут быть физические поля самой различной природы. Так, установлена возможность дистанционного информационного взаимодействия жидкокристаллической структуры воды с объектами различной природы при помощи электромагнитных, акустических и других полей. Воздействующим объектом может быть и человек. С.В. Зенин считает, что мозг, сам состоящий на 90 % из воды, может, тем не менее, изменять её структуру. Установлено, что вода является источником сверхслабого и слабого переменного электромагнитного излучения. Наименее хаотичное электромагнитное излучение создаёт структурированная вода. В таком случае может произойти индукция соответствующего электромагнитного поля, изменяющего структурно-информационные характеристики биологических объектов.

Модель С.В. Зенина может удовлетворительно объяснить уменьшение плотности при плавлении – упаковка додекаэдров плотнее, чем лёд. Труднее данная модель согласуется с динамическими свойствами воды – большим значением коэффициента самодиффузии, малыми временами корреляции и диэлектрической релаксации, которые измеряются пикосекундами. Следует отметить, что в настоящее время существуют и другие модели воды, описывающие её аномальные свойства. Так, профессор Мартин Чаплин из Лондонского университета (Martin Chaplin, London South Bank University) рассчитал и предположил иную структуру воды, в основе которой лежит икосаэдр (рис. 3.5).

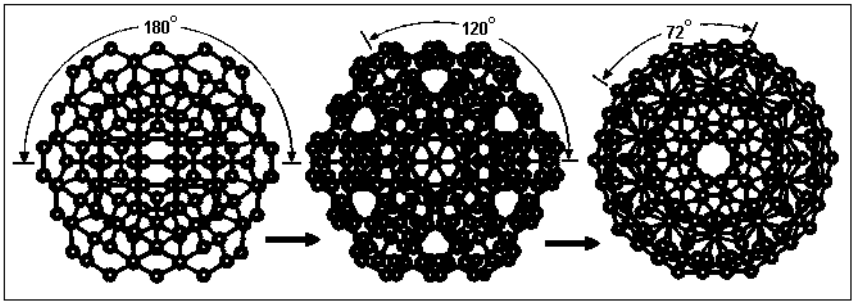

Рис 3.5. Формирование икосаэдра воды

Согласно этой модели, вода состоит из 1820 молекул воды – это в два раза больше, чем в модели С.В. Зенина. Гигантский икосаэдр в свою очередь состоит из 13 более мелких структурных элементов. Таким образом, так же как и у Зенина, структура гигантского ассоциата базируется на более мелких образованиях.

Анализируя имеющиеся на сегодняшний момент модели структуры воды, нужно чётко понимать, что все они – пока не более чем предположения, лучше всего объясняющие те или иные аномальные свойства воды. Тем не менее, в последние годы сделаны весьма значительные шаги к установлению истиной структуры и свойств самого распространенного вещества на Земле. Не подлежит сомнению большинство результатов экспериментальных работ, проделанных как в России, так и за рубежом, которые явно свидетельствуют, что вода обладает чрезвычайно сложной, иерархически организованной структурой. Обобщение полученных данных позволяет сделать следующие основные выводы.

1. Структура воды весьма изменчива и способна достаточно быстро меняться в ответ на любые внешние воздействия – механические, химические, электромагнитные, тепловые и т.д. Имеются достоверные данные об изменении структуры воды под влиянием различных акустических колебаний (музыки), эмоционального состояния человека, молитвы.

2. В зависимости от конкретного типа структуры воды находятся ее физические, химические и биологические свойства. Наиболее полезной для всех организмов и человека оказывается хорошо структурированная вода, в которой преобладают различные кластерные молекулярные образования симметричной формы. Такая вода обнаруживается в естественных водоемах и водотоках, не подвергшихся негативному антропогенному изменению, а также образуется при таянии льда.

3. Вода обладает памятью, в которой на определенное время может фиксироваться произведенное воздействие, при этом свойства воды и ее структура оказываются измененными даже после ликвидации влияющего фактора. После изменения агрегатного состояния воды ее память не сохраняется.

Таким образом, на современном этапе развития науки и техники вода представляется нам уже не в виде простого вещества из трех атомов, а как чрезвычайно сложная, изменчивая структура, способная к полимеризации и усвоению различной информации, поступающей извне. Свойства воды, включая аномальные, являются совершенно необходимыми для существования жизни на Земле.

3.3. Экологические зоны Мирового океана и внутренних водоемов

Все обитатели водной среды получили общее название *гидробионты*. Они населяют весь Мировой океан, континентальные водоёмы и подземные воды. В океане и входящих в него морях, а также в крупных внутренних водоёмах по вертикали выделяют четыре основные природные зоны, значительно различающиеся по своим экологическим особенностям (рис. 3.6). Прибрежная мелководная, заливаемая во время океанического или

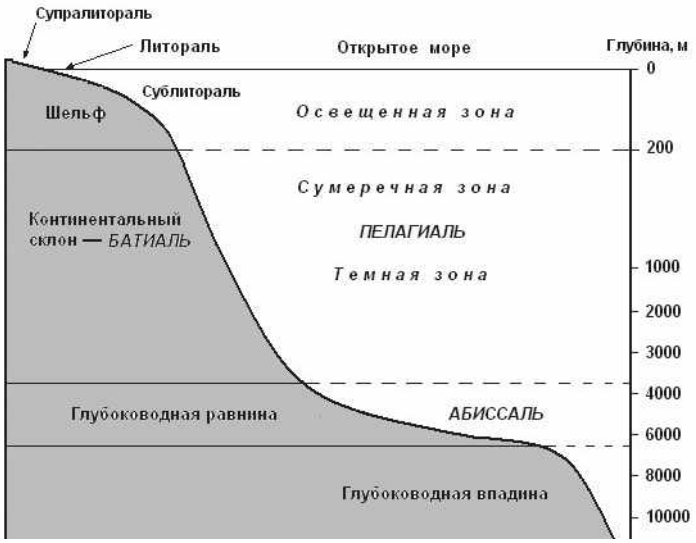

Рис. 3.6. Вертикальное подразделение экологических зон Мирового океана

морского прилива зона называется *литоралью* (рис. 3.7). Соответственно все организмы, обитающие в данной зоне, называются литоральными. Выше уровня приливов часть берега, увлажняемая брызгами прибоя, получила название *супралитораль*. Выделяется также *сублиторальная зона* – область плавного понижения суши до глубины 200 м, соответствующая континентальному шельфу. Сублиторальная зона, как правило, обладает наибольшей биологической продуктивностью по причине обилия биогенных веществ, приносимых с континента в прибрежные районы реками, хорошей прогреваемостью в летний период и высокой освещенностью, достаточной для фотосинтеза, что в совокупности обеспечивает обилие растительных и животных форм жизни. Донная зона океана, моря или крупного озера называется *бенталь*. Она простирается по материковому склону от шельфа с быстрым нарастанием глубин и давления, переходит далее в глубоководную океаническую равнину и включает глубоководные впадины и желоба. Бенталь в свою очередь подразделяется на *батиаль* – область крутого континентального склона – и *абиссаль* – область глубоководной равнины с глубинами в океане от 3 до 6 км. Здесь господствует полный мрак, температура воды в независимости от климатической зоны составляет в основном от 4 до 5 ºС, сезонные колебания отсутствуют, давление и солёность воды достигают своих наибольших значений, концентрация кислорода снижена и может появляться сероводород. Наиболее глубоководные зоны океана, соответствующие крупнейшим впадинам (от 6 до 11 км), называются *ультраабиссалью*.

Слой воды в открытом океане или море, от поверхности до максимальных глубин проникновения света в водную толщу называется *пелагиаль*, а обитающие в нём организмы называются пелагическими. Согласно проведенным экспериментам, солнечный свет в открытом океане способен проникать на глубины до 800–1000 м. Разумеется, его интенсивность на таких глубинах становится крайне низкой и совершенно недостаточна для фотосинтеза, но погруженная в эти слои водной толщи фотопластинка при экспозиции в течение 3–5 ч оказывается все же засвеченной. Самые глубоководные растения, могут быть встречены на глубинах не более 100 м. Пелагиаль также подразделяется на несколько вертикальных зон, соответствующих по глубине зонам бентали. *Эпипелагиаль* – это приповерхностный слой открытого океана или моря, удаленный от берега, в котором выражена суточная и сезонная изменчивость температуры и гидрохимических параметров. Здесь так же, как в литоральной и сублиторальной зонах, происходит фотосинтез, в процессе которого растения вырабатывают первичное органическое вещество, необходимое всем водным животным. Нижняя граница эпипелагиали определяется проникновением солнечного света на глубины, где его интенсивность и спектральный состав достаточны по своей интенсивности для фотосинтеза. Обычно предельная глубина зоны эпипелагиали не превосходит 200 м. *Батипелагиаль* – толща вод средних глубин, сумеречная зона.

Рис. 3.7. Литоральная зона побережья Двинского залива Белого моря (о. Ягры):
а) выровненный приливами пляж; *б)* сосновый низкорослый лес на прибрежных дюнах.

И, наконец, *абиссопелагиаль* – глубоководная придонная зона сплошного мрака и постоянных пониженных температур (4–6 ºС).

Океанская вода, а также вода морей и крупных озер, не однородна в горизонтальном направлении и представляет собой совокупность отдельных *водных масс*, различающихся между собой по целому ряду показателей. Среди них – температура воды, соленость, плотность, прозрачность, содержание биогенных веществ и др. Гидрохимические и гидрофизические особенности поверхностных водных масс во многом определяются зональным типом климата в области их формирования. Как правило, с конкретными абиотическими свойствами водной массы связан определенный видовой состав обитающих в ней гидробионтов. Поэтому возможно рассматривать крупные устойчивые водные массы Мирового океана в качестве обособленных экологических зон.

Значительный объем водных масс всех океанов и водных объектов суши находится в постоянном движении. Перемещения водных масс вызываются в основном внешними и земными гравитационными силами и ветровыми воздействиями. К внешним гравитационным силам, вызывающим движение воды, принадлежит притяжение Луны и Солнца, формирующее чередование приливов и отливов во всей гидросфере, а также в атмосфере и литосфере. Силы земного тяготения вызывают течение рек, т. е. перемещение в них воды с высоких отметок уровня на более низкие, а также перемещения водных масс с неодинаковой плотностью в морях и озерах. Ветровые воздействия приводят к перемещению поверхностных вод и создают компенсационные течения. Кроме того, сами организмы оказываются способны к заметному перемешиванию воды в процессе движения в ней и при питании путем фильтрации. Например, один крупный пресноводный двустворчатый моллюск перловица (*Unionidae*) способен за сутки профильтровать до 200 л воды, формируя при этом вполне упорядоченный поток жидкости.

Движение воды осуществляется главным образом в виде течений. Течения бывают горизонтальные, поверхностные и глубинные. Возникновение течения обычно сопровождается образованием противоположно направленного компенсационного потока воды. Основные поверхностные горизонтальные течения Мирового океана – это северное и южное *пассатные* течения (рис. 3.8), направленные с востока на запад параллельно экватору, и движущееся между ними в обратном направлении *межпассатное* течение. Каждое пассатное течение делится на западе на 2 ветви: одна переходит в межпассатное течение, другая отклоняется в направлении более высоких широт, формируя теплые течения. По направлению из высоких широт водные массы перемещаются в низкие, образуя холодные течения. Вокруг Антарктиды формируется самое мощное течение в Мировом океане. Его скорость в некоторых районах превосходит 1 м/с. Антарктическое течение несет свои холодные воды с запада на восток, но его отрог проникает довольно далеко к северу вдоль западного побережья Южной Америки, создавая холодное Перуанское течение. Теплое течение Гольфстрим, второе по мощности среди океанических течений,

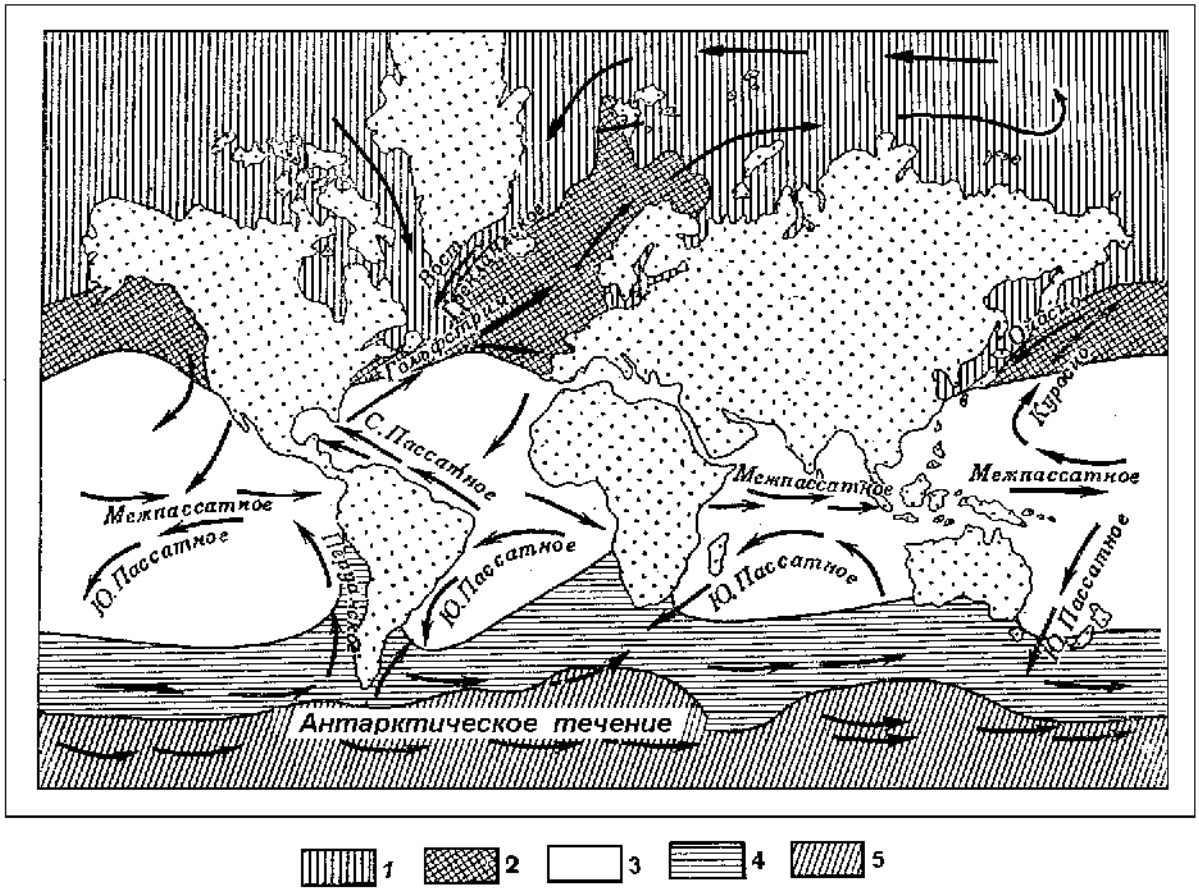

Рис. 3.8. Схема поверхностных океанских течений и границы широтных зон в Мировом океане [по Константинову, 1986]. Зоны: *1* – арктическая, *2* – бореальная, *3* – тропическая, *4* – нотальная, *5* – антарктическая

рождаясь в теплых тропических водах Мексиканского залива и Саргассова моря, в дальнейшем одну из своих струй направляет в сторону северо-восточной Европы, принося тепло в бореальную зону. Кроме поверхностных горизонтальных течений, в Мировом океане имеются и глубинные. Основная масса глубинных вод формируется в полярных и субполярных областях и, опускаясь здесь ко дну, движется в направлении тропических широт. Скорость глубинных течений значительно ниже, чем поверхностных, но тем не менее она вполне заметна – от 10 до 20 см/с, что обеспечивает глобальную циркуляцию всей толщи вод океанов. Жизнь организмов, не способных к активным перемещениям в толще вод, часто, оказывается полностью зависимой от характера течений и свойств соответствующих водных масс. Жизненный цикл многих мелких ракообразных, обитающих в толще воды, а также медуз и гребневиков, может почти полностью протекать в условиях определенного течения.

Вообще же, на гидробионтов перемещение масс воды оказывает прямое и косвенное воздействие. Прямое воздействие заключается в переносе пелагических организмов в горизонтальном направлении, перемещении их по вертикали, а также в вымывании донных организмов и сносе их вниз по течению (особенно в реках и ручьях). Косвенное влияние движущейся воды на гидробионтов может выражаться в приносе пищи и дополнительного количества растворенного кислорода, выносе из местообитания нежелательных продуктов метаболизма. Кроме того, течения способствуют сглаживанию зональных градиентов значений температуры, солености воды, содержания биогенных веществ как в региональном, так и в глобальных масштабах, обеспечивая стабильность параметров среды обитания. Волнения на поверхности водных объектов приводят к усилению газообмена между атмосферой и гидросферой, способствуя тем самым повышению концентрации кислорода в приповерхностном слое. Волны осуществляют также процесс перемешивания водных масс и выравнивания их гидрохимических параметров, способствуют

разбавлению и растворению различных токсикантов, попавших на поверхность воды, например нефтепродуктов. Особенно велика роль волн вблизи побережий, где прибой перетирает грунт, перемещает его как по вертикали, так и по горизонтали, уносит грунт и ил с одних мест и откладывает их в других. Сила прибоя в период штормов бывает чрезвычайно велика (до 4–5 т на м^2), что может оказывать губительное воздействие на сообщества гидробионтов морского дна прибрежной зоны. Вблизи скалистых берегов вода в виде брызг в полосе прибоя во время крупного шторма может взлетать вверх до 100 м! Поэтому подводная жизнь в таких районах часто бывает обеднена.

Восприятию различных форм движения воды гидробионтам помогают специальные рецепторы. Рыбы оценивают скорость и направление водного потока с помощью органов боковой линии. Ракообразные – особыми антеннами, моллюски – рецепторами в выростах мантии. Многие виды имеют виброрецепторы, воспринимающие колебания воды. Они обнаружены у гребневиков в эпителии, у раков в виде особых вееровидных органов. Водные личинки насекомых воспринимают вибрацию воды различными волосками и щетинками. Таким образом, большинство водных организмов эволюционно сформировали весьма эффективные органы, позволяющие им ориентироваться и развиваться в условиях актуальных для них типов движения водной среды.

В качестве самостоятельных экологических зон Мирового океана и крупных водоемов суши можно также рассматривать районы регулярного поднятия придонных водных масс к поверхности – *апвеллинги*, что сопровождается резким возрастанием количества биогенных элементов (C, Si, N, P и др.) в поверхностном слое, что весьма положительно сказывается на биопродуктивности водной экосистемы.

Известно несколько крупных зон апвеллингов, являющихся одними из главных районов мирового рыбного промысла. Среди них – Перуанский апвеллинг вдоль западного побережья Южной Америки, Канарский апвеллинг, Западно-Африканский (Гвинейский залив), район, расположенный к востоку от о. Ньюфаундленд у атлантического побережья Канады, и др. Меньшие по пространственным и временным масштабам апвеллинги периодически формируются на акваториях большинства окраинных и внутренних морей. Причиной формирования апвеллинга является устойчивый ветер, например пассат, дующий со стороны континента по направлению к океану под углом, отличным от 90º. Формируемое поверхностное ветровое (дрейфовое) течение по мере движения от берега за счет влияния силы вращения Земли постепенно поворачивает вправо в Северном полушарии и влево в Южном. При этом на определенном расстоянии от берега происходит заглубление сформировавшегося водного потока, и за счет компенсационного течения в поверхностные слои поступает вода из глубинных и придонных горизонтов. Явление апвеллинга всегда сопровождается существенным снижением поверхностной температуры воды.

Весьма динамичными экологическими зонами Мирового океана являются районы *фронтального раздела* нескольких разнородных водных масс. Наиболее выраженные фронты со значительными градиентами параметров морской среды наблюдаются при встрече теплых и холодных течений, например теплого Северо-Атлантического течения и холодных водных потоков с Северного Ледовитого океана. В районах фронтального раздела могут создаваться условия повышенной биопродуктивности и часто возрастает видовое разнообразие гидробионтов по причине формирования уникального биоценоза, состоящего из представителей различных фаунистических комплексов (водных масс).

Особыми экологическими зонами являются также районы *глубоководных оазисов*. Прошло всего около 30 лет с того момента, когда мир был просто потрясен открытием, сделанным франко-американской экспедицией. В 320 км к северо-востоку от Галапагосских островов на глубине 2600 м были обнаружены неожиданные для вечного мрака и холода, царящих на таких глубинах, «оазисы жизни», населенные множеством двухстворчатых моллюсков, креветок и удивительными червеобразными существами – вестиментиферами. Сейчас подобные сообщества обнаружены во всех океанах на глубинах от 400 до 7000 м в районах выхода магматического вещества на поверхность глубоководного ложа океанов. Около ста из них найдены в Тихом океане, 8 – в Атлантическом, 1 – в Индийском; 20 – в Красном море, несколько – в Средиземном море [Рона, 1986;

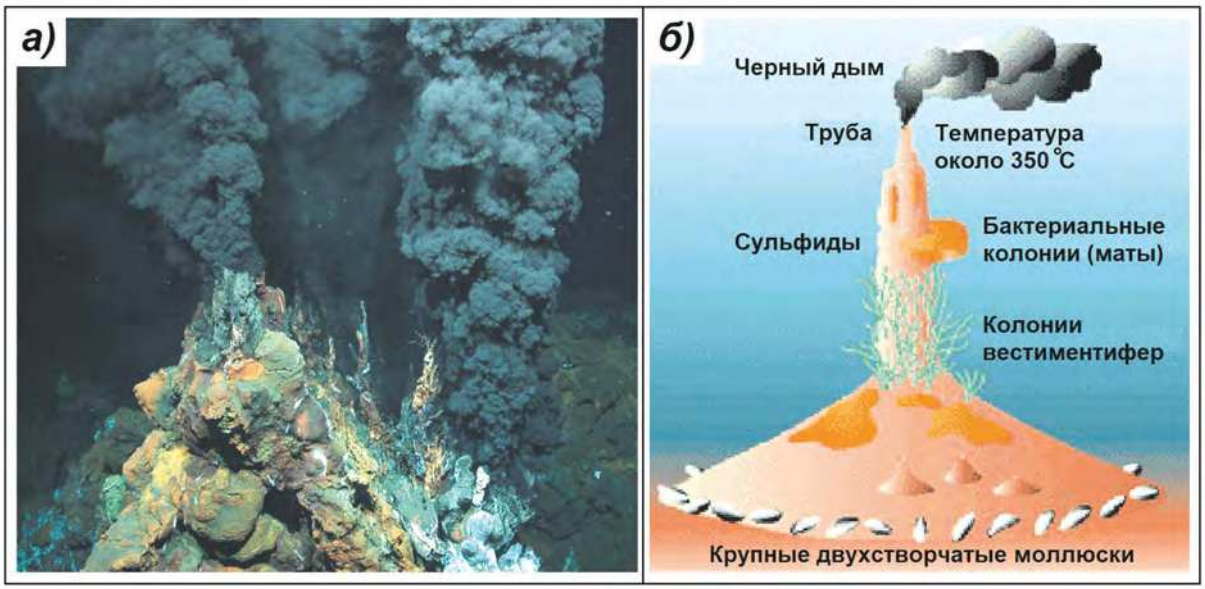

Рис. 3.9. Глубоководный оазис – гидротермальный источник: *а*) общий вид; *б*) схема строения

Богданов, 1997]. Гидротермальная экосистема – единственная в своем роде, она обязана своим существованием процессам планетарного масштаба, происходящим в недрах Земли. Гидротермальные источники, как правило, формируются в зонах медленного (от 1–2 до 10 см в год) раздвижения огромных блоков земной коры (литосферных плит), перемещающихся во внешнем слое полужидкой оболочки ядра Земли – мантии. Здесь раскаленное вещество оболочки (магма) изливается наружу, образуя молодую кору в виде срединно-океанических горных хребтов, общая протяженность которых составляет более 70 тыс. км. По трещинам молодой коры океанские воды проникают в недра, насыщаются там минеральными веществами, разогреваются и снова возвращаются в океан через гидротермальные источники. Эти источники похожей на дым темной горячей воды и называют «черными курильщиками» (рис. 3.9), а более холодные источники белесоватой воды – «белыми курильщиками». Источники представляют собой излияния теплой (до 30–40 °С) или горячей (до 370–400 ºС) воды, так называемого флюида, перенасыщенного соединениями серы, железа, марганца, ряда других химических элементов и мириадами бактерий. Вода вблизи вулканов почти пресная и насыщена сероводородом. Напор изливающейся лавы так силен, что облака колоний бактерий, окисляющих сероводород, поднимаются на десятки метров над дном, создавая впечатление подводной метели.

За все время изучения необычайно богатой гидротермальной фауны было обнаружено более 450 видов животных. Причем 97 % из них оказались новыми для науки. По мере открытия новых источников и изучения уже известных постоянно обнаруживаются все новые и новые виды организмов. Биомасса живых существ, обитающих в зоне гидротермальных источников, достигает 52 кг и более на квадратный метр, или 520 т в пересчете на гектар. Это в 10–100 тыс. раз превышает биомассу на примыкающем к срединно-океаническим хребтам океаническом ложе.

Научное значение исследований гидротермальных источников еще предстоит оценить. Открытие биологических сообществ, обитающих в зонах гидротермальных источников, показало, что Солнце не единственный источник энергии для жизни на Земле. Конечно, основная масса органического вещества на нашей планете создается из углекислого газа и воды в сложнейших реакциях фотосинтеза только благодаря энергии солнечного света, поглощаемой хлорофиллом наземных и водных растений. Но оказывается, в гидротермальных районах возможен синтез органического вещества, основанный только на энергии химических связей. Ее высвобождают десятки видов бактерий, окисляя поднимаемые источниками из глубин Земли соединения железа и других металлов, серы, марганца, сероводорода и метана. Высвобождаемая энергия идет на поддержание сложнейших реакций хемосинтеза, в процессе которых из сероводорода или метана и

углекислого газа синтезируется бактериальная первичная продукция. Эта жизнь существует только благодаря химической, а не солнечной энергии, в связи с чем она получила название *хемобиос*. Роль хемобиоса в жизни Мирового океана исследована еще недостаточно, но уже очевидно, что она весьма значительна.

В настоящее время для гидротермальных систем установлены многие важные параметры их жизнедеятельности и развития. Известна специфика их развития в зависимости от тектонических условий и позиций, местоположение в осевой зоне или в бортах рифтовых долин, непосредственная связь с железистым магматизмом. Обнаружена цикличность гидротермальной активности и пассивности, составляющая соответственно 3–5 тыс. и 8–10 тыс. лет. Установлена зональность рудных построек и полей в зависимости от температуры гидротермальной системы. Гидротермальные растворы отличаются от морской воды пониженным содержанием Mg, SO_4, U, Mo, повышенными – K, Ca, Si, Li, Rb, Cs, Be.

Гидротермальные области совсем недавно были обнаружены также и за полярным кругом. Данная область находится на 73º севернее Центрально-Атлантического горного хребта, между Гренландией и Норвегией. Это гидротермальное поле расположено более чем на 220 км ближе к северному полюсу, чем все ранее найденные «курильщики». Обнаруженные источники выбрасывают высоко минерализированную воду температурой около 300 ºС. Она содержит соли сероводородной кислоты – сульфиды. Смешение горячей воды источника с окружающей ее ледяной водой приводит к быстрому затвердению сульфидов и их последующему осаждению. Ученые считают, что накопленные вокруг источника массивные залежи сульфидов – одни из самых крупных в ложе мирового океана. Судя по их количеству, курильщики активны здесь уже много тысяч лет. Пространство вокруг вырывающихся фонтанов кипятка покрыто белыми матами из бактерий, процветающих на отложениях минералов. Также ученые обнаружили здесь множество других разнообразных микроорганизмов и прочих живых существ. Предварительные наблюдения позволили сделать вывод – экосистема вокруг арктических гидротерм представляет собой уникальное образование, значительно отличающееся от экосистем близ других «черных курильщиков».

«Черные курильщики» представляют собой очень интересный природный феномен. Они вносят существенный вклад в общий тепловой поток Земли, извлекают на поверхность океанического дна огромное количество минералов. Считается, например, что месторождения медноколчеданных руд на Урале, Кипре и Ньюфаундленде образованы древними курильщиками. Вокруг источников также возникают особые экосистемы, в которых, по мнению ряда ученых, могла зародиться первая жизнь на нашей планете.

Наконец, к числу самостоятельных экологических зон Мирового океана можно отнести районы устьев впадающих рек и их широких эстуариев. Пресная речная вода, изливаясь в океаническую или морскую акваторию, приводит к ее опреснению в большей или в меньшей степени. Помимо этого воды рек в нижнем течении обычно несут значительное количество растворенного и взвешенного органического вещества, обогащая им прибрежную зону океанов и морей. Поэтому вблизи устьев крупных рек возникают районы повышенной биопродуктивности и могут на относительно небольшом участке встречаться типичные континентальные пресноводные организмы, солоновато-водные и типично морские. Крупнейшая река мира – Амазонка – ежегодно выносит в Атлантический океан около 1 млрд т органического ила. А со стоком р. Миссисипи в Мексиканский залив каждый год поступает около 300 млн т ила, что создает в этом районе, на фоне круглогодично высокой температуры воды, весьма благоприятные биопродукционные условия. В некоторых случаях от стока одной или всего лишь нескольких рек могут зависеть многие параметры среды во всем море. Например, соленость всего Азовского моря находится в очень тесной зависимости от динамики стока рек Дон и Кубань. При возрастании пресного стока состав биоценозов Азова достаточно быстро меняется, в нем получают большее распространение пресноводные и солоновато-водные организмы, способные жить и размножаться при солености от 2 до 7 г/л. Если сток рек, в особенности Дона, понижен, то создаются предпосылки для более интенсивного проникновения соленых

водных масс из Черного моря, соленость в Азовском море при этом возрастает (в среднем до 5–10 г/л) и состав фауны и флоры трансформируется в преимущественно морской.

В целом, высокая биопродуктивность, в том числе рыбопромысловая, большинства внутренних морей Европы, таких как Балтийское, Азовское, Черное и Каспийское, определяется главным образом поступлением больших количеств органических веществ со стоком многочисленных впадающих рек.

3.4. Основные абиотические факторы водной среды

Вода как среда обитания обладает рядом характерных свойств, влияющих на поведение и распространение гидробионтов. *Оптимальными* называются такие значения факторов среды, при которых организм с наименьшими энергетическими затратами сохраняет свойственный для него тип обмена веществ. Но оптимальные значения какого-либо фактора применительно к отдельным функциям организма неодинаковы, в силу этого оптимум в отношении организма в целом – явление комплексное. Поэтому оптимальные условия возникают тогда, когда совокупный эффект проявления всех функций жизнедеятельности позволяет организму в наибольшей степени реализовать свои возможности роста и развития. Кроме того, наилучшая величина фактора для каждого организма не является постоянной на протяжении его жизни. В зависимости от конкретного возраста требования к параметрам среды обитания могут быть весьма различными. Молодые особи рыб и ракообразных обычно демонстрируют более узкие зоны толерантности, чем их старшие возрастные группы.

Не все экологические факторы абиотической водной среды обладают одинаковой степенью влияния на жизнедеятельность гидробионтов. Факторы обычно подразделяют на *главные* и *второстепенные*. К главным факторам принадлежат физические, химические свойства воды и грунта. При этом отдельные факторы водной среды в природных условиях воздействуют не изолировано, а совместно. Возникает явление синергизма, уже рассмотренное в целом во второй главе. Приведем дополнительные примеры. Оптимум освещенности для организмов может сильно меняться при различных температурных условиях в зависимости от концентрации кислорода, активной реакции среды (*pH*) и ее окислительно-восстановительного потенциала (Eh). Достаточно высокая концентрация кальция в воде в ряде случаев способна ослабить летальное воздействие высоких концентраций ионов калия. В лабораторных условиях многие морские обитатели ведут себя совсем не так, как это свойственно для них в естественной природной среде. Например, азовская дрейссена полиморфа (*Dreissena polymorpha*) в опыте хорошо переносила изменения солености воды от 0 до 50 г/л, но в море встречается только в воде с соленостью не более 20 г/л. Моллюск портландия (*Portlandia arctica*) в морях Северного Ледовитого океана обнаруживается почти исключительно в районах с температурой воды не более 2 ºС. Однако в лаборатории без всякого ущерба содержалась при температуре от 7 до 8 ºС. Расхождения в толерантности, которые демонстрируют организмы, находящиеся в лабораторных условиях и в море, объясняются невозможностью учета в опыте всех воздействующих природных факторов и учета их синергизма. Таким образом, в экологических исследованиях водных экосистем необходимо по возможно оценивать влияние на организмы как можно большего количества факторов, выявляя степень их значимости и различные эффекты синергизма. Рассмотрим специфику проявления главных для большинства гидробионтов факторов среды.

3.4.1. Плотность воды

Плотность воды – экологический фактор, определяющий условия перемещения организмов и давление на различных горизонтах. Для дистиллированной воды плотность при 4 ºС составляет 1 г/см^3, что в 800 раз больше плотности воздуха. Плотность же вод

открытого океана, за счет присутствия 35 г растворенных минеральных солей в литре, несколько больше и составляет 1,035 г/см^3. В некоторых районах внутренних морей и озер, находящихся в жарком климате, при интенсивном испарении могут формироваться водные растворы солей особо высоких концентраций, что приводит к образованию воды с повышенной плотностью. Например, Мертвое море в Израиле представляет собой довольно обширное озеро, где в каждом литре воды растворено до 200 г солей. Плотность воды при этом так высока, что человек может лежать на ней без всяких усилий. Некоторые подземные воды с повышенным содержанием растворенных минеральных солей (рассолы) имеют исключительно высокую плотность, доходящую до 1,35 г/см^3. Давление воды возрастает в среднем на 1×10^5 Па (1 атм) при погружении на каждые 10,3 м в пресной воде и на каждые 9,986 м в морской при температуре 4 ºС, т. е. также находится в прямой зависимости от ее солености. По причине наличия выраженного градиента давления в большинстве водоёмов обитатели водной среды в целом способны выдерживать более значительные его колебания, чем жители суши. Отдельные виды, распространённые как в литоральной, так и в батиальной зонах, способны обитать при давлении от 5 до сотен атмосфер (голотурии рода *Elpidia*, черви *Priapulus caudatus* и др.). Такие организмы называются *эврибатными* (от лат. *bathus* – глубина). В лабораторных условиях прибрежные крабы *Pachygrapsus crassipes* без вреда для себя были способны выносить погружение на глубины до 900 м, а моллюски *Mytilus edulis*, встречающиеся в мелководном Балтийском море, демонстрировали нормальную жизнедеятельность и на глубинах свыше 2 км. Через 5–6 ч после снятия давления в 1000 атм. возвращались к нормальной жизни актинии, через 10–12 ч – морские звезды. При продолжительном очень высоком давлении актинии и иглокожие погибают, что связано предположительно с необратимыми изменениями в структуре протоплазмы клеток и сдвигом равновесия золь ↔ гель в сторону повышения вязкости. Но некоторые бактерии, например кишечная палочка (*Escherichia coli*), способны выдерживать длительное время гидростатическое давление до 1000 атм, соответствующее погружению более чем на 10 км.

Эврибатность, как возможность жить при различном внешнем давлении, проявляется также и среди обитателей пресноводных водоемов. Например, простейшие – инфузории-туфельки и жуки плавунцы, в опыте выдерживали давление воды до 600 атм. Широко распространенные в поверхностных водах большинства озер и рек низшие ракообразные – циклопы (*Cyclopoida*), начинают проявлять признаки угнетения жизнедеятельности только после повышения давления до 100 атм. Однако большинство гидробионтов способны обитать только в условиях мало меняющегося давления на определённых зонах глубин и являются *стенобатными*. Стенобатность чаще всего характерна для обитателей мелководья и глубоководных слоев. Исключительно на литорали можно встретить кольчатого морского червя пескожила (*Arenicola*), моллюсков блюдечек (*Patella*). В то же время определено не менее 500 видов рыб, обитающих только на очень больших глубинах, от 4 до 5 км, в условиях давления воды 400–500 атм. Там же распространены некоторые виды морских звезд, головоногих моллюсков и ракообразных, погонофоры. У типично придонных животных исчезает или слабо развит скелет, увеличиваются размеры тела, обычна редукция зрения, развитие осязательных органов.

Органами восприятия гидростатического давления у гидробионтов служат различные газовые камеры (плавательные пузыри рыб, газовые включения в цитоплазме простейших, воздухоносные полости в тканях некоторых медуз, в раковинах брюхоногих и головоногих моллюсков). Колебание давления газа в камерах, воспринимаемое различными рецепторами, используется организмами как индикатор степени погружения. Многие морские рыбы и ракообразные способны реагировать на изменения давления всего в 0,01 атм.

3.4.2. Вязкость воды

Под вязкостью понимается свойство тел оказывать сопротивление сдвигу их слоев относительно друг друга. Это сопротивление, возникающее при относительном движении

двух соприкасающихся слоев, пропорционально их площади и градиенту скорости вдоль оси, перпендикулярной к направлению движения. Единицей вязкости является *пуаз* (пз). Пуаз – это такая вязкость, при которой градиент скорости, равный 1 см/с на 1 см расстояния между слоями жидкости, приводит к возникновению силы внутреннего трения в 1 дину (10^{-5} ньютонов) на 1 $см^2$ поверхности касания слоев. Как правило, вязкость обозначается в сотых долях пуаза – *сантипуазах*. Относительно других жидкостей для воды характерна относительно малая вязкость. Например, для воды с температурой 10 ºС вязкость составляет 1,31 спз, в то время как для глицерина 3950 спз. Малая вязкость воды облегчает организмам процесс плавания, поскольку для преодоления внутреннего трения приводимых в движение слоев воды затрачиваются относительно небольшие усилия. Вязкость воды находится в значительной зависимости от температуры воды: при повышении температуры ее значения снижаются. Так, при 20 ºС вязкость составляет 1,1 спз, а при 30 ºС – уже 0,87 спз. С возрастанием солености вязкость воды несколько увеличивается.

От величины вязкости воды зависит возможность активного передвижения в ней. У живущих в толще воды и активно плавающих животных тело имеет обтекаемую форму и смазано слизью, уменьшающей трение при передвижении. Способы передвижения гидробионтов различны: изгибание тела, с помощью жгутиков, ресничек, реактивный способ передвижения (головоногие моллюски). Дельфины, которые, как мы уже отмечали, являются одними из лучших пловцов, кроме оптимальной формы тела и мощных плавников, обладают еще одной адаптацией к высокой скорости передвижения – вдоль туловища расположены чуть заметные линии в виде небольших борозд. Возникающие вокруг тела плывущего дельфина турбулентные вихри воды значительно уменьшаются при истечении через продольные борозды, тем самым трение существенно снижается и скорость возрастает. Существенное влияние оказывает вязкость воды на скорость погружения организмов. При отсутствии трения малоподвижные организмы лишались бы способности обитать в толще воды, а активным пловцам приходилось бы тратить слишком много энергии, чтобы избежать опускания на дно. Вязкость воды облегчает организмам пассивное парение и плавание в ее толще. Поэтому у многих гидробионтов выработались специальные адаптации, направленные на увеличение сил трения с водой, особенно в летнее время, когда ее вязкость по причине высоких значений температуры воды снижается. Пассивно плавающие животные имеют увеличенную удельную поверхность тела за счет выростов, шипов, придатков; тело уплощается, происходит редукция скелетных органов. У водных растений очень слабо развиты или вовсе отсутствуют механические ткани – для них опорой является сама вода. Многим свойственна плавучесть за счет воздухоносных межклеточных полостей.

3.4.3. Температура воды

Температура – важнейший экологический фактор. Именно от температуры находятся в прямой тесной зависимости интенсивность обмена веществ водных и наземных организмов, скорость их питания, роста и созревания. Температурный режим водоёмов более устойчив по сравнению с изменениями температуры на поверхности суши, что связано с физическими свойствами воды, и прежде всего с её высокой удельной теплоёмкостью, благодаря которой нагревание воды и её охлаждение происходят значительно медленнее по сравнению с воздушной средой. Крупные водоемы существенно выравнивают ход температур в атмосфере прибрежных районов. При отсутствии ледового покрова, моря в холодное время года оказывают отепляющее действие на прилегающие территории суши, а летом – охлаждающее и увлажняющее. Кроме того, испарение воды с поверхности водоёмов, при котором затрачивается около 2260 Дж/г, препятствует перегреванию их верхних слоёв в летний период, а образование льда, при котором выделяется теплота плавления около 333 Дж/г, замедляет охлаждение водных акваторий зимой. Годовые колебания температуры воды в поверхностном слое тропических морей составляют

не более 5–7 °С, в умеренных регионах достигают 15–20 ºС, а в большинстве полярных морей не превышают 5 °С. Однако в континентальных мелководных водоёмах, расположенных в зоне умеренного климата, амплитуда годовых колебаний температуры может превышать 25 °С.

В настоящее время установлены следующие важнейшие принципиальные особенности поступления солнечного теплового излучения (радиации) на поверхность Мирового океана:

1) поступающее за год количество радиации резко убывает с широтой, причем наиболее быстро в зоне между 30 и 70° широты;

2) суточные суммы радиации на всех широтах изменяются с периодом, равным году;

3) в летнее полугодие наибольшее количество радиации поступает в район близ тропика;

4) изменения радиации в направлениях меридианов невелики, максимальные изменения имеют место в зоне между 40° и 70° широты и между экватором и параллелью 10°;

5) в зимнее полугодие максимальное количество радиации поступает в район экватора.

Почти вся радиация, приходящая на поверхность Мирового океана, поглощается его верхним слоем. При солнечной погоде в зависимости от мутности воды слой толщиной 2 м поглощает от 61 до 71 % всей солнечной радиации, проникшей в океан; толщиной 5 м – от 69 до 89 %; 10 м – от 73 до 98 %; 20 м – от 80 до 100 %.

Получаемое солнечной радиацией тепло расходуется на испарение воды и теплоотдачу в атмосферу, а также проникает из поверхностного слоя на большие глубины за счет теплопроводности и вертикального перемешивания (конвекции).

В соответствии с широтным распределением количества получаемого от Солнца тепла распределение температуры на поверхности Мирового океана подчинено общей зональной закономерности (табл. 3.1).

Табл. 3.1. Среднегодовая температура воды на поверхности различных широтных зон Мирового океана

Широты северные	Средняя температура, °С	Широты южные	Средняя температура, °С
80–70°	–0,6	0–10°	26,7
70–60°	2,9	10–20°	25,2
60–50°	6,1	20–30°	22,1
50–40°	11,2	30–40°	17,1
40–30°	19,1	40–50°	9,8
30–20°	23,6	50–60°	3,1
20–10°	26,4	60–70°	3,1
10–0°	27,3	70–80°	–0,5

На картах линий, соединяющих значения одинаковой температуры воды (изотерм) на поверхности Мирового океана, обращают на себя внимание следующие три фактора, определяющие особенности термического состояния океана: различие в температуре между западной и восточной частями океанов в низких и средних широтах; различие между атлантическо-индийской и тихоокеанской частями антарктического водного кольца; необычайно высокие поверхностные температуры в северной части Атлантического океана. Каждое из этих явлений объясняется переносом тепла морскими течениями при одновременном нарушении чисто зональной циркуляции вод континентами. Первый факт объясняется развитием в океанах субтропического антициклонального движения вод, которое в восточных частях переносит прохладную воду средних широт к экватору, а в западных частях – теплую воду низких широт к полюсу. Эти контрасты между восточными и западными сторонами океанов усиливаются холодной водой, поднимающейся с глубин на восточных сторонах океанов (апвеллинг). Второе явление объясняется эксцентрическим положением антарктического континента по отношению к Южному полюсу. Центр тяжести континентальных масс находится в Восточной Антарктиде, берега которой проходят примерно на 66° ю.ш., в то время как граница Западной Антарктики в Тихом океане, кроме Земли Грейама, располагается приблизительно на 73° ю.ш. Так

как в Антарктическом течении изотермы располагаются главным образом параллельно границам Антарктиды, тихоокеанские широты неизменно должны оказаться более теплыми по сравнению с атлантико-индийскими. Третье явление объясняется переносом тепла ответвлением Гольфстрима – Северо-Атлантическим течением. Сам Гольфстрим переносит на север не только теплую тропико-субтропическую воду северной части Атлантического океана, но также одновременно и тропическую воду его южной части. Вследствие такой отдачи тепла в северную часть Атлантического океана южная часть Атлантики является вообще аномально холодной. Наибольшая температура (28–30 °С и более) отмечается в приэкваториальных широтах. При этом термический экватор – линия максимальной температуры – в западных частях океанов проходит южнее экватора, а в восточных переходит в северные приэкваториальные широты примерно до 3–6° с.ш. Наименьшая температура отмечается в высоких приполярных широтах, где она практически постоянно имеет отрицательное значение.

В целом, для высоких северных широт Тихого и Атлантического океанов весьма характерны достаточно резкие температурные различия, обусловленные проникновением далеко на север теплых вод, поставляемых Гольфстримом и Куросио. Здесь непосредственно граничат два вида вод различного происхождения: теплое течение Ирмингера и холодное Восточно-Гренландское в Атлантике, теплое Куросио и холодное Ойясио в Тихом океане. Аналогичные температурные различия наблюдаются также в южных областях Тихого, Атлантического и Индийского океанов, где в антарктической зоне контактируют холодные субполярные воды, с одной стороны, и теплая субтропическая вода – с другой.

В открытых районах океанов и морей выраженные суточные колебания температуры наблюдаются до глубин в 40–50 м, примерно до 400 м распространяются сезонные колебания. Придонные горизонты морей и глубоководных внутренних водоёмов, характеризуются наиболее стабильным термическим режимом. Здесь, как правило, вне зависимости от сезона года и климатического пояса, температура воды находится на уровне, соответствующем её максимальной плотности – около 4 °С. Средняя годовая температура в поверхностных экваториальных водах может составлять около 26 °С, а в полярных около 0 °С, причём в зимний период температура воды может опускаться до минус 1,5–2,0 °С, не превращаясь при этом в лёд по причине своей высокой солёности (32–34 ‰).

Вода имеет относительно низкую теплопроводность, что приводит к ограничению распространения температурных изменений возникших на одном участке, в другие зоны водоема. Поэтому возникает слоистость, или *температурная стратификация*, которая, например, предупреждает прогревание до дна даже относительно мелких водоемов в жаркое время года. Формированию температурной стратификации способствует также свойство воды уменьшать свою плотность с понижением температуры от 4 до 0 ºС. В зимний период подледные холодные воды не погружаются вглубь, а находятся на поверхности более теплых. Летом же прогретые воды не опускаются ко дну, где находятся более холодные и потому более плотные воды. Таким образом, некоторые аномальные свойства воды приводят к значительному выравниванию температурных градиентов. Иллюстрацией описанных закономерностей служит рис. 3.10, на котором показан характер изменчивости температуры воды по вертикали от поверхности до глубины в 2000 м в тропической зоне Атлантического океана по измерениям 1991 г. летом и зимой. Заметно, что от поверхности до глубин около 100 м значения температуры меняются в наименьшей степени. Это достигается интенсивным волновым перемешиванием, особенно в зимний период года. Глубже температура начинает убывать быстрее, причем на глубинах от 400 до 500 м летние и зимние значения температур практически совпадают. Это максимальная глубина проникновения сезонных колебаний температуры воды в открытой части океана.

Глубинные градиенты изменчивости температур во внутренних водоемах и в заливах внутренних морей Европы более выражены, особенно в летний период. Например в июле температура поверхностной воды в восточной части Финского залива Балтийского моря может достигать 24–26 ºС, но на глубинах около 15 м опускается уже до 4–6 ºС.

Весной и осенью в мелководных северных морях, таких как Баренцево, Белое и Балтийское, а также в южных частично замерзающих морях, таких как Азовское и Каспийское, начинается процесс интенсивного вертикального перемешивания, и в эти сезоны температура во всем водоеме становится почти однородной, т. е. наступает *гомотермия*. Летом и зимой в результате резкого усиления прогревания или охлаждения верхних слоев перемешивание воды прекращается. Это явление называется температурной дихотомией, а период временного застоя – стагнацией (летней или зимней). Как видно из рис. 3.10, летом более легкие теплые слои остаются на поверхности, располагаясь над тяжелыми холодными. Зимой, наоборот, в придонном слое более теплая вода, так как непосредственно подо льдом температура поверхностных вод меньше +4 °С, и они в силу физико-химических свойств воды становятся более легкими, чем вода с температурой выше +4 °С.

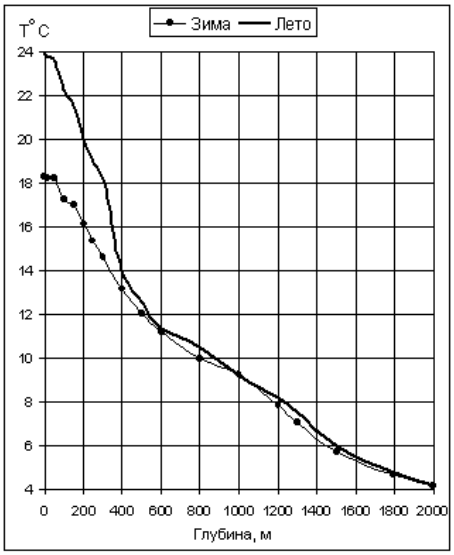

Рис. 3.10. Изменчивость температуры воды по вертикали в летний и зимний периоды в тропической зоне Атлантического океана (32°10 с.ш., 22°30 з.д.)

В периоды стагнаций четко выделяются три слоя: верхний – *эпилимнион* с наиболее резкими сезонными колебаниями температуры воды; средний – *металимнион* или *термоклин*, в котором происходит резкий скачок температур; придонный – *гиполимнион*, в котором температура в течение года изменяется слабо. На фоне затрудненности вертикального перемешивания в толще воды может образовываться дефицит кислорода, по причине его расходования на окисление органических веществ у дна и отсутствия поступления из поверхностных слоев воды, где он выделяется в процессе фотосинтеза. Поэтому летом в придонной части озер, а зимой также и в верхней, нередко происходит гибель рыб и других чувствительных к нехватке растворенного кислорода гидробионтов. Осенне-весеннее перемешивание водных слоев играет важную экологическую роль – придонные и глубинные водные слои, обладающие повышенным содержанием биогенных веществ, получают возможность подняться в поверхностный освещенный горизонт и быть усвоенными микроскопическими водорослями в процессе фотосинтеза, тем самым обеспечивается значительная выработка первичного органического вещества, составляющая основу жизнедеятельности любой экосистемы. В то же время опускание поверхностных насыщенных кислородом водных слоев вглубь обеспечивает аэрацию глубоководных горизонтов, что положительно сказывается на жизни донной фауны, составляющей основу кормовой базы для многих рыб, включая промысловых (молоди трески, кефали, камбалообразных и др.). Таким образом, осенне-зимнее перемешивание (конвекция) и апвеллинг, являются одними из важнейших процессов, положительно влияющих на продуктивность водных экосистем как в морской среде, так и в континентальных водоемах.

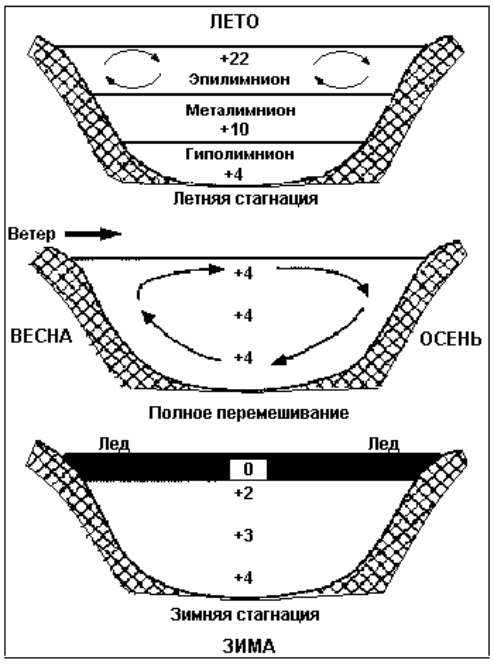

Рис. 3.11. Схема процессов сезонной циркуляции вод во внутренних мелководных морях и водоемах суши умеренного климата

Термический режим рек, в отличие от морей и озер, гораздо более постоянен за счет движения воды в речном русле и перемешивания практически всей водной толщи. Однако в крупных и глубоких реках, таких как Нева, Северная Двина,

Волга, Обь, Енисей и др., температурный градиент между поверхностью и дном имеется. В целом, температурные условия в водных экосистемах могут быть достаточно разнообразными. Тем не менее, в связи с более устойчивым температурным режимом, свойственным для большинства водоёмов, обитатели водной среды в значительно большей степени, чем обитатели наземно-воздушной среды, демонстрируют стенотермность. Эвритермные виды обитают в основном в мелководных континентальных водоёмах и в прибрежной зоне морей полярных и умеренных широт, для которых характерны заметные суточные и сезонные колебания температуры.

3.4.4. Солёность воды

На поверхности в открытых районах океанов, как в низких, так и в высоких широтах, количество растворенных солей в воде находится на относительно постоянном уровне значений – от 33 до 36 ‰. Распределение значений солености воды в Мировом океане в поверхностном слое на различных широтах показано на рис. 3.12.

Значения поверхностной солености в тропической и экваториальной зонах Мирового океана обычно на 2–4 г/л превосходят значения, свойственные глубинным и придонным водным массам. Это объясняется интенсивным прогревом и испарением воды. В холодных же районах, на просторах Северного Ледовитого и Южного океанов, поверхностная соленость, напротив, на несколько промилле меньше, чем у самого дна. Небольшое снижение солености происходит за счет таяния береговых ледниковых массивов Гренландии и Антарктиды, плавучих ледяных полей и айсбергов. Кроме того, периодическим процессом, приводящим к некоторому снижению солености поверхностного слоя на всех широтах являются атмосферные осадки. Но даже самые сильные муссонные ливни, частые например, у западных берегов Индии, практически никогда не понижают поверхностную соленость менее чем до 28 г/л, и это снижение наблюдается весьма непродолжительное время.

В связи с этим важная роль солёности воды в качестве экологического фактора наиболее ярко проявляется только во внутренних морях, имеющих ограниченную связь с Мировым океаном. В таких водоёмах солёность в зависимости от района может составлять от 3–5 до 25 ‰. Например, в Белом, Балтийском, Азовском морях наблюдается существенная неоднородность в распределении значений данной характеристики, как по горизонтали, так и по вертикали, за счёт влияния на состав и структуру морских водных

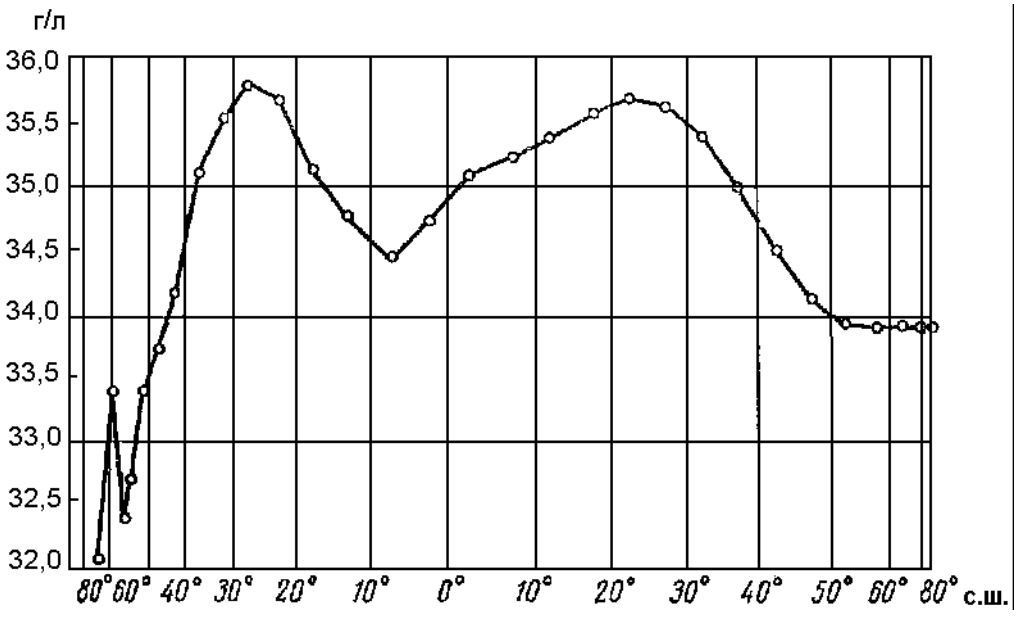

Рис. 3.12. Распределение соленостных условий существования на поверхности Мирового океана по различным широтам

масс значительного объёма пресного речного стока. Сильно опреснёнными являются некоторые заливы этих морей, такие как Двинская губа в Белом море, Финский залив на Балтике, Таганрогский залив Азовского моря.

Распределение основных солей в различных водных объектах показывает разнообразие условий среды по фактору солености и предполагает соответствующее разнообразие жизненных форм организмов (табл. 3.2). Доминирующим компонентом океанических вод и вод внутренних морей Европы являются хлориды (от 58,6 до 88,8 %). Далее по количественной значимости следуют сульфаты (10,8–38,7 %), доля которых значительно возрастает в южных внутренних морях, затем соединения магния и карбонаты. Для вод озер и рек характерно абсолютное преобладание карбонатов.

Воды открытых районов всех океанов, а также окраинных морей отличаются крайним постоянством своего химического состава. В каком бы из океанов или окраинных морей мы не оказались, соотношение между компонентами морской воды будут в основном одинаковыми. Поэтому для установления общей солености, оказывается достаточным установить содержание главного компонента – хлора. Перемножая концентрацию хлора, выраженную в г/л (промилле) в анализируемой морской воде на «хлорный коэффициент», равный 1,807, можно с достаточно высокой точностью определить общую соленость. Во внутренних мелководных морях данный подход малоэффективен, потому что солевой состав воды может претерпевать заметные изменении по причине поступления значительного объема речных вод, обладающим иным соотношением ионов, как правило, с преобладанием кальция и гидрокарбонатов.

У пресноводных гидробионтов концентрация солей в полостных жидкостях в норме превышает их содержание в воде. Им угрожает избыточное поступление воды с очень малой минерализацией из вне, что привело бы к нарушению жизненно важных физиологических функций. Поэтому они вынуждены удалять избыток воды из тела. Животные из группы простейших, например инфузории *Paramecium*, достигают этого за счет непрерывной работы специальных выделительных вакуолей. Рыбы удаляют лишнюю влагу через более сложную выделительную систему, причём необходимые минеральные соли задерживаются в организме в процессе фильтрации. В океанических условиях и в окраинных морях гидробионты существуют в среде с солёностью, превышающей концентрацию солей в их телах. В связи с этим им грозит обезвоживание, и они должны защищаться от избыточного проникновения солей в организм из внешней среды. В целом, основным способом поддержания своего солевого баланса для водных организмов является стремление избегать местообитаний с неподходящей солёностью.

Табл. 3.2. Основные компоненты химического состава воды и значения солености для водных объектов

Водоемы	Сульфаты, %	Хлориды, %	Карбонаты, %	Соленость, г/л
Пресные воды	13,2	6,9	79,9	менее 0,5
Открытый океан	10,8	88,8	0,4	35
Черное море	9,69	80,7	2,6	19
Каспийское море	30,5	63,3	1,2	12,9
Аральское море, 1970-е гг.	38,7	58,6	0,9	11,3

Пресноводные формы, адаптировавшиеся к жизни во внутренних водоёмах или в опреснённых заливах внутренних морей, не могут жить или успешно размножаться в морях при высокой солёности, а морские виды не переносят опреснения. Но примеры успешных адаптаций типично морских животных к жизни в пресных водах все же имеются. Это пресноводные дельфины, обитающие в реках Южной Америки, а также в р. Ганг в Индии, несколько видов пресноводных акул, морские млекопитающие, обитающие в озерах – ладожский тюлень и байкальская нерпа.

Амазонский дельфин, или амазонская иния (*Inia geoffrensis*) – уникальное водное млекопитающее подотряда зубатых китов, представитель группы речных дельфинов (рис. 3.13). Самый крупный речной дельфин: длина взрослых особей составляет от 1,24 до 2,5 м при массе 98,5–207 кг. Окраска тела меняется с возрастом. Молодые дельфины палево-серые со светлым брюхом; взрослые особи совсем светлые, с розоватой или

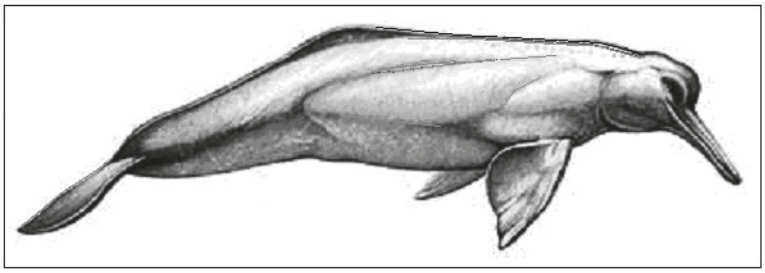

Рис. 3.13. Внешний вид амазонского дельфина

бледно-голубой спиной и белым брюхом. Особи, живущие в озёрах, обычно темнее, чем в реках. Тело полное, утончающееся к хвосту. Длинная и узкая морда заканчивается клювом, слегка загнутым вниз и покрытым редкими короткими щетинками. Глаза очень маленькие, но хорошо функционирующие.

Голова амазонской инии подвижная, может поворачиваться в сторону на 90°, что также является адаптацией для жизни в условиях речного мелководья, среди подводных зарослей. Необычно длинная плечевая кость способствует увеличению подвижности грудных плавников и манёвренности при плавании. Развитые мышцы обеспечивают движение грудного плавника во всех направлениях, включая вращение внутрь и наружу.

Инии встречаются практически повсеместно в бассейне Амазонки, включая притоки, небольшие протоки, устьях рек, озёра; обычны выше и ниже водопадов и порогов. Ограничены в своём распространении в основном солёными прибрежными водами, непроходимыми порогами, водопадами и самыми мелкими участками рек. Преимущественно оседлы, однако совершают сезонные миграции, зависящие от колебания уровня воды. Во время сухого сезона, когда реки мелеют, инии обитают в руслах крупных рек. Во время сезона дождей перемещаются в небольшие протоки, а также на затапливаемые равнины и леса. Во время разливов рек инии могут переплывать по затопленной суше из бассейна одной реки в другую. Держатся по одиночке или парами (обычно самка с детёнышем), редко группами из 3–6 особей. Большие стаи наблюдаются в местах, богатых пищей, или во время сезона размножения. Социальную иерархию (в неволе) не устанавливают. Активны как днём, так и ночью. Плавают медленнее большинства дельфинов: обычная их скорость 1,5–3,2 км/ч, максимальная – 14–22 км/ч. Очень маневренны. Ныряют неглубоко; под водой остаются 0,5– 2 мин. При выдохе пускают небольшие фонтаны. Могут выпрыгивать более чем на 1 м из воды. Питается иния в основном мелкой рыбой, за день поедая 9–12 кг (около 2,5 % собственного веса). Их рацион очень разнообразен, включая не менее 43 видов рыб из 19 семейств; размеры добычи варьируются от 5 до 80 см. Зрение развито хорошо, хотя основными органами чувств являются слух и осязание. Для охоты и ориентации под водой используют эхолокацию. Записанные у дельфинов, содержавшихся в неволе, эхолокационные щелчки обычно имели частоту 45 кГц. Между собой общаются щелчками с частотами 16–170 кГц. В природе инии игривы и довольно любопытны. Заботятся о раненных и попавших на мель сородичах. Могут подплывать к лодкам и тереться о них. Приручаются хорошо, но агрессивны и сложно поддаются дрессировке, поэтому в океанариумах довольно редки.

Типично эвригалинных видов, способных проявлять активную жизнедеятельность как в пресной, так и в морской воде очень немного. Приблизительной границей между морской и континентальной пресноводной фаунами в экосистемах внутренних морей можно признать значения солености примерно от 7 до 8 г/л. Подавляющее большинство обитателей открытых вод океанов и окраинных морей жестко адаптированы к повышенным значениям солености от 32 до 36 г/л, и перемещение их в пресную или слабосоленую воду приводит к гибели через несколько часов.

Водные растения способны поглощать воду и питательные вещества непосредственно из морской воды, которая является для них своеобразной «жидкой почвой». Поглощение питательных веществ происходит всей поверхностью, поэтому у высших водных растений (макрофитов) сильно расчленены листья и слабо развиты проводящие ткани и

корни. Настоящих корней, предназначенных для усвоения органно-минеральных соединений из субстрата, обитающие в гидросфере растения почти не образуют. В основном они формируют подобия корней – ризоиды, предназначенные в основном для прикрепления к подводному субстрату.

3.4.5. Биогенные вещества

Важнейшими биогенными веществами, способными контролировать уровень биологической продуктивности водных сообществ, являются соединения углерода, кремния, азота, фосфора. Средние их концентрации в открытых водах океана относятся между собой в соотношении примерно 106 : 32 : 16 : 1. Важным источником биогенных соединений в водах океана является материковый речной сток. Кроме того, значительное количество связанного азота поступает с атмосферными осадками. Однако главные потребности живых организмов обеспечиваются внутренним круговоротом в океане за счет процессов усвоения из воды (ассимиляции) и распада органики (регенерации).

Неорганические соединения азота, а именно они потребляются организмами фитопланктона, представлены аммонием (NH_4), нитритными (NO_2) и нитратными (NO_3) ионами, которые имеют единый генетический источник. При интенсивном фотосинтезе неорганический азот может быть полностью ассимилирован, в связи с чем фотосинтез приостанавливается. Концентрации соединений азота в водах Мирового океана колеблются в очень широких пределах. Весной развитие фитопланктона уменьшает содержание соединений азота до очень низкого уровня; осенью их концентрации возрастают за счет минерализации органического вещества и процессов вертикальной конвекции.

Содержание нитратов (наиболее устойчивой формы соединений азота) изменяется от аналитического нуля на поверхности в весенне-летний период до 400–500 мкг N/л в глубинных слоях. Концентрация определяется продуктивностью района, интенсивностью процесса нитрификации, и содержание нитратов редко превышает 20–30 мкг N/л. Максимальные концентрации нитритов на поверхности отмечаются осенью, зимой они практически отсутствуют. С глубиной количество нитритов возрастает: отмечается подповерхностный максимум в слое скачка плотности на глубинах 50–150 м и глубинный максимум в слое кислородного минимума на горизонтах 300–800 м в высокопродуктивных районах (зоны апвеллинга), где концентрация нитритов достигает 40–135 мкг N/л.

Ионы аммония встречаются главным образом в верхней продуктивной зоне; здесь их концентрации не превышают 20–25 мкг N/л. Годовой ход содержания $+NH_4$ в фотической зоне и распределение его по вертикали аналогичны изменчивости нитритов. Несмотря на то, что абсолютное содержание аммонийного азота очень невелико и не превышает 2 % суммы связанного азота, его роль в продукционно-деструкционных процессах очень велика. Быстрая оборачиваемость азота на уровне аммония позволяет ему обеспечить процессы фотосинтеза на большей части тропической зоны океанов.

Соединения фосфора в водах Мирового океана представлены взвешенными и растворенными органическими и неорганическими формами. Самой распространенной и наиболее изученной формой является растворенный неорганический фосфор ионов ортофосфорной кислоты H_3PO_4 – PO_3, HPO^- и H_2PO_4.

Неорганический фосфор усваивается растениями (фитопланктоном в первую очередь), переводится в фосфорорганические соединения и становится важным компонентом питания зоопланктона и других морских животных. Концентрация соединений фосфора может изменяться в поверхностном слое от нуля до 100–115 мкг P/л. Содержание соединений фосфора в слое фотосинтеза максимально зимой, т. е. во время наименьшего развития фитопланктона, и минимально в летнее время года, когда он развивается наиболее интенсивно. В отдельные моменты летнего сезона фосфаты в слое фотосинтеза могут быть полностью потреблены фитопланктоном. В таких случаях соединения фосфора, как и соединения азота, в фотическом освещенном слое являются важнейшими факторами, определяющими биомассу и численность фитопланктона, а следовательно, зоопланктона

и многих других организмов. С глубиной содержание растворенного неорганического фосфора возрастает. При этом меняется соотношение между неорганическими и органическими его формами. Если в высокопродуктивных районах Мирового океана в фотическом слое содержание суммарного органического фосфора достигает 30–50 % валового, то на горизонтах 200–500 м в результате прямой и непрямой регенерации его количество снижается до 5–10 %, а на глубинах 500–1000 м – до 2–5 % валового. В слое кислородного минимума концентрация фосфатов может достигать 40–50 мкг Р/л. Таким образом, содержание в воде фосфора и его соединений очень часто является важнейшим лимитирующим биопродуктивность фактором. В особенности дефицит фосфора может ощущаться в тех районах, где в воде присутствуют значительные концентрации железа. Дело в том, что фосфор с железом легко образует трудно растворимые соединения, которые отлагаются затем на дне. В результате фосфор в значительной степени выводится из круговорота веществ в экосистеме. Например, пониженная биопродуктивность Ботнического залива Балтийского моря во многом объясняется и именно поступлением значительного количества речных и подземных вод, богатых железом.

Во внутренних водоемах содержание фосфора и его соединений также является важнейшим фактором биопродуктивности. В настоящее время проводятся эксперименты по внесению фосфатов в качестве «удобрений» в некоторые озера и пруды в качестве мер восстановления их биоценозов, а также при выращивании товарной рыбы в естественных водоемах. Но избыток фосфорных соединений в воде приводит к негативным последствиям – очень быстрому развитию сине-зеленых водорослей и макрофитов, зарастанию водоема, резкому падению концентрации растворенного кислорода в летний и зимний периоды, который расходуется на разложение мертвого органического вещества. Нехватка кислорода приводит к летним и зимним «заморам» и исчезновению из водоема многих ценных промысловых рыб.

Значительное количество соединений фосфора и азота во внутренних водоемах и водотоках может иметь антропогенное происхождение (смыв удобрений с полей, неадекватная работа сооружений очистки сточных вод и т.д.). Поэтому контроль содержания соединений фосфора и азота в воде входит в обязательную программу экологического мониторинга. Процесс резкого увеличения биопродуктивности водоема, зарастания прибрежной зоны, обмеления, снижения прозрачности и концентрации кислорода, выделения токсинов сине-зелеными водорослями при их массовом развитии, изменения видового разнообразия рыб и донной фауны беспозвоночных с потерей честолюбивых видов, называется *эвтрофикацией*. Она может развиваться как вполне естественный процесс эволюции озер и других водных объектов, но часто вызывается также органическим загрязнением антропогенной природы.

Биологическая роль кремния в океане, как известно, определяется тем, что он (наряду с кальцием и магнием) входит в состав скелетных образований распространенных морских организмов: в состав створок диатомовых, игл радиолярий, спикул кремниевых губок. В водах океана кремний присутствует: в виде метакремниевой H_2SiO_3 или кремниевой H_2SiO_4 кислот и продуктов их диссоциаций, коллоидных частиц аморфного кремнезема; в виде взвешенных частиц биогенного и терригенного. Основной формой кремния в водах открытого океана является растворенная кремниевая кислота и ее производные. На долю взвешенного кремния приходится совершенно незначительная часть, на 1–2 порядка меньше растворенного. Морские организмы способны потреблять только кремний, находящийся в растворенной форме. Концентрация кремния в поверхностном слое океанов меняется в очень широких пределах: от 4–5 мкг Si/л весной, когда Si очень активно потребляется диатомовыми водорослями, до 2000 мкг Si/л и более в зимнее время. В отличие от соединений азота и фосфора соединения кремния не выступают в качестве фактора, лимитирующего развитие фито- и зооплактона.

Кремний (и его соединения) в водах любого района Мирового океана содержится в количествах, вполне достаточных для интенсивного развития всех потребляющих его организмов. Хотя в отдельных регионах, в частности, в антарктических водах моря Скотия, именно кремний может выступать как лимитирующий биогенный элемент. Здесь

летом кремний изымается из воды диатомеями и в последующем крилем в таких масштабах, что его запас, накопленный за зимний период, оказывается недостаточным, чтобы восполнить потребности. Однако этот пример не типичен для вод всего Мирового океана. Практически повсеместно, даже в летний период – период максимального потребления кремния – содержание его обеспечивает нормальное развитие жизни. Распределение растворенного кремния по глубинам сходно с распределением азота и фосфора: минимальные его концентрации наблюдаются в поверхностных слоях, где он потребляется фитопланктоном. С ростом глубины концентрация кремния повышается, достигая на больших глубинах величин 3000–4000 мкг Si/л и более.

Рассмотрев распределение биогенных элементов в водах Мирового океана, необходимо отметить, что высокие концентрации их наблюдаются на восточной периферии океанов, в полярных районах и в районе экватора. Это обусловлено выносом биогенов в результате подъема глубинных вод в зонах апвеллинга и особенностями зимней вертикальной циркуляции. При этом максимальные концентрации биогенных элементов, приуроченные к районам подъема глубинных вод, нередко совпадают с максимальными величинами вертикальных градиентов плотности.

К микроэлементам в водах Мирового океана относятся химические элементы, концентрация каждого из которых не превышает 1 мг/л. Их условно подразделяют на стабильные, необладающие радиоактивностью, и естественные радиоактивные элементы. В настоящее время интерес для промысловой океанологии представляют, прежде всего, стабильные микроэлементы. Это связано с тем, что, во-первых, многие из них имеют важное физиологическое значение. Так, марганец участвует в процессах дыхания, фотосинтеза, обмена азота и железа, медь влияет на изотопный обмен, фотосинтез и синтез хлорофилла и т.д. Во-вторых, многие из стабильных микроэлементов входят в состав тканей живых организмов, но и при этом некоторые гидробионты способны не только усваивать, но и накапливать микроэлементы. В табл. 3.3. представлены величины накопления микроэлементов различными морскими организмами. До настоящего времени биологическое значение многих микроэлементов продолжает еще оставаться слабоизученным. Но на основании имеющихся данных можно с уверенностью утверждать, что микроэлементы играют весьма значительную роль в физиологических процессах, происходящих в водных растениях и животных. Гидробионты способны накапливать микроэлементы непосредственно из морской воды (биоаккумуляция) и усваивать их с пищей (биомагнификация).

Человек, потребляя разнообразные морепродукты, способен почти полностью восполнить потребности своего организма в микроэлементах. Установлено, что *железо* в составе гемоглобина обеспечивает транспорт кислорода в ткани организма; *медь* предупреждает развитие железодифицитной анемии и кислородного голодания органов и тканей, повышает эластичность сосудов; *цинк* в организме человека способствует усвоению витамина А, регенерации и росту волос; *кобальт* регулирует процессы метаболизма и повышает защитные силы организма; *магний* способствует нормализации артериального давления, предупреждает отложение солей кальция в почках; *марганец* входит в состав многих ферментов, укрепляет костную и хрящевую ткань; *иод* регулирует выработку важнейших для жизнедеятельности и развития человека гормонов щитовидной железы.

Табл. 3.3. Накопление микроэлементов в морских организмах по сравнению с морской водой (отношение концентраций)

Микроэлемент	Бурые водоросли	Морской гребешок	Устрица	Мидия
Ni	200–1000	12000	4000	14000
V	10–300	4500	1500	2500
Zn	400–1400	28000	110300	9100
Mo	2–5	90	30	60
Cr	100–500	200000	60000	320000
Ag	10–150	2300	18700	330
Pb	140	5300	33000	3000
Fe	60	291500	68200	196000
Mn	180	55500	4000	13500

3.4.6. Концентрация кислорода

Концентрация кислорода в воде, в силу своей повышенной изменчивости, принадлежит к числу главных экологических факторов, способных оказывать определяющее воздействие на жизнь гидробионтов. Растворимость кислорода в воде снижается по мере увеличения температуры и солёности. Максимальная его концентрация в пресной воде может достигать 12 мг/л при 0 °С. В тропических районах Мирового океана при солёности около 35 ‰ и температуре поверхностного слоя 25–27 °С содержание растворённого кислорода не превышает 8 мг/л, что в 26 раз ниже, чем в атмосфере. Поэтому условия дыхания гидробионтов значительно усложнены. Кислород поступает в воду в основном в результате фотосинтеза водорослей и высших водных растений, развивающихся в поверхностном слое и в прибрежной зоне, а также в процессе диффузии из атмосферы, причём с ростом ветрового волнения скорость проникновения кислорода в водную среду значительно возрастает. Верхние слои водной толщи почти всегда содержат значительно большее количество кислорода, чем придонные горизонты, потому что на значительные глубины проникает ничтожное количество света, и фотосинтез, как правило, невозможен, что на фоне потребления кислорода при дыхании донных организмов и в процессе окисления мертвого органического вещества может привести к его дефициту. Например, в большинстве открытых районов Мирового океана на глубине 1000 м концентрация кислорода от 7 до 10 раз меньше, чем в поверхностных, населённых фитопланктоном водах. Во внутренних континентальных водоёмах аналогичное снижение содержания кислорода часто наблюдается уже на глубинах от 10 до 15 м, в особенности в тех случаях, когда водоём подвергается загрязнению органическими веществами, например удобрениями с близлежащих полей.

Нехватка кислорода в воде может привести к гибели многих видов водных обитателей. При снижении концентрации кислорода до уровня 2 мг/л происходит массовая гибель большинства видов рыб и их икры. Однако среди водных организмов есть виды, способные обитать в широком диапазоне содержания кислорода в воде. Такие организмы получили название *эвриоксибионты* (от лат. «окси» – кислород, «бионт» – обитатель). К их числу принадлежат широко распространённые пресноводные черви-олигохеты *Tubifex tubifex*, брюхоногие моллюски *Viviparus viviparus*. Среди рыб также существуют отдельные виды, успешно живущие в условиях дефицита кислорода за счёт способности к его поглощению из воды не только жабрами, но и поверхностью своего тела. Это линь, карась, вьюн и др. Некоторые рыбы, например амурский бычок – ротан, способны при выраженном недостатке кислорода впадать в неактивное состояние – *аноксибиоз* – и таким способом переживать неблагоприятный период. *Стенооксибионты* могут существовать только в условиях достаточно высоких концентраций кислорода в воде – от 5 мг/л и выше. Это кумжа, радужная форель, гольян, личинки подёнок и веснянок, ресничный червь *Planaria alpina* и др.

Некоторые обладают способностью дышать как растворённым в воде, так и атмосферным кислородом. Таковы двоякодышащие рыбы – лепидосерен, обитающий в пересыхающих водоёмах Южной Америки, австралийский рогозуб и др. Усваивать кислород из воздуха могут также водные млекопитающие, для которых это единственный источник кислорода, многочисленные лёгочные моллюски, водяные жуки, личинки комаров, ракообразные *Gammarus lacustris* и др. Возможность использовать для дыхания атмосферный кислород помогает организмам выживать в тех водоёмах, где наблюдается его постоянный или периодический дефицит. Некоторые рыбы очень чувствительны к дефициту кислорода (форель, гольян, хариус) и потому предпочитают холодные горные реки и ручьи. Другие рыбы (карась, сазан, плотва) неприхотливы к содержанию кислорода и могут жить на дне глубоких водоемов.

В целом, рыб по количеству необходимого для нормального дыхания кислорода делят на следующие группы:

1) нуждающиеся в очень большом содержании кислорода в воде (10–16 мг/л) – кумжа, гольян, сиг;

2) требующие большого содержания кислорода в воде (7–10 мг/л) – хариусы;

3) менее требовательные к содержанию кислорода (6 мг/л) – окунь, плотва, щука;

4) выдерживающие слабое содержание кислорода (до 0,7–3 мг/л) – линь, сазан, карась.

Потребление кислорода рыбами зависит от многих факторов. Например, установлено, что морские виды более чувствительны к недостатку кислорода, чем пресноводные. Важна также и степень активности и подвижности – чем рыба подвижнее, тем больше она потребляет кислорода. Так, пелагические виды (хамса, тюлька) нуждаются в большем количестве кислорода, чем донные (камбалообразные, бычки). Кроме того, потребление кислорода зависит от возраста – молодь рыб более требовательна к содержанию кислорода, чем старшие возрастные группы. Например, личинки плотвы на 8-й день после вылупления гибнут при содержании кислорода ниже 5 мг/л, а на 49-й день мальки выдерживают 1,4 мг/л, а взрослые рыбы до – 0,9 мг/л. В холодный период у рыб, залегающих на зимовку в ямы, потребление кислорода по сравнению с одиночными рыбами значительно уменьшается (карповые). Обнаружена также зависимость в потреблении кислорода от физиологического состояния – перед нерестом у некоторых видов потребление кислорода повышается на 25–50 % от первоначального. Имеется зависимость от температуры воды – при повышении температуры воды у рыб усиливается обмен веществ и возрастает потребление кислорода; от солености – у пресноводных рыб при небольшом увеличении солености возрастает обмен веществ, а при значительном – замедляется, и потребление кислорода уменьшается.

При недостатке кислорода у рыб снижается интенсивность питания. Для рыб неблагоприятен как недостаток, так и избыток кислорода в воде. При быстром повышении содержания кислорода рыбы могут получить кислородный наркоз и погибнуть от удушья. В эмбриональный период избыток кислорода в воде может вызывать у рыб анемию. Предельно допустимая концентрация (ПДК) кислорода для рыбохозяйственных водоемов составляет 7 мг/л.

Многие пресноводные насекомые, личинки комаров, легочные моллюски толерантны к содержанию кислорода в воде, потому что они время от времени имеют возможность подниматься к поверхности и заглатывать свежий воздух.

3.4.7. Активная реакция среды (*pH*)

В пресноводных водоемах *концентрация водородных ионов* варьирует гораздо сильнее, чем в морских – от *pH* = 3,7–4,7 (кислые) до *pH* = 7,8 (щелочные). Активная реакция среды зависит от соотношения растворенных в воде кислорода, свободной углекислоты, гидрокарбонатов. В пресных водоемах избыток CO_2 вызывает увеличение кислотности воды, в морской воде избыток углекислого газа связывается, и *pH* меняется мало. Кислотностью воды определяется во многом видовой состав растений гидробионтов. В кислых водах болот растут сфагновые мхи и живут в обилии раковинные корненожки, но нет моллюсков-беззубок (*Unio*), редко встречаются другие моллюски. В щелочной среде развиваются многие виды рдестов, элодея. Для рыб большое значение имеет активная реакция среды. Оптимальная величина *pH* для рыб обычно составляет от 7 до 8 ед. Большинство пресноводных рыб живут в диапазоне *pH* от 5 до 9 и массово гибнут за пределами этих значений.

В целом, пресноводные рыбы, по сравнению с морскими, способны переносить значительные колебания *pH*. Однако для каждого вида рыб характерны определенные значения активной реакции среды, и при их изменении нарушается обмен веществ. Оптимальная величина *pH* для рыб обычно составляет от 7 до 8 ед. Большинство пресноводных рыб живут в диапазоне *pH* от 5 до 9 и массово гибнут за пределами этих значений. Например, в Финляндии и Швеции в конце XX в. насчитывалось несколько тысяч озер, почти полностью лишенных ихтиофауны по причине сниженных до 4–5 ед. значений *pH*. Это произошло за счет регулярно выпадавших над данной территорией кислотных дождей, приносимых с индустриально-развитых областей Великобритании, Германии, Польши и

других стран. Продуктами сжигания угля, переработки руд цветных и черных металлов являются оксиды серы и азота. Попадая в атмосферу, они соединяются с водяным паром, в результате чего могут образовываться серная и азотная кислоты. В дальнейшем такие «кислотные облака» способны перемещаться на расстояния в сотни километров по направлению воздушного потока, определяемого местной атмосферной циркуляцией, и осаждаться в виде кислотных осадков над территориями других сопредельных стран. Помимо кислотных соединений, значительной способностью к атмосферному переносу обладают многие химические вещества – токсиканты, среди которых и тяжелые металлы, например свинец, являющийся продуктом сжигания автомобильного топлива. Проблема распространения загрязнителей по воздуху на значительные расстояния от очага их выброса получила название *трансграничного переноса*.

3.4.8. Звук и электрические импульсы

Звук и электрические импульсы, в отличие от других рассмотренных выше факторов водной среды, играют в жизни гидробионтов преимущественно сигнальную роль, являясь средством общения, ориентации и изучения пространства. Чувствительность к звуковым колебаниям у многих водных организмов развита лучше, чем у наземно-воздушных. Если свет в воде угасает многократно быстрее, чем в воздухе, то звук, наоборот, быстрее и дальше распространяется в воде. При этом большинство гидробионтов способны не только хорошо слышать, но и сами могут издавать звуки, в том числе высокой частоты. Генерировать звуковые колебания могут многие рыбы, морские млекопитающие, ракообразные и даже моллюски. Ракообразные (крабы, лангусты, креветки) издают звуки, напоминающие стрекотание, путем трения конечностей о выросты на поверхности своего тела. Эти звуковые сигналы служат для охраны занимаемого участка, помогают встрече полов, предупреждают другие особи об опасности. Рыбы издают звуки, разделяемые на две группы:

1) биологические – происходят через специальные органы (плавательный пузырь, жаберные крышки, глоточные зубы и др.); они включают агрессивные и оборонительные, нерестовые, ориентировочные сигналы;

2) механические – возникают непроизвольно в процессе питания, движения и т.п.

У большинства рыб звуки издают самцы. Имитация звуков рыб, связанных с питанием, движением, угрозой, применяется в промышленном рыболовстве. Так, имитацию звуков движения рыб используют при лове тунцов; сомов привлекают в зоны облова на булькающие звуки; скумбрию удерживают в кошельковом неводе с помощью звуков, издаваемых дельфинами.

Особенно важную роль акустическая сигнализация играет во взаимоотношениях рыб, обитающих в мутной воде или на большой глубине при отсутствии света. Для пресноводных животных характеристика частот воспринимаемых звуков выражается следующими значениями: ракообразные слышат звуки с частотами от 30 до 1100 Гц, насекомые – от 30 до 7000 Гц, моллюски – от 60 до 500 Гц, рыбы – от 30 до 18 000 Гц, амфибии – от 30 до 5000 Гц. Некоторые гидробионты в состоянии улавливать инфразвуковые колебания, благодаря чему слышат звуки возникающие при трении о воздух в диапазоне от 8 до 19 Гц. Эта особенность хорошо развита у медуз, помогая им узнавать о приближении шторма с большой заблаговременностью и успеть отплыть от берега, чтобы не пострадать от волн прибоя. Создан даже особый прибор «ухо медузы», используя который можно примерно за 15 ч узнать о приближении шторма.

Морские млекопитающие – китообразные – обладают хорошо развитыми органами эхолокации. Генерируя акустический ультразвуковой сигнал высокой частоты (более 30 000 Гц), они активно исследуют водную толщу и подводный береговой склон. Зубатые хищные киты и усатые, питающиеся мелкими ракообразными, с помощью эхолокации точно и на большом расстоянии (до 3 км) способны определять скопления кормовых организмов. Используя эхолокацию, киты ориентируются в пространстве и поддерживают связь друг с другом для взаимовыгодных контактов.

Многие гидробионты способны воспринимать изменения электрического поля. Вызывает интерес поведение рыб в сильном электрическом поле. С увеличением напряжения в электрическом поле постоянного тока у рыб наблюдаются несколько стадий поведения:

1) пороговая реакция (рыба вздрагивает при включении и выключении тока);

2) реакция возбуждения (рыба проявляет беспокойство и стремится выйти из электрического поля);

3) анодная реакция (рыба поворачивается головой к аноду и плывет к нему);

4) электронаркоз (рыба теряет подвижность, при увеличении напряжения гибнет).

Положительная реакция на слабые электрические импульсы обнаруживается у многих морских рыб, что используется для их привлечения и добычи. Пресноводные рыбы обычно демонстрируют отрицательную реакцию, так же как большинство червей, моллюсков и ракообразных. Разработаны методики предупреждения оседания личинок, а также взрослых особей ракообразных и моллюсков на объекты, охраняемые от биообрастания, например системы технического водоснабжения электростанций. В электрических полях переменного и импульсного тока стадии реакций примерно такие же, как при воздействии постоянного тока. Способность рыб реагировать на электрическое поле используется для управления поведением рыб при создании электрозаграждений, а также при организации электролова. Некоторые водные организмы способны сами генерировать различные по мощности электрические импульсы и использовать их для ориентации в пространстве, в процессе поиска корма или для защиты от хищников. Например, обитающая на дне рек и озер рыбка водяной слон (*Mormus kannume*), посылая до 30 электроимпульсов с секунду, определяет находящихся в грунте кормовых беспозвоночных и добывает их в мутной воде без помощи зрения. В целом, сейчас известно несколько десятков видов пресноводных рыб и рыбообразных, использующих для ориентировки в мутной воде или в темноте слабые электрические разряды различной частоты (рыбы сем. гимнотовые, миноги и др.). При этом электрические разряды не играют роль локатора: воспринимаются не отраженные импульсы, а изменения электрического поля в окружающей воде. Данный принцип помогает ориентироваться в пределах небольшого пространства – около 50 см в диаметре.

Некоторые рыбы (электрический угорь, сом, скаты) способны генерировать мощные электрические импульсы, используя их в качестве оружия охоты и для самообороны. На рис. 3.14 изображен электрический угорь – *Electrophorus electricus* (L.) и его

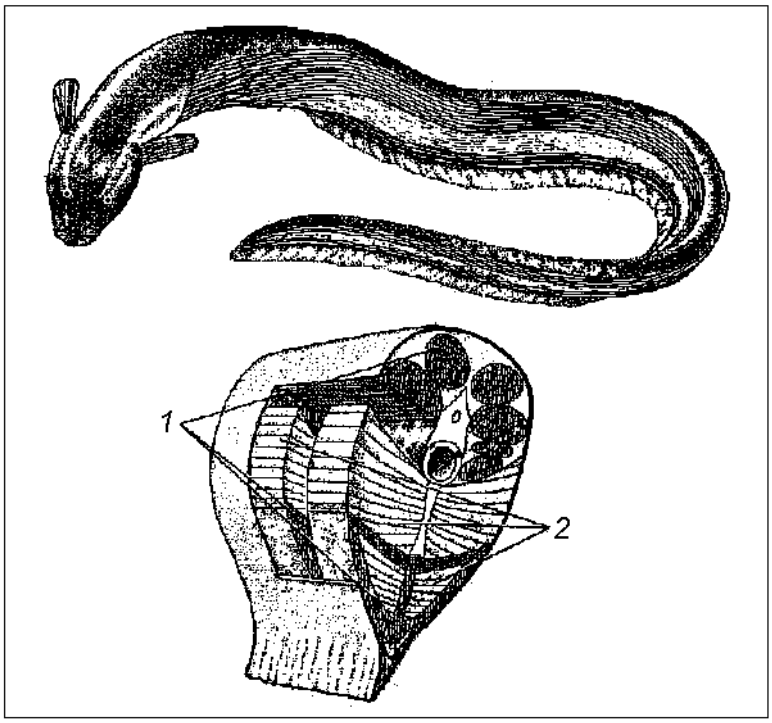

Рис. 3.14. Электрический угорь и его электрические органы: *1* – мышцы; *2* – электрические органы

электрические органы, представляющие собой измененную мускульную ткань. Они располагаются вдоль всего тела, по бокам туловища и на голове. Образовавшиеся из мышц специальные столбчатые клетки обладают способностью действовать по принципу аккумулятора и конденсатора электричества, который произвольно разряжается животным в случае необходимости. У электрического угря напряжение при разряде достигает 600 В и может свалить с ног даже крупное животное или человека, вошедшего в воду. Пораженную рыбу сводит судорога, она застывает, расправив плавники, и становится легкой добычей. Сила разряда у электрического ската – значительно меньше, обычно не превосходит 50 В.

Есть предположение, что дальние миграции рыб, например дальневосточных лососевых или европейского угря, обеспечиваются возможностью с целью навигации воспринимать импульсы геомагнитного поля Земли, чувствовать расположение «магнитных меридианов» планеты.

3.4.9. Световой режим

Интенсивность света в воде сильно ослаблена из-за его отражения поверхностью и поглощения самой водой. Как уже отмечалось, основная тепловая и лучистая энергия света поглощается поверхностным слоем воды. В океанах, где вода очень прозрачна, на глубину 140 м проникает в среднем только 1 % световой радиации, а в небольших континентальных озерах с высокой мутностью на глубину 5 м могут проникать всего лишь десятые доли процента, и световой день длиться на дне всего несколько десятков минут. Лучи разной части спектра достигают разных глубин. Так, до 1 м проникают инфракрасные (тепловые) лучи, до 5 м – около 10 % красных лучей, до 13 м – около 10 % зеленых лучей, до 500 м и более проникают только фиолетовые и ультрафиолетовые лучи. Соответственно меняют цвет и гидробионты, адаптирующиеся не только к составу света, но и к его интенсивности. В светлых зонах, на мелководьях преобладают зеленые водоросли (*Chlorophyta*), хлорофилл которых поглощает красные лучи, с глубиной они сменяются бурыми (*Phaephyta*) и далее красными (*Rhodophyta*). В поверхностных водах рыбы ярко окрашены в разные цвета. Те из них, которые обитают в сумеречной зоне (морской окунь, кораллы, ракообразные), окрашены в цвета с красным оттенком – так удобнее скрываться от врагов. Глубоководные виды животных лишены пигментов.

Прозрачность воды лимитируется минеральными взвесями, планктоном. Уменьшается она при бурном развитии мелких организмов летом, а в умеренных и северных широтах – еще и зимой, после установления ледового покрова и укрытия его сверху снегом. Наибольшая прозрачность вод в Мировом океане наблюдается в Саргассовом море и в некоторых морях Антарктики. Величина прозрачности воды обычно определяется визуально по глубине видимости белого диска диаметром 30 см, опускаемого в воду (диск Секки). Например, в Саргассовом море диск еще виден при погружении на 50 м. Прозрачность внутренних морей Европы значительно меньше за счет обилия планктона и взвешенных веществ, приносимых реками, – в среднем от 5 до 15 м. Прозрачность воды большинства континентальных озер и рек еще меньше – от 0,5 до 5 м.

К недостатку света растения приспособились развитием хроматофоров крупных размеров, обеспечивающих низкую точку компенсации фотосинтеза, а также увеличением площади ассимилирующих органов (индекса листовой поверхности). Для глубоководных водорослей типичны сильно рассеченные листья, пластинки листьев тонкие, просвечивающиеся. Для полупогруженных и плавающих растений характерна гетерофиллия – листья над водой такие же, как у наземных растений, имеют цельную пластинку, развит устьичный аппарат, а в воде листья очень тонкие, состоят из узких нитевидных долей.

Рыб по отношению к свету подразделяют на *дневных* (светолюбивых) и *сумеречных* (светобоязливых). Большинство рыб ведут дневной образ жизни. Для них освещенность является фактором, который обусловливает их двигательную активность. На различных этапах жизненного цикла некоторые виды по-разному реагируют на свет. Так, осетр и

севрюга сразу после выклева относятся к свету положительно, при переходе к жаберному дыханию – безразличны к свету, на более поздних стадиях – избегают света.

Большинство рыб (за исключением сумеречных и большинства хрящевых) обладают цветовым зрением, что связано с возможностью распознавать окраски водных объектов. Освещенность является одной из причин суточных вертикальных миграций рыб. Свет по-разному влияет на скорость созревания половых желез у рыб. Так, у одних видов икра под действием света развивается быстрее (севрюга, камбалы), у других – медленнее (лосось, форель). Отмечено влияние солнечного света на обмен веществ и способность к воспроизводству. Так, у гамбузии, лишенной света, развивается авитаминоз, теряется способность к размножению.

Многие глубоководные рыбы для приманивания добычи, отыскивания особей противоположного пола, ориентации используют специальные органы свечения. Существует около 300 видов светящихся рыб (из них 18 видов – хрящевые). Реакции рыб на солнечный свет различны, они используется в промышленном и любительском рыболовстве. При помощи электрического света в Каспийском море ловят кильку, в Черном море – хамсу, в морях Дальнего Востока – скумбрию, сайру и т.д. По отношению к электрическому свету рыб разделяют на следующие группы:

1) уходящие от света (угорь, минога и др.);

2) привлекаемые светом независимо от наличия или отсутствия в зоне кормовых организмов (каспийская килька, тюлька, хамса, снеток и др.);

3) привлекаемые светом, если в зоне есть кормовые организмы (сайра, сельди, сарган, скумбрия и др.);

4) безразличные к свету (осетр, судак и др.).

Некоторые рыбы имеют сильную положительную реакцию на цветное освещение. Так, атлантическая сельдь реагирует на синий цвет, круглая сардинелла – на красный и т.д.

3.4.10. Характер грунта

Наибольшее значение для жизнедеятельности и распределения гидробионтов имеют такие характеристики грунта, как размеры слагающих его частиц, плотность их прилегания друг к другу и стабильность взаиморасположения, степень смыва течениями, скорость аккумуляции грунта за счет оседания взвешенного минерального и органического материала. Физические свойства различных грунтов определяются, прежде всего, их *механическим*, или *гранулометрическим*, составом. Гранулометрический состав – это соотношение между размерами частиц, формирующих грунт. Грунты подразделяют по порядку возрастания размера образующих их зерен на глины, илы, песок, гравий, гальку, валуны и глыбы. При этом мелкозернистые грунты, в зависимости от содержания в них фракций частиц мельче 0,01 мм, подразделяют в свою очередь на песок (не более 5 %), илистый песок (не более 10 %), песчаный ил (не более 30 %) и глинистый ил (не более 50 %). По отношению к грунтам различают *стеноэдафические* и *эвриэдафические* виды (от лат. *edaphon* – почва, грунт). Для первых из них свойственна приуроченность к какому-либо определенному типу грунта, а вторые такого выраженного предпочтения не имеют. Среди стеноэдафических видов выделяют *литофилов*, обитающих исключительно на каменистом грунте *псаммофилов* (от лат. *psammos* – песок), живущих на песке, *аргиллофилов* (от лат. *argillos* – глина), селящихся на глине, и *пелофилов* (от лат. *pelos* – ил), жизненный цикл которых связан, прежде всего, с илистыми грунтами.

Мелкозернистые грунты, особенно илистые, могут испытывать различную степень уплотнения и в самых поверхностных слоях лежат обычно более рыхло, чем в нижних. По мере уплотнения масс грунта, зарывание в них становится все более затруднительным. Но слишком мягкие, полужидкие грунты являются недостаточно опорными и поэтому не могут быть благоприятными для жизни в них большинства донных организмов. Например, в Баренцевом море при переходе от гравия к песку и илу средняя масса беспозвоночных, обитающих на поверхности этих грунтов, снижается с 1,34 до 0,31 и 0,05 г.

Весьма неблагоприятна для жизни донного населения недостаточная стабильность грунтов. Обитатели грунта могут быть засыпаны сверху оседающими частицами или снесены на значительное расстояние при горизонтальной динамике наносов. Интенсивным наносом и активным перемещением поверхностных слоев грунта может быть объяснена относительная бедность донной фауны в реках Средней Азии (Куры, Амударьи, Сырдарьи и др.). Для рек Европы, обладающих значительными скоростями движения водного потока через легко размываемые грунты (Кубань, Южный Буг, Бейсуг и др.), также характерно низкое видовое разнообразие обитателей дна. В целом, донная фауна озер обычно более разнообразна и многочисленна, чем фауна рек, во многом именно из-за большей стабильности грунта и устойчивой аккумуляции органических веществ. Сравнив видовое разнообразие и продуктивность морского песчаного и каменистого пляжа, мы также в большинстве случаев заметим значительное преобладание на стабильном каменистом грунте фауны крупных ракообразных, моллюсков, растений.

Рыбы в различной степени связаны с грунтом, что определяется особенностями их питания, размножения и защитой от врагов. Пелагические виды откладывают донную икру (атлантическая сельдь, лососевые), большинство донных и придонных рыб в течение всей жизни связаны с грунтом. В ряде случаев у рыб имеет место связь с определенным типом субстрата:

1) мягкие грунты – характерны для закапывающихся видов, рыбы обитают преимущественно в мелководных водоемах, прибрежных участках морей; так, камбалы и скаты маскируются, накидывая на себя грунт, некоторые виды при высыхании водоемов могут долгое время жить, закопавшись в грунт (протоптерус, лепидосирен, карась и др.);

2) каменистые грунты – рыбы часто имеют присоски для прикрепления к грунту (бычки, пинагор и др.);

3) некоторые рыбы способны передвигаться по суше (тригла, морской черт, окунь-ползун) – они имеют ряд особенностей в строении тела.

Многие рыбы в значительной степени перекапывают грунт в поисках пищи (бентофаги), при постройке нерестовых гнезд во время размножения (лососи). Цвет грунта, на котором рыбы находятся, может определять окраску рыб (камбалы). Грунт и донные отложения во многом определяют рыбопродуктивность водоемов, т. к. являются местообитанием донных организмов.

Донные отложения тесно взаимосвязаны с водой. Из грунта в воду непрерывно поступают различные макро- и микроэлементы, соли, газы, различные твердые частицы. Навстречу из водной толщи в грунты проникают различные минеральные и органические вещества. Таким образом, тип и характер грунта, его химический состав во многом являются отражением геологических особенностей района и свойств водной массы.

В грунтах способны накапливаются различные токсические для гидробионтов вещества, например тяжелые металлы – свинец, кадмий, цинк, медь, ртуть и др., в концентрациях, в десятки раз превосходящие их содержание в воде. В некоторых случаях, при формировании в придонных горизонтах дефицита кислорода, возможно выделение токсикантов (десорбция) из грунта в воду, что весьма опасно для различных гидробионтов. Поэтому оценка экологического состояния акваторий должна обязательно включать исследование донных отложений. При этом содержание токсикантов в донном грунте показывает степень хронического, долговременного загрязнения района, тогда как анализы проб воды дают представление о текущей экологической ситуации.

3.5. Экологические группы гидробионтов

В зависимости от способа передвижения и преимущественного пребывания в определенных слоях воды морских и пресноводных обитателей подразделяют на три экологические группы: нектон, планктон и бентос.

3.5.1. Нектон

Нектон (от греч. *nektos* – плавающий) объединяет животных, обладающих способностью активно перемещаться в воде, преодолевая силу течений, за счёт развитой мускулатуры и скелета, наличия плавников и эффективных органов ориентации в пространстве. Представителями нектона являются рыбы, кальмары и водные млекопитающие, способные перемещаться на большие расстояния. В пресных водоемах к нектону относятся, кроме рыб, еще и земноводные, а также типично водные насекомые.

Наиболее характерными представителями нектона в Мировом океане и в континентальных водоемах являются рыбы. В настоящее время обнаружено и описано более 16 000 океанических видов и около 3000 пресноводных и солоновато-водных рыб.

Современное распределение рыб в водоемах земного шара определяется условиями их жизни как в настоящее время, так и в предшествующие эпохи. Наибольшее видовое разнообразие рыб достигается в экваториальной и тропической океанских зонах. Границами тропической области является зимняя изотерма 15 °С. В умеренной (бореальной) области, где средняя температура 8–10 °С, и в полярных областях количество видов рыб значительно снижается. Например, в Красном море обнаружено около 1000 видов рыб, в Средиземном – 650, в Черном – 180, в Балтийском – около 120, в Баренцевом – около 100, в Карском – всего около 50.

В арктической области преобладают скорпеновые, терпуговые, лососевые виды; в бореальной – большинство тресковых, камбаловые, сельдевые, скумбриевые; в тропической – светящиеся анчоусы, летучие рыбы, корифеновые, парусниковые и т.д. Амфибореальное (прерывистое) распространение рыб имеет место, если одни и те же или близкие виды обитают в Атлантическом и Тихом океанах, но отсутствуют в Северном Ледовитом океане (сельдь, треска, навага, лосось, палтус и др.). Предполагают, что в теплые периоды эти рыбы имели единую область распространения (Арктика), но затем в результате похолодания погибли или в период потепления проникли из одного бассейна в другой. Биполярное распространение рыб наблюдается, когда сходные виды обитают в океанических водах Северного и Южного полушарий, но отсутствуют в тропической и экваториальной зонах (сардина, анчоус, морской окунь, сельдь, сельдевая акула и др.). Предполагают, что холодноводные рыбы северного происхождения проникли на юг через тропики в период похолодания тропических вод или через зоны больших глубин. Некоторые рыбы-космополиты широко распространены и встречаются во всех океанах (акула-катран). В то же время есть виды (эндемики), которые обитают только в определенных водоемах (голомянка – в оз. Байкал). Широтная зональность океанических вод может нарушаться под влиянием течений. Так, теплые течения позволяют продвинуться на север тепловодной фауне и, наоборот, холодные течения – на юг холодноводной фауне. В континентальных водоемах большое значение в распределении ихтиофауны имеет течение воды. Верховья рек, как правило, населены реофильными видами, приспособленными к обитанию в быстрым потоке воды (форель, гольян, подкаменщик), в нижних участках с медленным течением обитают типично озерно-речные виды (лещ, окунь, судак и др.), в эстуарных участках рек помимо пресноводных встречаются солоновато-водные рыбы (речная камбала, бычки, колюшка и др.). Кроме рыб, обитающих в данном районе постоянно, в ихтиофауне рек существенную роль играют проходные рыбы (лосось и др.). Закономерности распределения рыб в крупных озерах схожи с таковыми в морях (донные, пелагические и другие виды), в озерах отсутствует глубоководная ихтиофауна (исключение – оз. Байкал).

Пресноводная ихтиофауна разделена на зоогеографические области, значительно отличающиеся по составу ихтиофауны. Выделяют следующее области: Палеарктическая (Евразия), Неоарктическая (Северная Америка), Амурская, Китайско-Индийская (Сино-Индийская), Африканская (Эфиопская), Австралийская и Южно-Американская.

Таким образом, рыбы смогли адаптироваться к жизни в самых различных условиях водной среды. Поражает их способность приспосабливаться к обитанию в экстремальных условиях – на дне океанов при колоссальном давлении, в высокогорных озерах на

высотах более 4 000 м, в подземных пещерных водотоках и водоемах, в кратерах потухших вулканов, заполненных водой. В Южном океане, в морях, омывающих Антарктиду, рыбы сем. нототениевые приспособились обитать при температуре воды до –2 ºС! Аналогичные способности демонстрируют некоторые рыбы из Северного ледовитого океана, например полярная сайка. В целом, основными факторами географического распространения рыб являются: глубины, температура, соленость, газовый режим водоемов. На континентах на распространение рыб существенно влияют механические преграды (горы, участки суши и т.д.), в океанах – материки, экологические факторы (температура, соленость, глубины и др.). В настоящее время на естественные границы географического распространения и численность рыб влияет также хозяйственная деятельность человека. Так, в результате акклиматизации в Белом море появилась горбуша (дальневосточный вид), в Каспийском море – азовская кефаль и т.д. Интенсивный промысел снизил численность и уменьшил ареал некоторых промысловых видов (перуанский анчоус, многие виды камбал и т.д.).

Рыбы приспособлены к передвижению как в текучей, так и в стоячей воде. Они в состоянии двигаться в воде различными способами и с разной скоростью. Поэтому общие пропорции тела рыб, строение их плавников и физиологические особенности адекватны условиям местообитания и образу жизни. По форме тела рыб можно разделить на несколько основных типов (рис. 3.15). *Торпедовидный* тип свойственен наиболее хорошим пловцам, активно передвигающимся в толще воды. К этой группе принадлежат кефали, лососи, скумбрия, сельдевая акула и др. *Стреловидный* тип – близок к предыдущему, но при этом тело рыб более вытянуто в длину, а непарные плавники отодвинуты назад. Такую форму тела имеют например щука и сарган. *Сплющенный с боков* тип формы тела подразделяется в свою очередь на лещевидный, тип луны-рыбы (см. рис. 3.15*г*) и тип камбалы. *Змеевидный* тип – тело сильно вытянуто, при этом поперечный разрез почти круглой формы. Такую форму тела имеют типичные обитатели зарослей – угри, морские иглы и др. *Лентовидный* тип – тело сильно вытянуто и сплющено с боков. Обладатели такой формы тела не могут развивать большой скорости перемещения. Характерным примером является *сельдяной король Regalecus* и некоторые другие рыбы. *Шаровидный* тип – тело имеет вид почти симметричного шара, хвостовой плавник развит весьма слабо. К этой группе принадлежат рыбы-кузовки, тетрадонты, пинагоры и др. *Плоский* тип формы тела имеют камбалы и донные акулообразные – скаты.

Для защиты от хищников и паразитов у некоторых рыб на поверхности тела сформировался панцирь, иногда достаточно мощно развитый (рис. 3.16). Он образовывается из разросшихся чешуй или имеет вид более плотных косных пластинок. Наличие панциря значительно сковывает движения рыб, не позволяет телу быть достаточно гибким, поэтому панцирные рыбы относительно медлительны.

На скорость движения рыб, кроме формы их тела, влияют также размеры, тип кожного покрова, возраст и образ жизни (стайный или одиночный). Зависимость скорости движения рыбы от ее размеров приблизительно выражается следующей формулой (3.1) [Никольский, 1974]:

$$V = 1/4\ [L\ (3f - 4)], \qquad (3.1)$$

где V – скорость в см/с; L – длина рыбы, см; f – число взмахов хвоста в секунду.

Наибольших скоростей движения среди рыб достигают некоторые акулы, меч-рыбы, тунцы. Например, тунец (*Thunnus thunnus* L.) способен перемещаться со скоростью до 20 м/с, голубая акула (*Carcharhinus glaucus* L.) может двигаться со скоростью 10 м/с, а атлантический лосось (*Salmo salar* L.) – до 5 м/с. Для преодоления сопротивления воды весьма важно свести к минимуму силу трения тела о воду. У рыб – хороших пловцов – это достигается путем наибольшего сглаживания поверхности тела и выделением на поверхность чешуйного покрова специальной слизи, также приводящей к снижению трения. Например, у быстрых хищных рыб барракуд (*Sphyraena*) слизь на поверхности тела снижает трение при движении на 65 %!

Среди рыб есть совсем уникальные виды, обладающие способностью к временному полету в атмосфере. Все они обитатели тропических вод открытых океанических

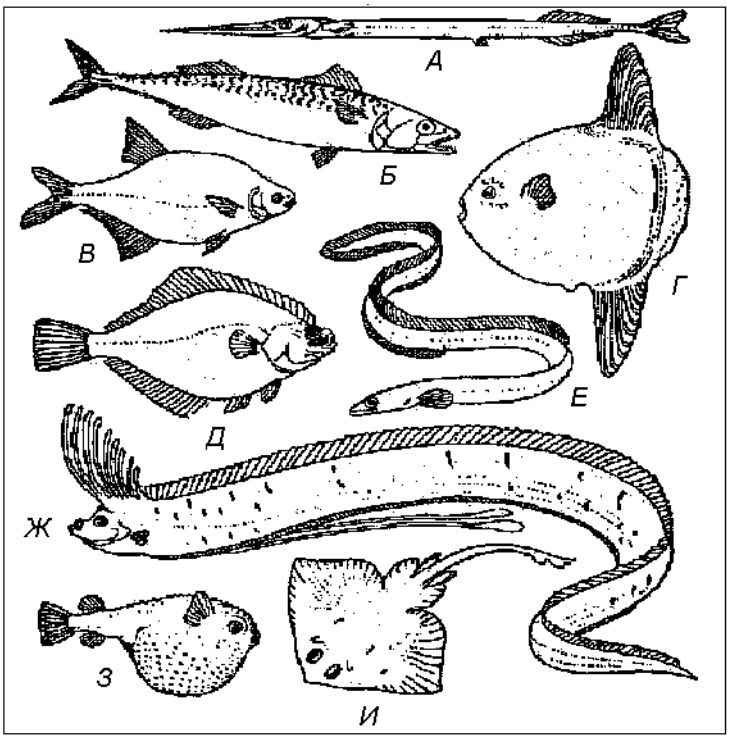

Рис. 3.15. Формы тела рыб [Никольский 1974]:
А – стреловидная (сарган); *Б* – торпедовидная (скумбрия); *В* – сплющенный с боков (обыкновенный лещ); *Г* – тип луны-рыбы; *Д* – тип камбалы (речная камбала); *Е* – змеевидный (угорь); *Ж* – лентовидный (сельдяной король); *З* – шаровидный (кузовок); *И* – плоский (скат)

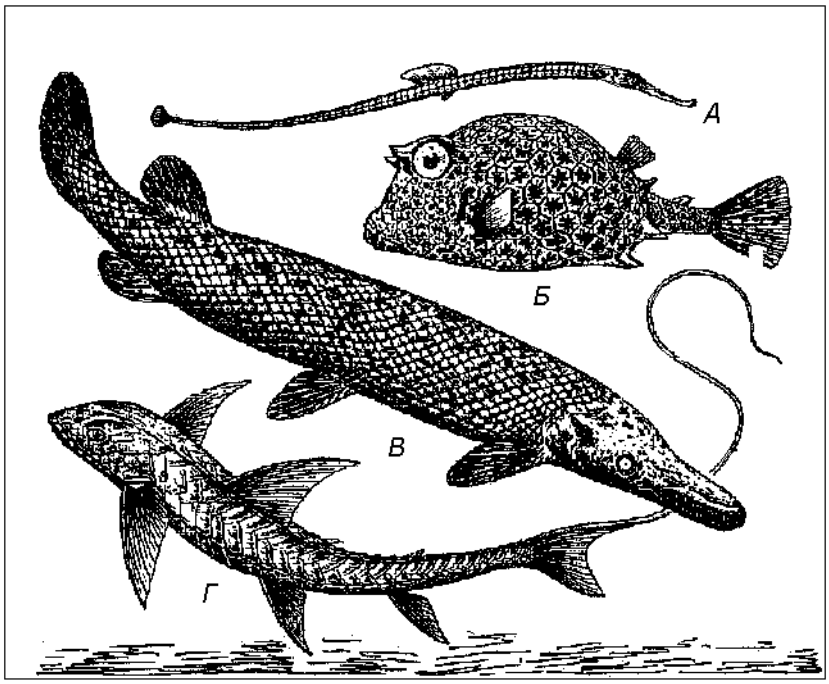

Рис. 3.16. Панцирные рыбы [Никольский, 1974]: *А* – морская игла (*Syngnathiformes*); *Б* – панцирный кузовок (*Tetrodontiformes*); *В* – кайкановая щука (*Lepisosteiformes*); *Г* – панцирный сом (*Cypriniformes*)

районов. Наиболее хорошо это свойство выражено у летучих рыб сем. *Exocoetidae*. Летучая рыба может, выпрыгнув из воды, держаться в воздухе до 10–12 с, пролетая при этом расстояние в 100–120 м! Хотя это, конечно, не настоящий полет, как у птиц, а парение по типу планера.

Летучие рыбы имеют очень большие, хорошо развитые грудные плавники, которые в какой-то мере способны выполнять роль крыльев самолета. Главным двигателем,

позволяющим набрать достаточную скорость на взлете, является хвост, и прежде всего его нижняя лопасть. Выскочив на поверхность воды, летучая рыба некоторое время скользит по водной глади, оставляя за собой концентрические волны. В это время тело рыбы находится уже в воздухе, а хвост остается работать в воде. Скорость движения продолжает увеличиваться до момента полного отрыва тела от воды. Дольше всех держаться в воздухе те летучие рыбы, у которых увеличены не только грудные, но и брюшные плавники. Считается, что способность к кратковременной смене среды жизни у летучих рыб является особым приемом защиты от хищника, который при этом полностью теряет визуальный контакт со своей жертвой.

Условия жизни рыб в прибрежных зонах морей, открытых частях и на больших глубинах существенно различаются. Прибрежная зона являются районом повышенной продуктивности и видового разнообразия. Здесь обитает молодь множества видов рыб, на дне типичными представителями являются донные виды (бычки, камбала, морские караси и др.). Фауна поверхностных вод океана (глубины до 200 м) отличается меньшим разнообразием по сравнению с прибрежной зоной, однако численность некоторых видов здесь значительно выше. Среди многих пелагических видов, как мирных, так и хищных, выражен стайный образ жизни (сайра, тунцы, летучие рыбы и др.). Пелагические рыбы, как правило, имеют стройную форму тела и выраженную окраску – серебристую или яркую цветную (рыбы коралловых рифов). Глубоководная ихтиофауна также достаточно разнообразна (около 2 тыс. видов рыб) и состоит из потребителей органической взвеси (светящийся анчоус, батилаги), потребителей беспозвоночных животных грунта (макрурусы) и типичных хищников (алепизавр, большерот и др.). Всех их разделяют на 2 группы:

1) истинно глубоководные – имеют специальные приспособления для жизни на глубинах: органы свечения, телескопические глаза и т.д. (сельдеобразные, угреобразные, трескообразные);

2) шельфоглубоководные – не имеют специальных приспособлений для жизни на глубинах, встречаются в основном в пределах склона, не опускаются на глубины (окунеобразные, камбалообразные).

Глубоководная фауна количественно наиболее богата в верхних слоях батиали (от 200 до 3000 м), с глубиной обеспеченность пищей снижается и уменьшается общая биомасса рыб. Определено несколько сотен типично донных глубоководных видов рыб имеющих соответствующие физиологические и морфометрические адаптации (рис. 3.17).

В связи с очень слабой освещенностью на глубинах более 300 м у глубоководных рыб выработался целый ряд адаптаций. Многие из них имеют глаза очень больших размеров, способные улавливать малейшие отблески света. Например, у вида *Bathymacrops macrolepis* (Gilchrist) из сем. *Microstomidae* диаметр глаза может достигать 40 % от длины головы. Крупные глаза формируются также и у глубоководных долгохвостых рыб (рис. 3.17*Ж*). Некоторые рыбы, обитающие в глубоководной сумеречной зоне, обладают способностью изменять форму глазного зрачка: он становится более продолговатым, его концы заходят за хрусталик, благодаря чему возрастает его светопоглотительная способность. Иногда в строении глаз появляется даже телескопичность или они располагаются на длинных стебельках, что позволяет значительно увеличить поле зрения. Отдельные виды (*Argyropelecus olfersii*) имеют в глазу даже специальный светящийся орган, поддерживающий сетчатку глаза в состоянии постоянного раздражения, тем самым повышается ее чувствительность к световым лучам низкой интенсивности. Установлено, что около 45 % рыб, населяющих глубины более 300 м, способны сами в большей или в меньшей степени излучать свет. Причем строение органов свечения может быть самым различным. Например, глубоководные рыбы семейства *Macruridae* имеют кожные слизистые железы, содержащие фосфоресцирующую субстанцию излучающую слабый свет. При этом создается впечатление, что светится вся рыба. Представители сем. удильщиковые (рис. 3.17*А*) имеют весьма сложно устроенный орган свечения, представляющий собой капсулу на конце сдвинутого вперед луча спинного плавника. Данный орган служит, прежде всего, для привлечения кормовых организмов. Внутри капсулы живут особые бактерии, вырабатывающие свет за счет окисления вещества люцефирин. Контролируя снабжение кровью

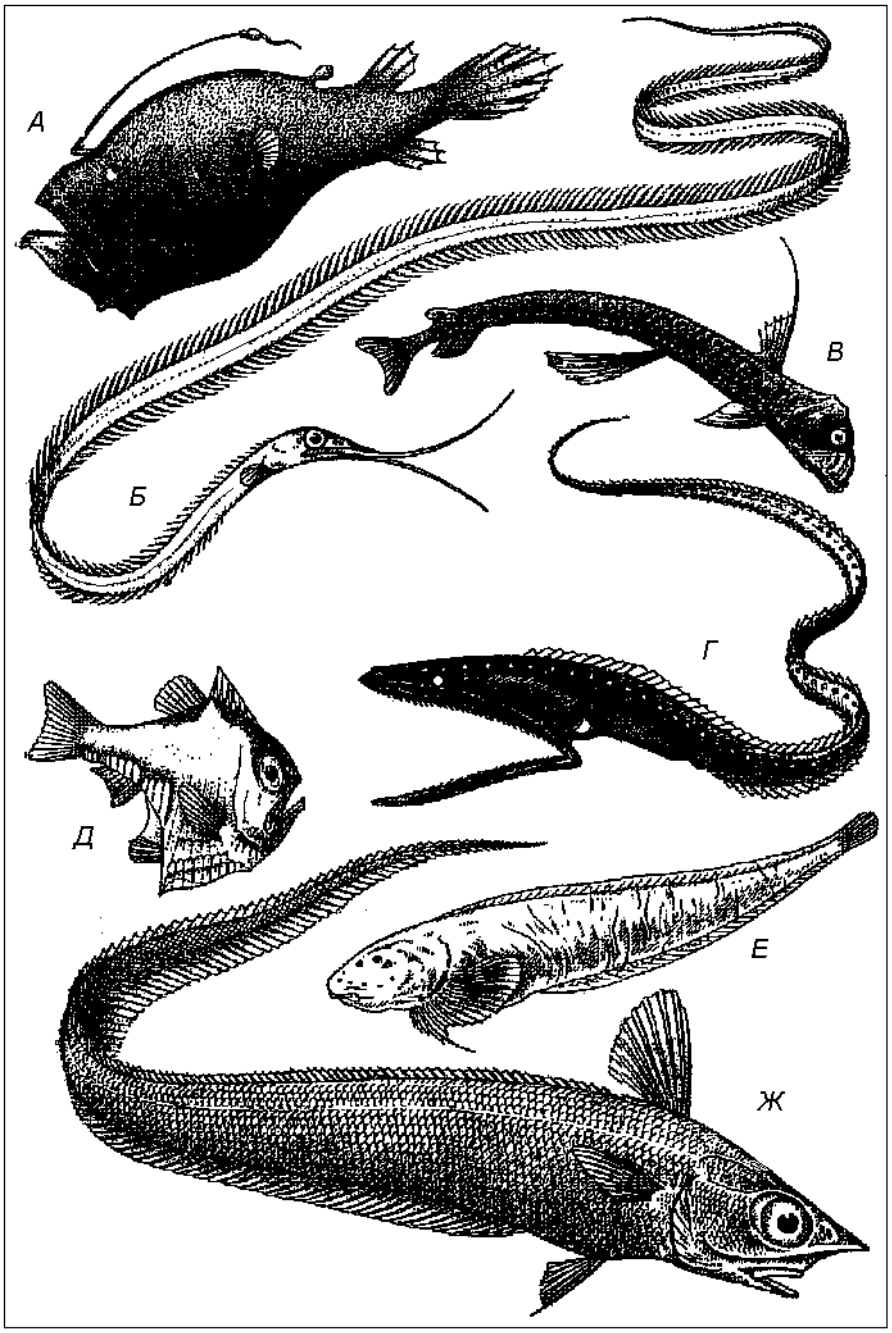

Рис. 3.17. Глубоководные рыбы [Никольский, 1974]: *А – Cryptopsarus couesi* (Gill) – сем. ногоперые, удильщики; *Б – Nemichthys avocetta* (Jord. Et Gilb) – отряд угреобразные; *В – Chauliodus sloanei* (Bloch et Schn) – отряд сельдеобразные; *Г – Gastrostomus bairdii* (Gill a. Ryder) – отряд угреобразные; *Д – Argyropelecus olfersii* (Cuv.) – светящиеся анчоусы; *Е – Pseudoliparus amblystomopsis* (Andr.) – отряд окунеобразные; *Ж – Coelorhynchus carminatus* (Goode) – долгохвостые

и кислородом светящейся капсулы, рыба-удильщик может менять интенсивность излучаемого света. Органы свечения обитателей сумеречной зоны могут иметь даже своеобразный рефлектор, позволяющий сфокусировать выделяемый свет в небольшой луч. Кроме привлечения добычи, выделение света глубоководными обитателями выполняет еще несколько важных для них задач. Среди них: привлечение особей другого пола в сезон размножения, отвлечение самцом хищника от самки, ориентация в стае и др.

Рыбы, обитающие на глубинах более 800–1000 м, где солнечный свет становится практически не различим, имеют упрощенное строение глаз, вплоть до их полного исчезновения (*Ipnops*). Но, наряду с редукцией органов зрения, эти рыбы демонстрируют развитие различных выростов на теле: удлиняются лучи плавников или усики. Выросты служат органами осязания и в какой-то мере компенсируют утрату зрения.

Большинство видов рыб, обитающих в поверхностных, хорошо освещаемых солнечным светом слоях воды, имеют цветное зрение. В сумеречной зоне зрение становится черно-белым.

Рыбы, наравне с некоторыми китами и кальмарами, способны совершать весьма протяженные произвольные перемещения – миграции. Миграции рыб, как и других животных, включая сухопутных, – это обычно массовые, активные перемещения из одной части ареала в другую. Рыбы направляются в тот район, где они находят оптимальные для себя условия среды на данной стадии своего жизненного цикла. Миграция является особым звеном в развитии особей, неразрывно связанным как с предшествующими, так и с последующими звеньями. По временному масштабу выделяют миграции суточные, сезонные, годовые. Исходя из своих мотиваций, миграции подразделяют на *нерестовые*, *нагульные* и *зимовальные*. Нерестовая миграция состоит в движении половозрелых рыб к местам размножения из районов кормежки или зимовки. В зависимости от направления движения половозрелых рыб нерестовые миграции подразделяют на *анадромные*, когда особи направляются из морских бассейнов для икрометания в реки (лососевые, корюшка, миноги и др.), и *катадромные*, при которых особи стремятся выйти на нерест из пресной воды в солоноватую или морскую (европейский угорь и др.).

Нагульная, или кормовая, миграция – это перемещения от мест размножения или зимовки к местам нагула (основного кормления). Зимовальная миграция свойственна для рыб, обитающих в субполярной и умеренной (бореальной) климатических зонах, с резко выраженными сезонными различиями гидрометеорологических условий. Заключается в перемещении от мест размножения или нагула к местам зимовки. Для обитания в зимний период рыбы внутренних и окраинных морей Европы, так же как и крупных пресноводных континентальных водных объектов, выбирают глубоководные районы с более высокой, чем у поверхности воды, температурой. Например, со второй половины осени из мелководного, быстро охлаждающегося Азовского моря через Керченский пролив массово уходят в Черное море кефаль и хамса. Далее они следуют вдоль побережья в юго-восточные районы Черного моря, где на глубинах от 50 до 100 м зимуют при относительно благоприятных температурных условиях. С наступлением весны и прогревом поверхностных водных масс, эти виды совершают обратную кормовую миграцию – многие из них покидают Черное море и направляются в более продуктивное Азовское.

Примером нерестовой миграции могут являться сезонные перемещения донных рыб Балтийского моря. Здесь одними из основных объектов промысла являются крупные донные рыбы, такие как треска (*Gadus morhua callaries L.*), морская камбала (*Platessa platessa L.*), речная глубинно-нерестующая камбала (*Pleuronectes flesus L.*) и камбала-лиманда (*Limanda limanda L.*), принадлежащие к числу важных промысловых пород в водах Северной Атлантики в целом. Треска и камбалообразные, обитающие в Балтике, в периоды нереста особенно требовательны к солености воды и содержанию растворенного кислорода. В связи с этим, районы её нереста в Балтийском море расположены в придонных слоях глубоководных впадин, где отмечается повышенная солёность, необходимая для развития пелагических икринок и более постоянная температура воды. Однако недостаток кислорода в глубинных слоях приводит к ограничению нерестового ареала. Акватория, пригодная для нормального развития личинок трески, составляет около 27 % всей площади открытого моря. Основные нерестилища западно-балтийской трески располагаются в Арконской впадине, к северу от о. Рюген, в Мекленбургской бухте, Кильской бухте, а также в проливе Малый Бельт. Нерест осуществляется в феврале-марте в западных районах и в марте-апреле в районе Арконской впадины. Часть стада способна мигрировать для нереста в южную часть пр. Каттегат. Восточно-балтийская треска нерестится в Борнхольмской впадине, Слупском желобе, Гданьской и Готландской впадинах (рис. 3.18). Согласно Г.В. Грауман (1980), наибольшая плотность икры характерна для Борнхольмской впадины. Здесь поступление соленых североморских вод и соответственно аэрация придонных горизонтов нерестилищ наблюдается значительно чаще, чем в восточных и северо-восточных районах моря. В целом по морю появление максимумов численности икры и личинок трески связано с годами адвекции североморских вод.

Обобщение обширного теоретического и экспериментального материала по биологии и экологии трески и камбалообразных показало, что для донных балтийских рыб, обладающих океаническим происхождением, свойственны сходные приспособительные адаптации к жизни в солоноватых водах Балтийского моря. Успешное размножение донных рыб становится возможным только в придонных горизонтах глубоководных впадин моря в условиях повышенной солёности (не менее 11–12 ‰) и концентрации кислорода не менее 2 мг/л. При значительном снижении солёности, пелагическая икра трески и камбалообразных в силу определённых плотностных отношений опускается к дну, попадает в зону с дефицитом растворённого кислорода, и, как правило, погибает даже в случае предшествующего оплодотворения. Взрослые особи и молодь донных рыб способны нагуливаться в прибрежных высокопродуктивных районах при более низкой солёности. Достигнув половой зрелости в возрасте от 3 до 4 лет, особи трески и камбалообразных совершают в весенний период нерестовые миграции по направлению к нерестилищам, которыми являются глубоководные впадины центральных и южных районов моря. Крупнейшим нерестилищем является Готландская впадина. На рис. 3.17 показано расположение основных нерестилищ, пути нерестовых миграций и примерные восточные границы формирования промысловых стад донных рыб Балтийского моря.

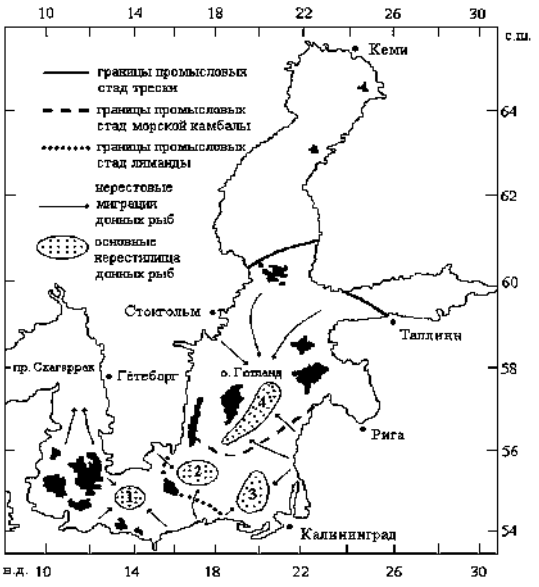

Рис. 3.18. Восточные границы промысловых стад донных балтийских рыб, расположение их основных нерестилищ и пути нерестовых миграций: *1* – Арконская впадина; *2* – Борнхольмская впадина; *3* – Гданьская впадина; *4* – Готландская впадина

Для рыб, обитающих в окраинных морях Европы, характерны активные кормовые и нерестовые миграции. Так, атлантическая треска после икрометания у берегов Норвегии начинает, усиленно питаясь, двигаться к востоку. По завершении нереста треска значительно худеет, но по мере дальнейшего продвижения к Баренцеву морю происходит увеличение ее жирности и упитанности. Объектами питания взрослой трески является мелкая сельдевая рыба. К концу периода нагула треска достигает обычно наибольшей упитанности и почти прекращает питаться (рис. 3.19). Норвежская сельдь (*Clupea harengus* L.) после нереста также совершает протяженную кормовую миграцию, отдаляясь из района своего размножения у юго-западного побережья Норвегии в открытое море. Продвигаясь далее на север и восток, сельдь выбирает места с наибольшими скоплениями низших ракообразных в толще воды, которые служат ей пищей.

Миграции морских хищных рыб могут быть во многом связаны с перемещениями их основных объектов питания – других более мелких массовых видов рыб. Например, установлено, что сельдевая акула *Lamna nasus* (Bigelow) в своих миграциях тесно связана с перемещениями стад сельди. При массовых подходах сельди к берегу для икрометания обычно сразу же появляется большое количество акул.

Нерестовая, нагульная и зимовальная миграции рыб оказываются тесно взаимосвязанными. Они подготавливаются предыдущими звеньями жизненного цикла и сами обеспечивают прохождение дальнейших этапов жизни рыб. Переход в миграционное состояние всегда сопровождается различными изменениями в биологических характеристиках – возрастает жирность и упитанность, развиваются половые железы.

В океане, окраинных и внутренних морях в качестве промысловых рыб используется около 800 видов. Но особую промысловую значимость в мировом рыболовстве имеют только около 150 видов. Среди них основное место в уловах занимают атлантическая и тихоокеанская сельдь и треска, сардина, скумбрия, перуанский анчоус, баренцевоморская

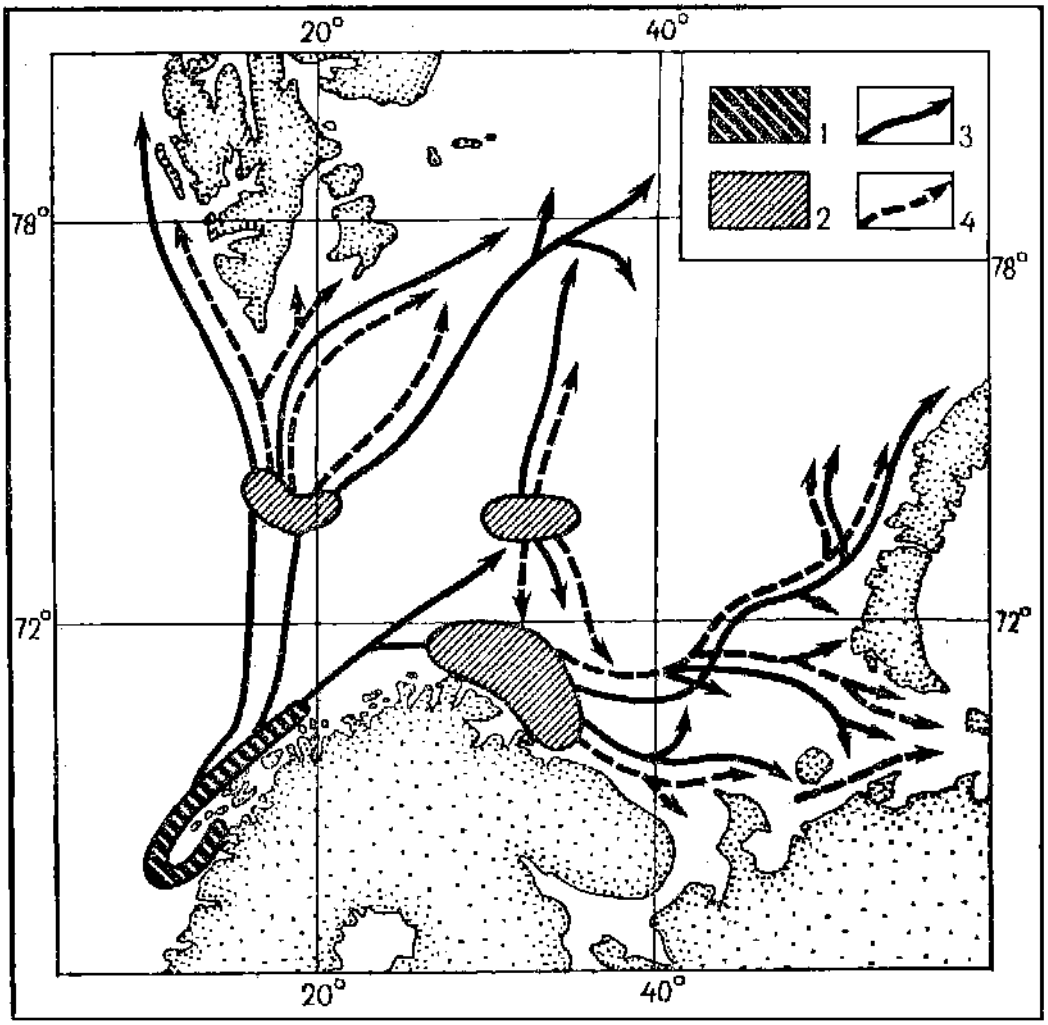

Рис. 3.19. Схема миграций норвежской трески [Никольский, 1974]: *1* – места нереста; *2* – места зимовки неполовозрелой трески; *3* – пути миграции половозрелой трески; *4* – пути миграции неполовозрелой трески

мойва, ставрида, кефали, северо-тихоокеанский минтай и лососевые рыбы. Наиболее высоким уровнем рыбопродуктивности отличается северо-западная (1150 кг/км^2) и юго-восточная (590 кг/км^2) части Тихого океана, а также северо-восточная (640 кг/км^2) и северо-западная (500 кг/км^2) части Атлантического океана. Именно в этих районах океанов формируются благоприятные условия для биологической продуктивности экосистем, что связано с наличием теплых океанских течений, фронтальных зон и апвеллингов. В прибрежной же шельфовой зоне данных районов рыбопродуктивность достигает еще больших величин – до 1580–2850 кг/км^2 [Моисеев П.А., 1989]. Для центральных океанических районов свойственна резко пониженная рыбопродуктивность. Общие мировые уловы рыб в настоящее время составляют около 85 млн т в год. При этом в пределах шельфовой зоны занимающей 7,4 % акватории Мирового океана добывают не менее 70 % всего мирового улова рыбы.

Некоторое экономическое значение имеет так же промысел других представителей нектона – кальмаров. Их общий годовой вылов оценивается в несколько миллионов тонн. Коммерческий промысел китов, моржей и тюленей в настоящее время запрещен.

3.5.2. Планктон

Планктон (от греч. *planktos* – блуждающий, парящий) – совокупность растений (*фитопланктон*: диатомовые, зеленые и сине-зеленые (только пресные водоемы) водоросли, растительные жгутиконосцы, перидинеи и др.) и мелких животных организмов

(*зоопланктон*: мелкие ракообразные, из более крупных – крылоногие моллюски, медузы, гребневики, некоторые черви), обитающих на разной глубине, но не способных к активным передвижениям и к противостоянию течениям. Планктон играет важную роль в пищевых (трофических) связях, является пищей для многих водных обитателей, в том числе основным кормом для усатых китов (*Myatcoceti*). Планктон по размерному признаку подразделяется на макро-, мезо-, микро-, нано- и ультрапланктон, к которым соответственно относятся организмы длиной от 1 до 100 см, от 1 до 10 мм, от 0,05 до 1 мм и мельче 0,05 мм.

По степени привязанности организмов к водной толще различают *голопланктон* и *меропланктон*. К голопланктону принадлежат организмы, вся активная жизнь которых проходит в толще воды, и только покоящиеся стадии могут находиться на дне. К меропланктону относятся формы, обитающие в толще воды только на каком-то отрезке своего активного существования, а остальную часть жизни ведущие иной образ жизни (пелагические личинки донных животных, икра и личинки рыб и др.).

Своеобразной жизненной формой является *криопланктон* – население талой воды, образующейся под лучами солнца в трещинах льда и пустотах снега. Днем организмы криопланктона, например жгутиконосец *Chlamydomonas nivalis*, окрашивающий снег в красный цвет, или придающая ему зеленую окраску *Ancylonema nordenskjoldii*, ведут активный образ жизни, а ночью вмерзают в лед. Состав ледовой фауны и экологическая роль льда будут рассмотрены в дальнейшем в отдельном разделе.

Приспособления планктонных организмов к пелагическому образу жизни заключаются в обеспечении плавучести за счет развития газовых вакуолей, различных выростов на поверхности тела (рис. 3.20), в проявлении адаптаций к использованию течений и других средств пассивного передвижения. Популяциям многих представителей планктона и нектона свойственны массовые перемещения, регулярно повторяющиеся во времени и пространстве. Перемещения совершаются в вертикальном и горизонтальном направлениях, обеспечивая особям популяции нахождение в тех участках ареала, где в данное время складываются наиболее благоприятные условия. Суточные вертикальные миграции свойственны как пресноводным, так и морским пелагическим организмам, но у последних имеют больший размах. Среди пелагических организмов различают мигрантные виды, совершающие суточные вертикальные миграции, и немигрантные, у которых они отсутствуют.

Сигналом к совершению суточных вертикальных миграций служат изменения среды, обусловливаемые ритмикой геофизических циклов, в первую очередь колебания

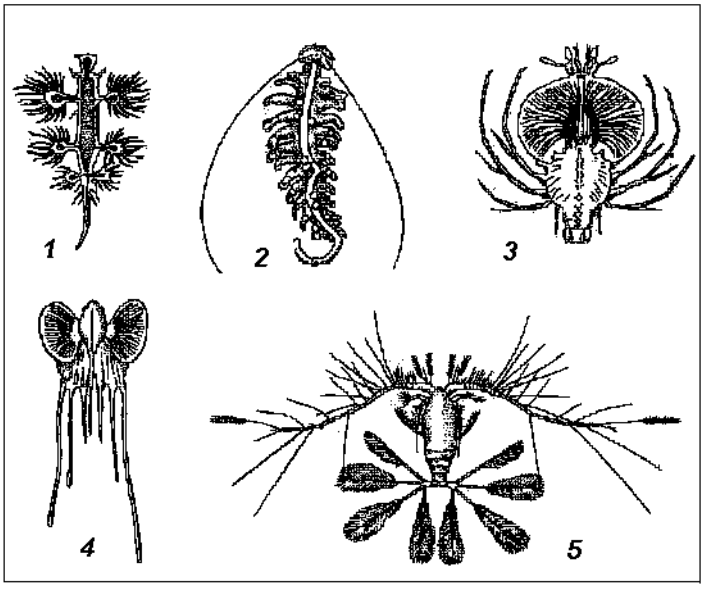

Рис. 3.20. Увеличение относительной поверхности тела у планктонных организмов:
1 – планктонный моллюск *Glaucus atlanticus*; *2* – планктонный червь *Tomopetris euchaeta*; *3* – личинка рака *Palinurus*; *4* – личинка рыбы морского черта *Lophius*; *5* – веслоногий рачок *Calocalanus pavo*

освещенности. Большинство мигрантов поднимается к поверхности воды к концу дня и погружается вглубь с восходом солнца. Сдвиг во времени сумеречного освещения, обусловленный разным географическим положением водоемов или сезонными изменениями продолжительности дня, ведет к соответствующему смещению сроков суточного миграционного цикла. Сумерки распространяются в воде со скоростью около 0,5–2,5 см/с в направлении к поверхности; примерно с такой же скоростью поднимаются рыбы. Сходная картина зависимости миграционного поведения от светового фактора наблюдается у многих планктонных организмов. Основная масса фитопланктона морей и океанов находится в слое от поверхности до 100–150 м. В умеренных и высоких широтах максимальная концентрация водорослей отмечается в самом поверхностном слое. В зоне тропиков, где солнечный свет и тепло намного более интенсивны фитопланктон находится в основном на глубинах от 10 до 15 м – обитание ближе к поверхности создает опасность разрушения хлорофилла под действием слишком мощного потока света. Значительное влияние на вертикальное распределение водорослей оказывает также температура воды. Установлено, что во многих районах Мирового океана максимум нахождения водорослей совпадает с зоной *термоклина*, где резкий перепад температур приводит к расслоению водной массы по плотности. В результате образуется слой, в котором задерживаются опускающиеся водоросли, так как плотность воды в нем может оказаться равной или несколько превышать плотность их тел. Численность фитопланктона в морских акваториях и водных объектах суши зависит также от концентрации биогенных элементов, прежде всего углерода, кремния, азота и фосфора, от степени освещенности водной поверхности и прозрачности воды, характера циркуляции вод и воздействия хищников, в качестве которых выступают многочисленные зоопланктонные организмы. Водоросли фитопланктона обеспечивают продуцирование необходимого всем водным животным первичного органического вещества. В районах с низким обилием фитопланктона, как правило, наблюдается снижение видового разнообразия и численности большинства пелагических животных форм.

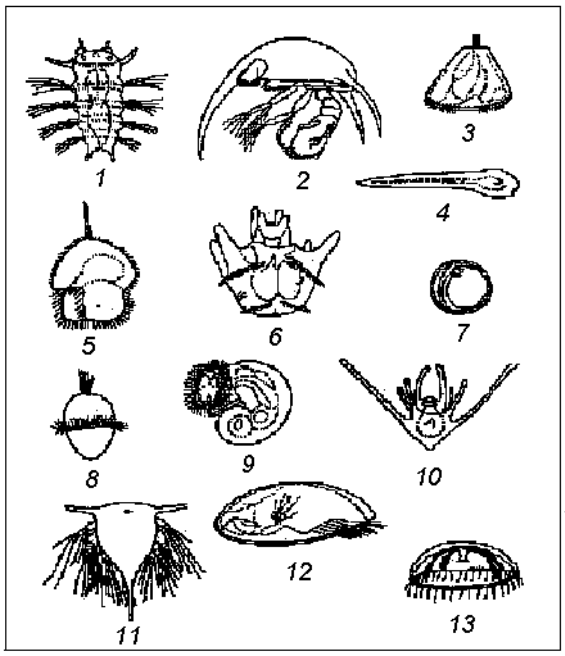

Рис. 3.21. Представители морского зоопланктона [по Odum,1975]: *1* – личинка червя *Platynereis*; *2* – личинка (зоеа) краба *Emerita*; *3* – личинка мшанки; *4* – личинка туникат; *5* – личинка (пилидий) немертин; *6* – личинка (плутеус) морского ежа; *7* – икринка рыбы; *8* – личинка (трохофора) кольчатого червя полихеты; *9* – личинка (велигер) моллюска; *10* – личинка (плутеус) морской звезды; *11* – личинка (науплиус) усоногих ракообразных – балянусов; *12* – циприсовая личинка усоногих; *13* – медузоидная стадия гидроидов

Зоопланктон по своему видовому составу и численности представлен в основном ракообразными, главным образом группами веслоногих, эвфаузид, мизид, ветвистоусых, веслоногих и др. Из 1200 определенных видов морских планктонных ракообразных к веслоногим (рис. 3.20.5) принадлежат около 750 видов. Примерно 4000 видов представлены кишечнополостными планктонными животными, среди которых в основном медузы и гребневики. В очень большом количестве в составе зоопланктона представлены личинки донных беспозвоночных (рис. 3.21) крабов, червей, моллюсков, морских звезд и др.

Кроме того, среди планктонных форм насчитывается не менее 180 видов моллюсков во взрослом состоянии (рис. 3.21.*1*).

Общая биомасса зоопланктона в Мировом океане оценивается в 21,5 млрд т, из которых около 9 млрд т приходится на долю макропланктона, 12 млрд т представлено мезоплакнтоном, около 1 млрд т – микропланктоном (бактерии и простейшие). Видовое разнообразие зоопланктона снижается при

переходе их открытых районов океана к окраинным морям. Во внутренних морях России, находящихся в условиях значительного опреснения, видовое разнообразие зоопланктона снижается еще в большей степени. Но при этом его численность, особенно в устьевых зонах впадающих в моря рек, летом может достигать весьма больших величин (от 10 до 60 тыс. особей в 1 м^3), обеспечивая тем самым хорошую кормовую базу для роста молоди всех рыб, включая промысловых.

Пресноводный макрозоопланктон представлен главным образом относительно немногочисленными видами ветвистоусых (дафнии) и веслоногих (циклопы) ракообразных, могут встречаться также планктонные личинки моллюсков и икра рыб (чехонь).

Таким образом, вода естественных водных объектов, особенно океаническая и морская, является «живой» – в ней обитает множество видов самых разнообразных организмов. Но только вооружившись микроскопом, мы сможем увидеть все это прекрасное многообразие жизни в каждой капле воды.

3.5.3. Нейстон

Нейстон (от греч. *neustos* – плавающий) – особая жизненная форма, представляющая собой сообщество микроорганизмов, растений и животных мелких и средних размеров, обитающих в самой поверхностной зоне водоемов – на границе раздела воды и воздуха. В состав нейстона входят клопы-водомерки, жуки-вертячки, одноклеточные водоросли, икра рыб, планктонные личинки высших ракообразных, бактерии, простейшие и др. Некоторые из них в качестве опоры используют нижнюю поверхность пленки воды. В пресных водах это свойственно для моллюсков *Limnaea*, *Physa*, рачков *Scapholeberis* и др., а в море – для моллюсков *Hydrobia*, *Glaucus*, *Aeolis*, личинок высших раков и др. Значительную часть пресноводного нейстона составляют водоросли различных отделов: золотистые (*Chromulina*), эвгленовые (*Euglena, Trachelomonas*), зелёные (*Chlamydomonas*), жёлто-зелёные (*Botrydiopsis*) и др. У многих нейстонных микроорганизмов для удержания в приповерхностном слое воды имеются специальные приспособления (различные выросты, «паруса») либо характерные морфологические особенности (наличие в клетках газовых вакуолей, обилие масла в виде клеточных включений, покрытие клетки (-ок) слизью и т.п. Термин «нейстон» впервые был предложен английским зоологом Э. Науманном в 1917 г.

Условия жизни представителей нейстона характеризуются сильным потоком тепла и света, высокой влажностью воздуха, подвижностью поверхности опоры. В этом слое резко выражен перепад температуры на границе воды и атмосферы, солевой режим вследствие испарения и выпадения осадков отличается значительной динамикой, концентрация кислорода из-за контакта с воздухом неизменно высокая. Значительная концентрация органических веществ, скапливающихся на поверхностной пленке и под нею, создает благоприятные условия для питания. На поверхность воды попадают трупы различных животных, летающих над водой, а также содержащая органику пыль, приносимая с суши. Из глубин к поверхности всплывают остатки отмерших гидробионтов. Организмы нейстона сами весьма уязвимы для врагов, так как могут подвергаться нападению из воды и воздуха, а каких-либо убежищ они лишены. Для многих свойственно развитие пигментации, защищающей организмы от гибельного воздействия ультрафиолетовых лучей. В экспериментальных условиях наибольшую устойчивость к ультрафиолетовым лучам обнаруживали микроорганизмы с желтым пигментом – именно в такой цвет окрашены многие колонии нейстонных бактерий. Также характерны скрытная окраска или прозрачность, ряд приспособлений к питанию органическими частицами, падающими на поверхность воды из воздуха. Существенную роль в повышении концентрации органики у поверхности воды играют поднимающиеся газовые пузырьки и пена. Пузырьки газа, возникающие в результате волнения воды, фотосинтеза, гниения и других причин, адсорбируют органические вещества и транспортируют их в приповерхностный горизонт. Характерно, что в периоды волнения моря концентрация бактерий под пленкой поверхностного натяжения возрастает в 10–100 раз. Количество органического детрита, образующегося в приповерхностном

слое за счет адсорбции растворенной органики на пузырьках газа, примерно в 10 раз больше того, которое продуцируется в том же слое фотосинтетиками. Пена концентрирует в себе многие химические элементы, обладает многообразной ферментативной активностью, содержит различные стимуляторы роста, выделяемые бактериями. Высокая концентрация органического вещества в приповерхностном слое воды создает для представителей нейстона, в частности бактерионейстона, крайне благоприятные условия развития. Количество беспозвоночных, икры и личинок рыб на границе раздела вода–воздух в десятки и сотни раз превосходит их концентрацию в остальной толще воды.

Выделяют *гипонейстон*, куда входят организмы, прикрепляющиеся к поверхностной плёнке снизу либо обитающие в воде не глубже нескольких сантиметров от поверхности, и *эпинейстон (плейстон)*, объединяющий организмы, живущие на поверхности воды или полупогруженные в воду. Состав гипонейстона – самый разнообразный. В эту группу могут входить веточки водорослей, оторвавшиеся от дна, а также саргассовые водоросли в одноименном море Атлантического океана, навсегда расставшиеся со своим донным образом жизни; личинки (часто и икра) кефали, хамсы, саргана и некоторых других рыб, личинки крабов и иглокожих, различные веслоногие и равноногие рачки и многие другие организмы.

Для представителей эпинейстона наиболее характерна двойственность адаптации, поскольку часть их тела находится в воде, а часть – в воздухе. У плейстонных растений, например, дыхание происходит как за счет поглощения кислорода из атмосферного воздуха, так и растворенного в воде. Характерно, что устьица образуются только на верхней стороне листовой пластинки, контактирующей с атмосферой, причем в очень большом количестве (в десятки раз больше, чем на листьях наземных растений). Заливание устьиц водой предупреждают соответствующая изогнутость листовой пластинки и восковой налет, обеспечивающий ее несмачиваемость. Среди животных, на верхней стороне пленки поверхностного натяжения в составе эпинейстона в пресных водоемах обитают клопы-водомерки *Gerris* и *Hydrometra*, жуки-вертячки *Gyrinus*, мухи *Ephydra.* На поверхности океанов многочисленны клопы-водомерки *Halobates*. Это, видимо, единственные насекомые, покорившее океан. Пленка под ногами бегающих насекомых прогибается, но не рвется, чему способствует несмачиваемость их тела, позволяющая использовать вертикальную составляющую силы поверхностного натяжения воды. Многие организмы данной группы имеют тело, подобное плотику, так что они всегда держатся на поверхности воды. Некоторые рыбы, например парусник (*Istiophorus platypterus*), луна-рыба (*Mola mola*), могут временно переходить к эпинейстонному образу жизни, выставляя над поверхностью воды сильно развитый спинной плавник. При этом плавник исполняет в какой-то степени роль паруса, позволяя рыбам медленно дрейфовать, используя для передвижения силу воздушных течений.

Характерными постоянными представителями морского эпинейстона являются *сифонофоры* (*Siphonophorae*) – отряд пелагических организмов из класса гидроидных (*Hydrozoa*). Половозрелые стадии представляют собой полупогруженную колонию, движущуюся в океане под влиянием силы ветра и течений. В жизненном цикле сифонофор отсутствует ярко выраженное чередование поколений, характерное для многих других гидроидных. Известно около 160 видов сифонофор, обитающих преимущественно в тропических морях. Среди них есть ряд ядовитых форм, смертельно опасных для человека, например, «португальский кораблик» (*Physalia physalis*).

Колония сифонофоры может достигать нескольких метров в длину (рис. 3.22*А*). Интеграцию обеспечивает *ствол колонии,* представляющий собой трубку, внутри которой проходит общая пищеварительная система колонии. Стенка этой трубки состоит из двух однослойных эпителиев: покрывающего наружную поверхность *эпидермиса* и выстилающего кишечную трубку *гастродермиса*; между эпителиями располагается тонкая прослойка соединительной ткани – *мезоглея*. От ствола отходят зооиды – различные функциональные единицы колонии, гомологичные полипам или медузам. Одним из важнейших отделов колонии является *пневматофор*, или «поплавок», – видоизменённый передний конец колонии, содержащий газовую полость. Он достаточно крупный (до 30 см) и

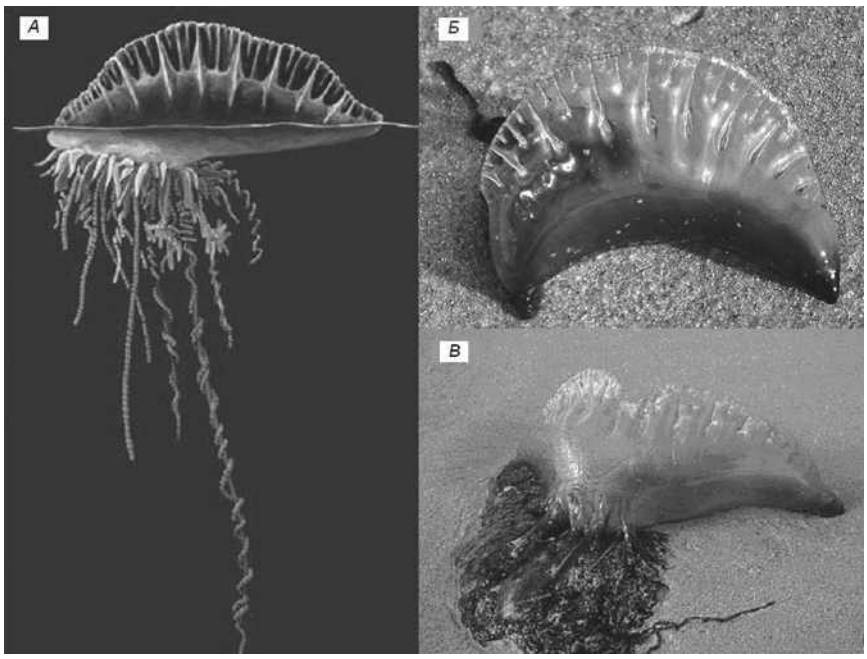

Рис. 3.22. Внешний вид представителей отряда *Siphonophorae: А* – схема колонии в воде; *Б* – фото пневматофора на песке после шторма; *В* – фото пневматофора с центральным стволом и зооидами

окрашен в ярко-голубой или красный цвет. Газ выделяют клетки особой газовой железы. Установлено, что состав газовой смеси поплавка несколько отличен от состава атмосферного воздуха – в нем обнаружена повышенная концентрация углекислого газа, содержится также и азот. Основная функция пневматофора – регуляция плавучести. При сокращении его стенок воздух из газовой полости выдавливается, так что колония погружается на глубину. Выделение газа, напротив, раздувает пузырь и увеличивает общую плавучесть. Известно, что в роли стимула к погружению может выступать сильное волнение. Кроме того, выступающий над поверхностью воды пневматофор у *Physalia physalis* может работать аналогично парусу, способствуя движению колонии. Под пневматофором расположено несколько плавательных колоколов. За счёт сокращения куполов их зонтиков колония способна передвигаться независимо от волнения моря или течений. Ниже на стволе располагаются многочисленные особи, обеспечивающие захват добычи и питание колонии. Некоторые из них имеют ловчие нити (арканчики), иногда достигающие 10 м в длину. Размножаются сифонофоры, в зависимости от вида, половым или бесполым путем (почкованием), возможно чередование поколений.

Кроме сифонофор, ветер гоняет по волнам и парусников (*Vellela spirans*), и пенистые плотики моллюсков янтин (*Janthina janthina*), которым своеобразный плот из газовых вакуолей также позволяет удержаться на поверхности воды.

3.5.4. Бентос

Бентос (от греч. *benthos* – глубина) – это гидробионты дна. Они могут обитать на поверхности грунта и в его толще, в соответствии с чем население дна подразделяется на *эпи-* и *эндобентос*. По размерному признаку выделяют организмы *микро-*, *мейо-* *макробентоса*. К микробентосу относятся организмы размером менее 0,1 мм, к мейобентосу – от 0,1 до 2 мм, к макробентосу – более 2 мм. По способу питания представители зообентоса подразделяются на хищных (плотоядных), растительноядных, детритоядных (питающихся органическими частицами) и т.д.

Бентосные организмы – это в основном прикрепленные или медленно передвигающиеся животные (*зообентос*: фораминеферы, губки, кишечнополостные, черви, плеченогие моллюски, асцидии, губки, кораллы, кольчатые черви, ракообразные, личинки насекомых,

иглокожие и др.), более многочисленные на мелководье. К массовым представителям бентоса относятся также бактерии, актиномицеты, грибы, простейшие (особенно корненожки и инфузории). На мелководье в бентос входят и растения (*фитобентос*: диатомовые, зеленые, бурые, красные водоросли, бактерии). На глубине, где нет света, фитобентос отсутствует. У побережий встречаются некоторые цветковые растения: зостера марина, рупия. Наиболее богаты фитобентосом каменистые участки дна. В пресноводных озерах зообентос менее обилен и разнообразен, чем в море. Его образуют простейшие (инфузории, дафнии), пиявки, моллюски, личинки насекомых и др. Фитобентос озер образован свободно плавающими диатомеями, зелеными и сине-зелеными водорослями; бурые и красные водоросли отсутствуют. Укореняющиеся прибрежные растения в озерах образуют четко выраженные пояса, видовой состав и облик которых согласуются с условиями среды в пограничной зоне «суша–вода». В воде континентальных пресных водоемов у самого берега растут *гидрофиты* – полупогруженные в воду растения (стрелолист, белокрыльник, камыши, рогоз, осоки, трищетинник, тростник). Они сменяются *гидатофитами* – растениями, погруженными в воду, но с плавающими листьями (лотос, ряски, кубышки, чилим, такла), и далее – полностью погруженными (рдесты, элодея, хара). К гидатофитам относятся и плавающие на поверхности растения (ряска).

В состав экологической группы бентоса входит также *перифитон* (*peri* – вокруг, *phyton* – растение) – совокупность организмов-обрастателей, поселяющихся на различных предметах и телах других организмов. В состав перифитона входят не только растения, это могут быть губки, мшанки, усоногие ракообразные (балянусы), двустворчатые моллюски и другие беспозвоночные, ведущие, как правило, сидячий или малоподвижный образ жизни. Перифитонные организмы селятся на днищах кораблей, корягах, бревнах и иных плавающих предметах, на растениях и животных. В ряде случаев четкую границу между бентосом и перифитоном провести невозможно, например в случае обрастания скал и различных предметов на дне.

Приспособления гидробионтов к бентосному и перифитонному образу жизни, прежде всего, сводятся к развитию средств удержания на твердом субстрате, защите от засыпания оседающей взвесью осадков, к выработке наиболее эффективных способов передвижения. Очень характерны для организмов бентоса и перифитона приспособления к временному переходу к пелагическому образу жизни на стадии личинки, что обеспечивает этим малоподвижным формам возможность расселения.

Удержание на твердом субстрате достигается различными путями. Прикрепление к субстрату наблюдается у многих растений, простейших, губок, кишечнополостных, червей, моллюсков, ракообразных и других гидробионтов. Прикрепление может быть временным или постоянным, а по своему механизму – пневматическим (присасывательным), в виде сплошного прорастания или корневидным – с помощью нитей. Присасывательное прикрепление наблюдается, например, у моллюсков *Ancylus*, пиявок, актиний. Сплошное прорастание может быть известковым (кораллы), хитиновым или рогоподобным (моллюски, усоногие раки). Прикрепление с помощью корней и ризоидов характерно для высших растений и многих водорослей (например, ламинарии). Прикрепление нитями биссуса свойственно ряду двустворчатых моллюсков (мидия, дрейссена).

Другая форма удержания – заглубление в субстрат: частичное или полное закапывание в грунт или внедрение в твердые породы путем их высверливания и протачивания. Закапываться способны многие моллюски, иглокожие, черви, личинки насекомых и даже некоторые рыбы. Например, некоторые морские угри выкапывают на песчаном дне норку, куда прячутся при опасности. К временному закапыванию в грунт приспособились также разные крабы, креветки, головоногие моллюски, рыбы (например, камбала). Внедряются в твердые субстраты, разрушая их механически или химически (растворение кислотами), некоторые губки, моллюски, иглокожие, ракообразные.

В качестве защиты от засыпания слоем осадков у бентосных организмов разных систематических групп конвергентно вырабатывается приподнятые над грунтом за счет соответствующей формы тела и вытягивания вверх в процессе роста. Наиболее распространенная форма тела прикрепленных донных организмов – конусообразная,

воронковидная, грибообразная, во всех случаях более тонкая снизу (губки, одиночные кораллы, моллюски). У морских лилий имеется длинный стебелек, с помощью которого они прикрепляются к грунту, а стеклянные губки рода *Euplectella* имеют вид вытянутой вверх трубки. Наряду с вытягиванием вверх, защита от засыпания взвесью у прикрепленных организмов достигается поселением на субстратах, возвышающихся над дном. Прирастают к скалам и камням, различным предметам и организмам усоногие рачки, моллюски дрейссены, мшанки. Растения спасает от засыпания их быстрое нарастание.

По степени подвижности среди бентосных организмов выделяют формы бродячие (крабы, осьминоги, морские звезды), слабо перемещающиеся (моллюски, морские ежи) и прикрепленные (губки, мшанки, кораллы). В целом, в этой группе способность к активным движениям выражена слабее, чем у пелагических организмов. Однако малая подвижность бентосных и перифитонных видов во взрослом состоянии обычно компенсируется высокой мобильностью их молоди, ведущей пелагический образ жизни. Миграции вниз по течению ручьев и рек совершают многие ракообразные и личинки насекомых. Для этого они поднимаются в толщу воды и, проплыв некоторое расстояние, оседают на новом месте.

Наиболее значительные горизонтальные миграции во взрослом состоянии совершают крупные ракообразные. На расстояние до 200 км от прибрежья в открытое море перемещается осенью камчатский краб *Paralithodes camtschtica*, – а весной с мест зимовки он возвращается в прибрежные воды. Массовые миграции лангустов *Panularis argus* происходят осенью с началом штормов со скоростью 1 км/ч и длятся в течение нескольких дней. Мигрируя, лангусты образуют цепочки из десятков особей, следующих строго друг за другом, касаясь своими антеннами впереди идущего.

В морях зообентос представлен главным образом фораминиферами, губками, кишечнополостными, немертинами, многощетинковыми червями, сипункулидами, мшанками, плеченогими, моллюсками, ракообразными, иглокожими, асцидиями и рыбами (рис. 3.23). Основная масса зообентоса приурочена к мелководным районам. На литорали и в верхнем горизонте сублиторали масса животных организмов на площади в 1 м^2 может

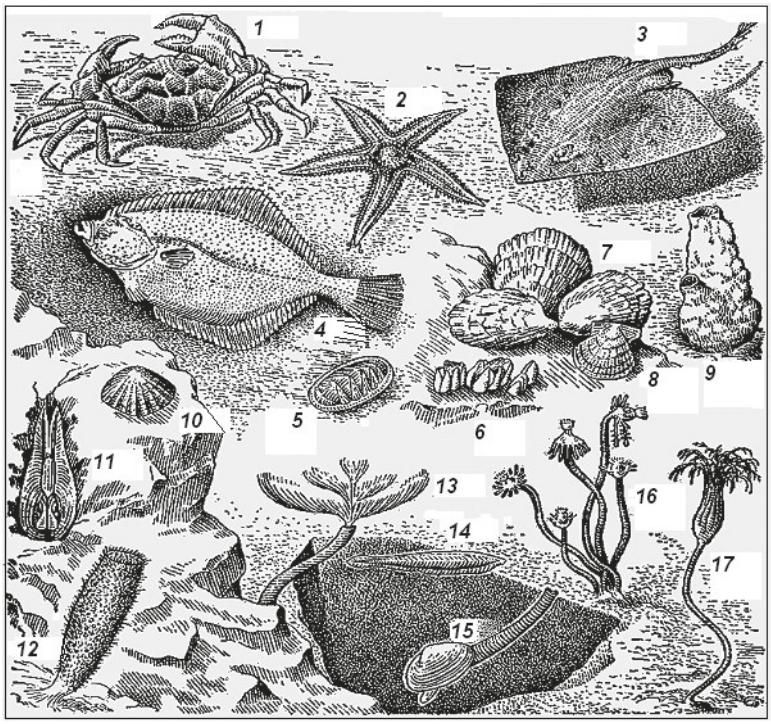

Рис. 3.23. Различные представители морского бентоса [Зенкевич, 1976].
Организмы, свободно передвигающиеся по дну: *1* – краб *Carcinus*; *2* – морская звезда *Asterias*; *3* – скат; *4* – камбала; *5* – моллюски – хитон (*Chiton*); *6* – гребешок (*Pecten*); *7* – блюдечко (*Patella*).
Организмы, прикрепленные или лежащие на дне: *8* – устрицы. Организмы, закапывающиеся в грунт: *9* – ланцетник; *10* – моллюск *Mya*. Организмы, сверлящие скалы: *11* – моллюск *Pholas*; *12* – ракообразное – морской желудь (*Balanus*); *13* – асцидия *Phallusia*; *14* – стеклянная губка *Euplectella*; *15* – трубчатый червь *Spirografis*; *16* – гидроид *Tabularia; 17* – морская лилия

достигать многих десятков килограммов (главным образом моллюски). На глубинах до 100–150 м биомасса бентоса составляет сотни и десятки граммов; на глубине 500–1000 м биомасса бентоса также иногда исчисляется граммами, глубже – долями грамма, на больших глубинах (абиссаль) – миллиграммами. Наблюдается вертикальная зональность и в распределении бентоса: в верхних горизонтах преобладают моллюски и ракообразные, в средних – моллюски, полихеты и иглокожие, в более глубоких – полихеты, ракообразные и иглокожие. Из морских растительных организмов основную массу бентоса в морях составляют бактерии и водоросли (диатомовые, зелёные, бурые и красные). Около побережий обычны и некоторые цветковые растения: зостера, филлоспадикс, руппия и др. Наиболее богат и разнообразен фитобентос на скалистых и каменистых участках дна, которые служат прочным субстратом для прикрепления водорослей.

Около Мурманского, Беломорского и Дальневосточного побережий водоросли из ламинариевых и фукусовых (из бурых) дают нередко биомассу от 15 до 30 кг на 1 $м^2$ дна в литорали и верхнем горизонте сублиторали. Заросли красной водоросли филлофоры известны в северо-западной части Чёрного моря на глубине 20–60 м, где масса её составляет в среднем 1,7 кг на 1 $м^2$ дна, а в целом – миллионы тонн. На мягких грунтах фитобентос развивается только в более или менее защищенных от действия волн мелководных участках. Здесь он состоит главным образом из цветковых растений (зостера и др.), корневая система которых позволяет им укорениться в песчаных и илистых грунтах. Вертикальное распределение водорослей зависит от состава солнечного спектра, доходящего до различной глубины в связи с неодинаковой поглощаемостью лучей с разной длиной волны; в верхнем горизонте обычно сосредоточены зелёные водоросли, ниже – бурые, а ещё ниже – преимущественно красные.

Значительную часть морского бентоса употребляют в пищу или используют как техническое сырьё. Среди животных – моллюски (устрица, мидия и пр.) и ракообразные (крабы, креветки, лангусты и др.). Из 1,2 млн т добываемых ежегодно морских беспозвоночных 62 % составляют моллюски и 30 % – ракообразные. Многие моллюски имеют кормовое значение для рыб и, кроме того, дают перламутр и жемчуг. Среди других животных бентоса важное промысловое значение имеют губки и благородный коралл.

Некоторые морские донные животные приносят вред. В первую очередь, это морские древоточцы – двустворчатые моллюски теredиниды. Многие морские организмы в больших количествах поселяются на днище кораблей, снижая скорость судов. Из растений морского бентоса используются как пищевое и техническое сырьё: ламинарии, ульва, порфира, анфельция, филлофора и зостера.

Состав бентоса пресных континентальных водных объектов также достаточно разнообразен (рис. 3.24), но в меньшей степени, чем бентос моря. Однако озера и реки заселены многочисленными видами насекомых и их личинками, в то время как в морской среде виды насекомых единичны.

Некоторые растения, входящие в состав пресноводного бентоса, например тростник, камыш и др., используют в промышленности и сельском хозяйстве. Увеличение количества пресноводного фитобентоса иногда оказывается вредным, ведёт к зарастанию бассейна; средством борьбы служит скашивание. Однако зеленый пояс погруженных растений вдоль берега реки или озера может служить эффективным биологическим фильтром – барьером для водного объекта, способным потребить избыток органических веществ и не допустить их проникновения в водную толщу.

Многие гидробионты приспособились к существованию на границе раздела воды с грунтом. В зоне контакта водной толщи с дном обитают представители *пелагобентоса*, то плавающие, то передвигающиеся по грунту или закапывающиеся в него. В зависимости от размеров и степени подвижности представители пелагобентоса относятся к некто- или планктобентосу. Среди представителей нектобентоса наиболее обычны высшие раки и рыбы. К типичным планктобентонтам относятся попеременно живущие в воде и грунте прозрачные личинки комара *Chaoborus*, многие жуки, веслоногие и ветвистоусые рачки, ряд коловраток, снабженных ногой, многочисленные хлорококковые, десмидиевые и сине-зеленые водоросли.

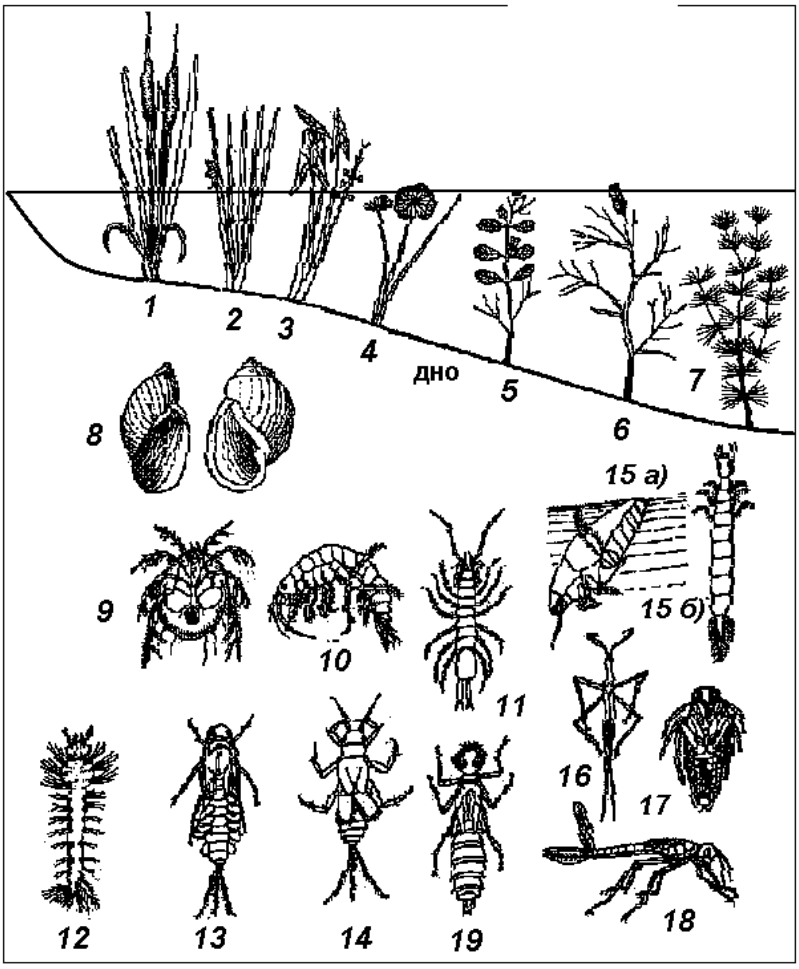

Рис. 3.24. Представители бентоса континентальных пресноводных водоемов: *1* – рогоз (*Typha*); *2* – камыш озерный (*Scirpus*); *3* – стрелолист (*Sagittaria*); *4* – кувшинка (*Nymphaea*); *5, 6* – рдест (*Potamogeton*); *7* – харовая водоросль (*Chara*); *8* – моллюск прудовик (*Limnaea*); *9* – водяной клещ (*Hydracarina*); *10* – ракообразное -амфипода (*Gammarus*); *11* – ракообразное -изопода водяной ослик (*Asellus*); *12* – личинка комара (*Culex pipiens*); *13* – личинка поденки (*Cloeon*); *14* – личинка поденки (*Caenis*); *15* – водяной жук-плавунец (*Dytiscus*); *16* – водяной скорпион (*Ronatra*); *17* – водяной клоп гладыш (*Notonecta*); *18* – личинка стрекозы лютка (*Lestes*)

Следует отметить, что достаточно часто жесткое отнесение гидробионтов к той или иной экологической группировке по признаку области обитания является условным. Одни и те же виды на разных стадиях онтогенеза могут входить в различные экологические группировки. Например, такие типично бентосные животные, как крабы, морские звезды и моллюски, имеют личинки, ведущие в течение некоторого времени планктонный образ жизни (рис. 3.25).

В целом, жизненные формы гидробионтов могут быть самыми разнообразными. При этом всегда следует учитывать широту адаптационных спектров организмов. Существуют подходы, к классификации водных обитателей исходя из их способов питания,

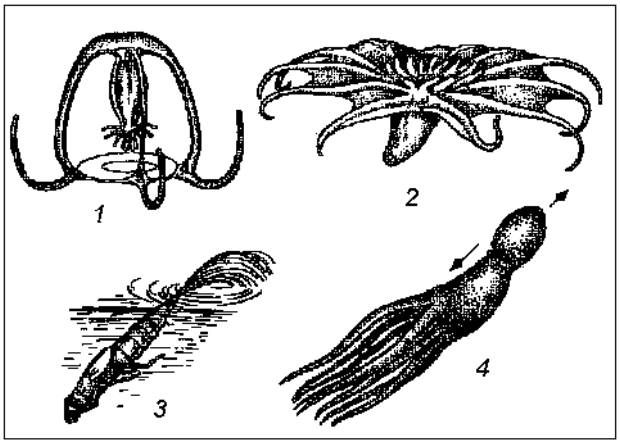

Рис. 3.25. Представители экологической группы организмов, перемещающиеся в воде реактивным способом: *1* – медуза *Cytaeis vulgarus*; *2* – пелагическая голотурия *Pelagothuria*; *3* – личинка стрекозы-коромысла; *4* – плывущий осминог *Octopus vulgaris*

отношению к солености, давлению, температуре. Возможно также классифицировать водных животных по способам движения. Например, в экологическую группу видов, передвигающихся в воде реактивным путем, попадают такие разнородные по систематическому положению представители, как медузы, головоногие моллюски, некоторые инфузории и жгутиковые, личинки некоторых стрекоз и др. (рис. 3.25).

3.6. Экологическая роль морского льда

Значительные площади Северного Ледовитого и Южного океана вокруг Антарктиды покрыты дрейфующими или прибрежными льдами. Исследования последних десятилетий показали, что лед выполняет несколько важных экологических функций. Морской лед – это вовсе не безжизненное пространство. На его верхней и нижней поверхностях обитает множество микроорганизмов, прежде всего водоросли, для которых морской лед оказывается весьма подходящим субстратом. Водоросли, которые развиваются на замерзших субстратах (криобиотопах), называются криофильными. В зависимости от распространения выделяется *криопелагическая* флора, обитающая на нижней и боковой поверхностях льдов, в зоне контакта их с морскими водами; *криоинтерстициальная*, развивающаяся в толще льдов, и *криоэпонтическая* – скопления водорослей на верхней поверхности льдов. Общее число видов водорослей, обнаруженных на криобиотопах, достигает 350, но истинных криофилов, способных размножаться только при температурах, близких к 0 °С, значительно меньше: немногим более 100 видов. Это микроскопические водоросли, которые способны выдерживать замерзание без нарушения тонких клеточных структур и затем, при оттаивании, быстро возобновлять вегетацию, используя минимальное количество теплоты. Лишь немногие из них имеют стадии покоя, большинство лишены каких-либо специальных приспособлений для перенесения низких температур.

Водоросли способны размножаться так интенсивно, что своей массой окрашивают поверхность снега и льда. На рис. 3.26 изображены водоросли, вызывающие «цветение» снега. Наибольшую известность получило удивительное явление «красного снега». Главным организмом, вызывающим такую окраску снега, является один из видов хламидомонады, названный хламидомонадой снежной. Большую часть времени эта водоросль находится в состоянии неподвижных шаровидных клеточек, заполненных красным пигментом гематохромом, но при оттаивании верхних слоев снега она начинает очень быстро размножаться, образуя неподвижные мелкие клетки и типичные подвижные хламидомонады. Известно также много других случаев, когда водоросли вызывают «цветение» снега. Окраска снега при этом может быть зеленой, желтой, голубой, бурой и даже черной – в зависимости от преобладания в нем тех или иных видов снежных водорослей. Наиболее часто встречается зеленое «цветение» снега, вызываемое различными видами зеленых водорослей.

Не менее интенсивное развитие водорослей наблюдается и во льдах арктических и антарктических бассейнов. Здесь преобладают диатомовые водоросли, которые окрашивают лед в грязно-бурый или желто-коричневый цвет. Однако такое «цветение» льда, как показали исследования, в отличие от «цветения» снега, происходит главным образом за счет массового развития водорослей не на поверхности льда, а на нижних частях его – в углублениях и на выступах, погруженных в морскую воду. Развитие диатомей на нижней поверхности льда, которая всегда бывает связана с морской водой, начинается значительно раньше, чем это наблюдается у фитопланктона – обычно в середине марта и зависит от проникновения света через снежно-ледяной покров. Контролирующим фактором развития криофильных диатомей, как и других морских водорослей, является соленость вод; при понижении солености наблюдается запаздывание их развития. Температура подледных вод также определяет продуктивность криопелагических фитоценозов – вегетация диатомовых водорослей, как показали исследования, возможна при отрицательных температурах (от –1,8 до –1,5 °С), однако при повышении температур в зависимости от

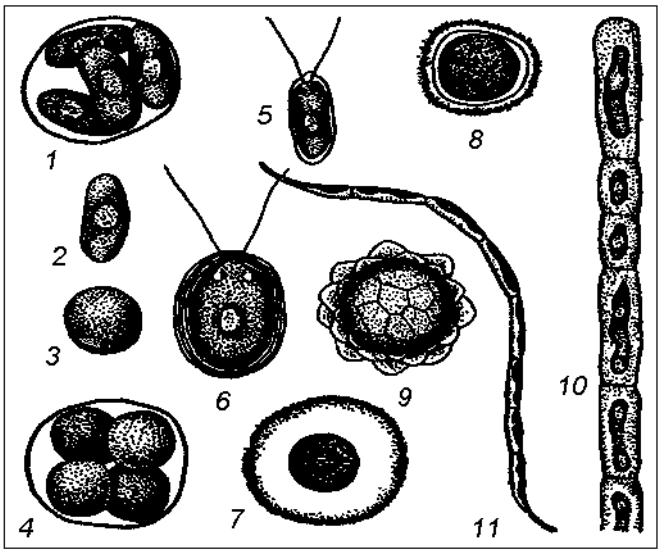

Рис. 3.26. Водоросли, вызывающие «цветение» снега [Horner, 1989]: *1–9* – хламидомонада снежная, вызывающая красную окраску снега; *10* – рафидонема снежная, вызывающая зеленую окраску снега; *11* – анцилонема Норденшельда, вызывающая коричневую окраску снега и льда

видового состава наблюдается увеличение их численности. Биоценозы морских льдов, образующиеся в значительной степени за счет криофильных диатомовых водорослей, способны продуцировать до 5 г $C_{орг.}/м^2$ в год, что составляет 25–30 % первичной продукции в отдельных районах морей. В то же время, в среднем, в Арктическом океане биологическая продукция, создаваемая ледовой биотой, составляет менее 3 % от общей первичной продукции.

Таким образом, морские льды являются мощными носителями органики, которая концентрируется в них за счет двустороннего осцилляционного обмена между морской водой и жидкой фазой льда, способствуя постоянному подводу частиц органического детрита, которые, вмерзая в лед, накапливаются в его толще. Средние концентрации взвешенного органического углерода в молодых льдах составляют 84,4 мкг/л, в однолетних – 92,0 мкг/л, в три раза превышая концентрации в водах Арктического океана, а в многолетних льдах они сравнимы с таковыми во взвеси высокопродуктивных районов апвеллингов. Самые высокие концентрации растворенного $C_{орг}$ также в многолетних льдах: 4,37 мг/л зимой и 5,50 мг/л летом. Подсчитанные запасы взвешенного органического углерода во льдах Арктического бассейна составляют 8,3 млн т весной и 3,7 млн т осенью, а $C_{орг}$ соответственно 124,9 и 56,4 млн т. Около 10 % органического вещества ежегодно со льдами выносится в Северную Атлантику и поступает в результате таяния льдов в общий баланс данного района.

Богатейшие морские акватории в Арктике находятся у кромки льда в шельфовых морях, где взаимодействие течений и льда создает идеальные условия для высокой продуктивности. Эта высокая продуктивность – результат сезонного цикла роста и таяния морского льда, который позволяет богатой биогенными веществами воде достигать освещенной солнцем поверхности океана. Весной пресная талая вода образует устойчивую линзу на поверхности более соленой океанической воды, удерживая фитопланктон в этой линзе близко к поверхности, в изобилии света. Перезимовавшие в трещинах морского льда водоросли обеспечивают эффективное использование возвратившегося весной света. Во многих акваториях пищевая цепь, связанная с интенсивной продукцией у кромки льда, следует за отступлением границы льда по мере его продвижения на север в течение лета.

Время интенсивного развития (цветения) водорослей в морях Арктики зависит от начала таяния льдов и глубины положения зоны раздела (пикноклина) между поверхностными, менее минерализованными и менее плотными за счет талой воды водными массами и более глубоко залегающими водами с повышенной соленостью и плотностью. На поверхности пикноклина концентрируются обогащенные биогенными элементами воды, поступающие к поверхности в результате конвективного перемешивания. Эти факторы,

имеющие региональные особенности, определяют разновременность цветения вод в Северном Ледовитом океане – начиная с апреля до августа [Sakshaug E., 1989].

Начало весеннего цветения ледовых и планктонных диатомей не совпадает, и состав флор различен. Цветение начинается в подледных условиях, и после пика развития ледовой флоры наступает пик развития планктонной. За время цветения практически полностью потребляется зимний запас биогенных элементов в Арктике. Развитие диатомей продолжается в Арктике в течение всего светлого периода, а с наступлением зимы, когда лед снизу начинает нарастать, водоросли вмерзают в его толщу. Далее, по мере летнего стаивания льда с поверхности вмерзшие диатомеи вместе с детритом выходят на поверхность льдов, где и дают бурые пленки, которые можно наблюдать на льдах полярных бассейнов. В снежницах опресненной воды водоросли уже не могут размножаться и постепенно отмирают. Эти темные пленки имеют важное значение: они поглощают больше тепловых лучей, чем окружающая их белая поверхность, лед под ними тает быстрее, и в итоге образуются глубокие ямки с толстым слоем диатомей на дне. Ямки могут протаивать и до конца, превращаясь в каналы, насквозь пронизывающие лед.

Сотрудники кафедры гидробиологии биологического факультета Московского государственного университета Л.В. Ильяш и Л.С. Житина проанализировали видовой состав водорослей, обитающих в толще морского льда или на его нижней поверхности. В работе использовался как собственный материал, так и литературные данные. Были рассмотрены ледовые фитоценозы Белого, Баренцева, Карского, Восточно-Сибирского, Чукотского морей, моря Лаптевых и Бассейна Северного Ледовитого океана. Установлено, что из 567 таксонов ледовых диатомовых водорослей (ЛДВ) 445 таксонов принадлежали к пеннатным, а 122 – к центрическим диатомеям. По мнению И.А. Мельникова (2001, 2005), в состав ледовых биоценозов входят в основном пеннатные, бентические виды диатомей, ведущие прикрепленный образ жизни и встречающиеся не в толще воды, а на литорали арктических морей. Наименьшая доля пеннатных диатомовых (при общем их доминировании) была отмечена в Белом море. В Белом море отсутствуют паковые, многолетние льды, а есть только сезонные. Когда такой молодой сезонный лед образуется на открытой воде, в него более или менее случайно попадают планктонные формы, живущие в норме в поверхностных водах, и среди них как раз – большое количество центрических диатомовых.

В составе ЛДВ были обнаружены пресноводные виды водорослей, их доля в среднем равнялась 18 %. Пресноводные водоросли могут заноситься в моря речным стоком. Так, наиболее весом их вклад в ЛДВ Карского моря, в которое впадают Енисей, самая полноводная река Сибири, и весьма полноводная Обь. В данном случае пресноводные виды, оторванные от основных ареалов, могут составлять стерильную область выселения, водоросли живут какое-то время в море, но не самовоспроизводятся. Развитие пресноводных диатомей, возможно, является следствием потепления климата: таяния морского льда и опреснения поверхностных вод Арктики. Тогда вегетация и размножение пресноводного фитопланктона может иметь характер устойчивого роста.

Велика роль морского льда в жизни млекопитающих. Жизнь белых медведей зависит от морского льда, где они охотятся на тюленей и используют ледяные коридоры для перехода с одного участка на другой. Беременные самки строят зимние берлоги на участках с толстым снежным покровом. До момента весеннего выхода с медвежатами они ничего не едят на протяжении пяти–семи месяцев. Как им самим, так и медвежатам для выживания необходимо хорошее состояние весеннего льда. Крупнейшие из известных популяций полярного медведя насчитывают 3500 особей, самые малочисленные – 500 особей. Как показали результаты международного исследования (Conservation Arctic Flora and Fauna – CAFF), выполненного в 2001 г., наиболее крупные, увеличивающиеся в размерах популяции белых медведей располагаются в районе Канадского арктического архипелага и Аляски. На акваториях морей Российской Арктики обнаружены в основном малые по численности популяции белых медведей. Исключениями здесь могут являться только акватории Карского моря, где сформировалась достаточно крупная популяция, и Баренцево море, где популяция белых медведей демонстрирует тенденцию к росту. Стоит также отметить

сложность объективной оценки численности и степени прогресса популяции белых медведей. В своем жизненном цикле они тесно связаны с дрейфующими полями морских льдов, поэтому пространственное распределение этих животных и обилие их популяций во многом отражает характер ледовой обстановки и течений на данной акватории.

С морскими льдами тесно связана жизнь тюленей. Они размножаются и линяют чаще на льдах, а не на берегах. Рожденный детеныш остается первое время на льду. Лактация продолжается от 28 дней у северного морского слона до 3–5 дней у хохлача. Кормящие самки в поисках пищи уплывают далеко в море. Вскармливание обычно прекращается, когда детёныш ещё не способен кормиться самостоятельно, и от 2 до 9–12 недель он голодает, живя на накопленных жировых запасах.

Поскольку большинство промышленно развитых стран находится в Северном полушарии, Арктика подвержена антропогенному загрязнению воздуха в большей степени, чем Антарктика. Увеличение концентраций различных соединений в Арктике, как правило, происходит из-за загрязнения атмосферы. Загрязняющие вещества – тяжелые металлы, стойкие органические загрязнители и радионуклиды – приносят в Арктику господствующие ветры. Попадая в холодные полярные районы, загрязнители конденсируются на твердых частицах или снежинках в атмосфере, после чего выпадают на земную поверхность. Сочетание суровых климатических условий с физико-химическими свойствами устойчивых токсичных соединений делает полярные регионы, в особенности Арктику, зоной конечной аккумуляции этих веществ, что может привести к тому, что их содержание здесь станет выше, чем в регионах-источниках.

Снег и лед не только транспортируют различные соединения, но в них происходит их образование и трансформация, наиболее интенсивное в барьерных зонах снег–лед и лед–вода, синхронное с увеличением взвеси. Эти зоны (особенно вода–лед) даже при низких температурах остаются активной биогеохимической средой, где развиваются автохтонные процессы, способствующие образованию и аккумулированию углеводородов (УВ). Высокая слоистость и пористость льдов создают условия для аккумулирования здесь не только планктонных организмов, но и органических соединений (во взвешенной форме), в том числе УВ. В Антарктике из-за малого количества аэрозолей в атмосфере в снеге, собранном на припайных льдах и в самих льдах, содержание взвеси и органических соединений (ОС) во взвеси оказалось ниже, чем в Арктике. Увеличение концентраций различных соединений в Арктике, как правило, происходит из-за загрязнения атмосферы, в Антарктике – из-за образования взвеси и ОС на границе снег – лед (образования инфильтрационного льда при его погружении в воду при сильном снегопаде). В Арктике во льдах доминировали аллохтонные соединения, а в Антарктике – автохтонные, т. е. антарктический снежно-ледяной покров по составу кардинально отличается от арктического. Фито- и зоопланктон оказывают существенное влияние на распределение взвеси и ОС во взвеси в морских водах. Увеличение продуктивности акватории повышает уровни УВ в поверхностных водах, но в меньшей степени, чем поступление нефтяных загрязняющих веществ.

На рис. 3.27 представлены особенности трансформации нефти в морском льду. Значительную роль в трансформации углеводородов (УВ) при нефтяных разливах на припайных льдах полярных морей, кроме ветровых процессов перемешивания, имеют также процессы просачивания по капиллярам и солевым каналам льда. При этом морской лед, в силу своего капиллярно-пористого строения, способен подобно губке впитывать и трансформировать значительное количество нефти и нефтепродуктов, препятствуя тем самым их распространению по акваториям.

Морские льды прибрежных вод Антарктики по своему строению отличаются от морских льдов Арктики, прежде всего тем, что их образование происходит из воды, соленость которой равна или близка к океанической. В арктических же морях в отдельных районах очень велико влияние пресного речного стока, поэтому концентрация солевых капель и величина соответствующих капилляров в них может быть несколько меньше.

На основании изучения УВ в снежно-ледяном покрове Белого моря была сделана попытка оценить количественно вклад УВ в процессы современного седиментогенеза.

Рис. 3.27. Особенности трансформации нефти в морском льду

Оказалось, что с ледовым стоком в Белое море попадает 9,5 т различных углеводородов. Эта величина (с учетом площади моря и толщины ледового слоя в среднем 0,5 м) сопоставима в сравнении с ледовым стоком УВ во взвеси в целом для высокоширотных районов Мирового океана, который оценивается величиной 880 тыс. т.

Снежный покров обладает свойствами, которые делают его удобным индикатором загрязнения не только атмосферных осадков и воздуха, но и последующего загрязнения льда и вод. Большое количество вредных веществ, выбрасываемых в атмосферу в крупных индустриальных регионах, осаждается на поверхность, не доходя до самых северных областей, загрязняя почву и водные объекты в среднеширотных и приарктических водоемах. Установлено, что флуктуация атмосферных поступлений продуктов горения определяет содержание и состав загрязняющих веществ, особенно это относится к полициклическим ароматическим углеводородам. Следовательно, снежный покров выступает в качестве «планшета», который концентрирует «свежее» загрязнение не только атмосферных осадков и воздуха, но и последующего загрязнения льда и вод, т. е. снежный покров обладает свойствами, делающих его удобным индикатором состояния экосистемы.

Рассмотрим теперь некоторые особенности распределения жизни вблизи морских ледовых полей Антарктики. Северной границей Южного океана является зона Антарктической конвергенции, или Антарктический полярный фронт. Это зона, в которой текущие к северу холодные, менее соленые антарктические воды встречаются с текущими к югу, более теплыми субантарктическими водами Атлантического, Индийского и Тихого океанов. Воды Южного океана имеют различную температуру как в вертикальном разрезе, так и в пространстве. Наиболее низкая температура поверхностного слоя воды наблюдается непосредственно у берегов Антарктиды. Наиболее высокая температура наблюдается на периферии Южного океана, в северных областях. Водные массы Южного океана взаимодействуют между собой и в своей совокупности создают особый водный режим Южного океана.

Наибольшая биопродуктивность наблюдается в верхнем 500-метровом слое в пределах поверхностных водных масс, а также в верхнем горизонте глубинных вод. Из-за уникальности природных условий Антарктиды и ее продолжительной изоляции растительный и животный мир отличаются большим своеобразием. На материке встречаются мхи, лишайники, водоросли, грибы, бактерии, а также мелкие беспозвоночные – тихоходки (из членистоногих), коловратки (черви) и некоторые бескрылые насекомые. В более теплых районах на северо-западе Антарктического полуострова встречаются несколько видов травянистых цветковых растений. В некоторых местах, например на островах Уиндмилл (у побережья Земли Уилкса), мхи и лишайники образуют плотный ярко-зеленый покров.

В Антарктиде имеется много озер, где обитают необычные микроорганизмы, в том числе уникальные типы водорослей (сине-зеленые и диатомовые), бактерий и жгутиковых. На безбрежных просторах антарктических морей микроскопические водоросли

образуют «океанские пастбища» и поедаются животными, занимающими ключевые позиции в антарктических экосистемах. Достаточно много рыб и китов. Зубатые киты почти полностью истреблены охотниками, но большинство видов (кроме кашалота), по-видимому, были спасены в начале 1990-х годов. Поголовье полосатиков и гладких китов в антарктических водах по оценкам составляло 760 тыс. Столь же велика численность касаток (подсемейство дельфинов). В 1993 г. французское правительство предложило превратить весь Антарктический регион к югу от 40º ю.ш. в китовый заповедник. Антарктические рыбы обычно медленно растут и медленно передвигаются, но живут долго. Почти все они принадлежат к семейству нототениевых, распространенному главным образом у берегов Антарктиды. Для антарктических вод также характерно немногочисленное семейство белокровных рыб, отличающихся бесцветной кровью из-за почти полного отсутствия в ней эритроцитов и гемоглобина.

В целом, в Южном океане могут быть выделены 3 больших экологических зоны. Свободная ото льда зона лежит между Антарктическим полярным фронтом и северной границей пакового льда зимой. Переходная зона сезонного пакового льда расположена между северными границами пакового льда в зимне-весенний и летне-осенний периоды. Район, примыкающий к Антарктиде, называется зоной постоянного льда, или высокоширотной антарктической зоной. Наиболее продуктивная из этих трех зон – зона сезонного пакового льда, где антарктический криль (*Euphausia superba*) является преобладающим планктонным организмом. Антарктический криль относится к семейству эвфаузид, и он самый крупный представитель зоопланктона в Южном океане. Рачок является самым массовым видом из всех представителей фауны океана. Летом криль питается микроскопическим планктоном, например жгутиковыми и диатомовыми водорослями, а зимой – преимущественно ледовыми водорослями, обитающими на нижней поверхности крупных льдин. Криль является основным объектом питания гладких китов, тюленей, морских птиц, рыбы и кальмаров и, в связи с занимаемым им место в трофической цепи (между микроскопическим фитопланктоном и большими позвоночными хищниками), а также высокой численностью, считается наиболее важным видом в зоне сезонного пакового льда и частях высокоширотных антарктических зон и зон Антарктики, свободных ото льда. Доля рачка в пищевых цепях многих животных составляет до 100 % в весенне-летний период времени, когда наблюдается его подъем в поверхностные воды.

Таяние льдов весной и летом способствует образованию более устойчивой стратификации вод Южного океана с большим градиентом температуры и солености. Это приводит к тому, что икра криля не опускается ниже критической глубины и таким образом влияет на выживаемость икринок рачка. Количество криля в районе Южных Оркнейских островов находится в прямой зависимости со среднегодовой ледовой обстановкой в Атлантическом секторе Южного океана. Чем более холодный год, тем больше криля находится в районе Южных Оркнейских островов. Такая зависимость может объясняться тем, что льды из моря Амундсена и Беллинсгаузена выносятся Антарктическим циркумполярным течением в пролив Дрейка и далее переносятся в генеральном восточном направлении. Вместе со льдами происходит вынос криля к данным островам. Количество криля в районе Южных Шетландских островов находится в обратной зависимости со среднегодовой ледовой обстановкой в Атлантическом секторе Южного океана. Чем более холодный год, тем меньше криля находится в районе Южных Шетландских островов. Такая зависимость может объясняться тем, что льды из моря Уэдделла выносятся ветвью течения в пролив Дрейка, из которого потом расходятся на два направления: переносятся на север к острову Южная Георгия или переносятся водами АЦТ на восток.

Жизнь некоторых видов животных, таких как тюлень-крабоед, тюлень Уэдделла, морской слон, морской леопард, сильно зависит от сезонного морского льда. Эти животные живут в море, но размножаются на льду или на суше. Антарктические морские льды тоньше и меньше размером арктических, они весной и летом пропускают больше солнечного света, быстрее разрушаются. Поэтому донная фауна в антарктических водах богаче, чем в арктических, число видов живых организмов в Антарктике в два раза больше, чем в Арктике.

Природные экосистемы в полярных регионах характеризуются низкой адаптивной устойчивостью и повышенной уязвимостью к изменению климата. Предполагается, что изменения климата более существенны в полярных регионах по сравнению со всеми остальными (над обширными пространствами арктической суши зафиксирована тенденция к потеплению на целых 5 °С, хотя в ряде районов Восточной Канады температуры, напротив, понизились) и будут иметь серьезные физические, экологические, социальные и экономические последствия как в Арктике, так и в Антарктике. По причине ли природных колебаний или глобального изменения климата, температуры атмосферного воздуха над Антарктикой также подвержены изменениям. Заметная тенденция к потеплению зафиксирована на Антарктическом полуострове, где она сопровождается невиданным ранее сокращением шельфовых ледников и расширением покрова более высокоразвитой наземной растительности. При этом, как и в Арктике, здесь имеются зоны заметного похолодания, например у Южного полюса.

Обобщение материалов, посвященных особенностям полярных экосистем, показывает, что имеется тесная взаимосвязь между процессами льдообразования и биологической продуктивностью в высокоширотных акваториях. Но роль морских льдов в функционировании морских экосистем изучена еще не достаточно полно.

Глава 4. Экологические особенности наземной среды обитания

Наземная среда обитания является значительно более сложной по своим экологическим условиям, чем водная среда. Для нее характерна низкая плотность воздуха, большие колебания температуры, высокая подвижность атмосферы. Главными лимитирующими факторами являются недостаток или избыток тепла и влаги, а также количество питательных веществ в почве. В отдельных случаях, например под пологом леса, недостаток света. Поэтому для жизни на суше, как растениям, так и животным, потребовалось выработать целый комплекс принципиально новых адаптационных свойств. Важнейшей частью наземной среды жизни является почва – особый органоминеральный слой на поверхности нашей планеты, обладающий плодородием. Физические, химические и биологические характеристики почвенного слоя теснейшим образом генетически связаны с составом атмосферного воздуха, погодно-климатическими и геологическими условиями конкретных регионов и с жизнедеятельностью организмов, обитающих как на поверхности почвы, так и в ее толще.

4.1. Состав и строение атмосферы Земли

Атмосферой (от греч. *atmos* – пар и *sphair*а – шар) принято считать ту область вокруг Земли, в которой газовая оболочка планеты вращается вместе с ней как единое целое.

Атмосфера в настоящее время выполняет ряд важнейших экологических функций:

– обеспечивает живых организмов необходимыми для их развития газами;

– осуществляет в процессе своей циркуляции перенос испаряющейся с поверхности океанов и морей влаги на континенты;

– активно осуществляет теплообмен между различными широтами, способствуя сглаживанию градиентов температур;

– участвует в разрушении горных пород и создании минеральной основы почвенного слоя;

– поддерживает благодаря наличию парниковых газов благоприятный для жизни на поверхности планеты температурный режим;

– защищает нас от различных вредоносных космических излучений и некоторой части метеоритов.

4.1.1. Современный газовый состав атмосферы

В табл. 4.1 представлены значения объемного содержания в составе атмосферного воздуха отдельных газов. Как видно из представленных данных, в настоящее время атмосфера Земли на 99,99 % состоит из смеси всего 4 газов – азота, кислорода, аргона и водяного пара. Причем азот абсолютно преобладает – его объемное содержание составляет 78 %. Современная концентрация кислорода в атмосфере Земли считается весьма благоприятной. Она достаточна для дыхания и эффективной выработки энергии при гидролизе аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ) высшими животными, ведущими активный образ жизни. Но если бы концентрация кислорода была бы существенно большей (28–30 %), то от малейшей искры выгорали бы многие лесные массивы, даже дождевые тропические леса, что крайне неблагоприятно сказалось бы на устойчивости всей биосферы, выработке первичной биологической продукции и кислорода. Концентрации других веществ на несколько порядков меньше концентраций указанных главных компонентов. Средняя молекулярная масса атмосферного воздуха – 28,8 а.е.м.

Важнейшей особенностью атмосферы Земли является наличие значительного количества водяных паров и воды в капельной форме, которую легче всего наблюдать в виде облаков и облачных структур. Степень покрытия неба облаками (в определенный момент или в среднем за некоторый промежуток времени), выраженная в 10-балльной шкале или в процентах, называют облачностью. Форма облаков различна, она определяется по международной классификации и включает более 10 видов и форм. Облака могут состоять из кристалликов льда (серебристые) или из капелек жидкой влаги. В среднем облака покрывают около половины земного шара. Облачность – важный фактор, характеризующий погоду и климат. Зимой и ночью облачность препятствует понижению температуры земной поверхности и приземного слоя воздуха, летом и днем – ослабляет нагревание земной поверхности солнечными лучами, смягчая климат внутри материков.

Присутствующий в современной атмосфере гелий большей частью является продуктом радиоактивного распада урана, тория и радия. Эти радиоактивные элементы испускают α-частицы, которые представляют собой ядра атомов гелия. Радиоактивные элементы содержатся в минералах, рассеянных в толще горных пород, поэтому значительная часть гелия, образовавшегося в результате радиоактивного распада, сохраняется в них, очень медленно улетучиваясь в атмосферу. Некоторое количество гелия за счет диффузии поднимается в самые верхние слои, но благодаря постоянному притоку от земной поверхности объем этого газа в атмосфере почти не меняется. На основании спектрального анализа света звезд и изучения метеоритов можно оценить относительное содержание различных химических элементов во Вселенной. Концентрация неона в космосе примерно в десять миллиардов раз выше, чем на Земле, криптона – в десять миллионов раз, а ксенона – в миллион раз. Отсюда следует, что концентрация этих инертных газов, по-видимому, изначально присутствовавших в земной атмосфере и не пополнявшихся в процессе химических реакций, сильно снизилась, вероятно, еще на этапе утраты Землей своей первичной атмосферы. Исключение составляет инертный газ аргон, поскольку в форме изотопа Ar40 он и сейчас образуется в процессе радиоактивного распада изотопа K40 в поверхностном слое земной коры.

Табл. 4.1. Газовый состав современной атмосферы Земли

Газ	Объемное содержание, %
Водород H_2	$\sim 2 \cdot 10^{-5}$
Кислород O_2	21
Озон O_3	$\sim 10^{-5}$
Азот N_2	78
Углекислый газ CO_2	$3{,}3 \cdot 10^{-3}$
Водяной пар H_2O	~ 0,1
Угарный газ CO	$1{,}2 \cdot 10^{-4}$
Метан CH_4	$1{,}6 \cdot 10^{-4}$
Аммиак NH_3	$\sim 10^{-5}$

Окончание табл. 4.1

Газ	Объемное содержание, %
Двуокись серы SO_2	$\sim 5 \cdot 10^{-9}$
Гелий He	$5 \cdot 10^{-4}$
Неон Ne	$1{,}8 \cdot 10^{-3}$
Аргон Ar	0,9
Криптон Kr	$1{,}1 \cdot 10^{-4}$
Ксенон Xe	$8{,}7 \cdot 10^{-6}$

Кроме указанных в табл. 4.1 газов в атмосфере содержатся углеводород, HCL, HF, пары Hg, I_2, а также NO и многие другие газы в незначительных количествах. В тропосфере постоянно находится большое количество взвешенных твёрдых и жидких частиц аэрозоль различного происхождения. Установлено, что количество ежесуточно поступающего в атмосферу метеоритного вещества составляет от 100 до 10 000 т, причем большая часть этого вещества приходится на микрометеориты – частички размером от тысячных до десятых долей миллиметра. Поскольку метеоритное вещество частично сгорает в атмосфере, ее газовый состав пополняется следами различных химических элементов. Например, каменные метеориты привносят в атмосферу литий. Сгорание металлических метеоритов приводит к образованию мельчайших сферических железных, железоникелевых и других капелек, которые проходят сквозь атмосферу и осаждаются на земной поверхности. Их можно обнаружить в Гренландии и Антарктиде, где почти без изменений годами сохраняются ледниковые покровы. Океанологи находят их в донных океанических отложениях. Большая часть метеоритных частиц, поступивших в атмосферу, осаждается примерно в течение 30 суток. Считается, что эта космическая пыль может играть некоторую роль в формировании таких атмосферных явлений, как дождь, поскольку служит ядрами конденсации водяного пара. Однако аэрозолей земного происхождения в атмосфере значительно больше.

Следует отметить, что по вертикали компонентный состав газовой смеси значительно меняется. До высот в 90–100 км по причине вертикального перемешивания соотношение концентраций газов остается практически постоянным (гомосфера), но в более высоких слоях начинаются процессы гравитационной дифференциации и диссоциации молекул под действием жесткого ультрафиолетового излучения (гетеросфера). В результате постепенно возрастает доля легких атомов. На высотах более 200 км от поверхности Земли преобладающими компонентами атмосферы являются гелий и водород. Абсолютные значения концентраций компонентов газовой смеси также убывают с высотой. Например, на вершине высочайшей горы мира – Эвересте (8848 м) – концентрация кислорода составляет не более 50 % от приземного уровня. Поэтому подавляющее большинство альпинистов совершивших восхождение на Эверест, а их насчитывается уже несколько сотен, использовали специальные дыхательные аппараты.

4.1.2. Вертикальное строение атмосферы

В зависимости от вертикального распределения такого важнейшего параметра среды как температура воздуха, атмосферу Земли подразделяют на тропосферу, стратосферу, мезосферу, термосферу и экзосферу (рис. 4.1). Давление и плотность воздуха в атмосфере Земли с высотой убывают.

Самый нижний и наиболее плотный слой атмосферы, в котором температура быстро уменьшается с высотой, называется *тропосферой*. Он содержит до 80 % всей массы атмосферы и простирается в полярных и средних широтах до высот 8–10 км, а в тропиках до 16–18 км. Здесь развиваются практически все погодообразующие процессы, происходит тепло- и влагообмен между Землей и ее атмосферой, образуются облака, возникают различные метеорологические явления, туманы и осадки. Эти слои земной атмосферы находятся в конвективном равновесии и, благодаря активному перемешиванию, имеют однородный химический состав. Средняя глобальная температура воздуха в самом нижнем

слое тропосферы в непосредственной близости от поверхности суши составляет +16 ºС. Над океанами она в среднем несколько меньше и составляет +14 ºС. В тропосфере сосредоточено подавляющее количество природных и техногенных аэрозольных и газовых загрязнителей воздуха. Динамика нижней части тропосферы толщиной до 2 км сильно зависит от свойств подстилающей поверхности Земли, среди которых наличие и тип растительности, характерные формы рельефа и т.д.

Распределение температуры с высотой устанавливается в результате турбулентного и конвективного перемешивания. В среднем в тропосфере температура воздуха снижается на 6,5 ºС при подъеме на каждый километр. Заметим, что по горизонтали у поверхности Земли аналогичные изменения средней годовой температуры местности можно обнаружить на расстоянии не менее 1000 км.

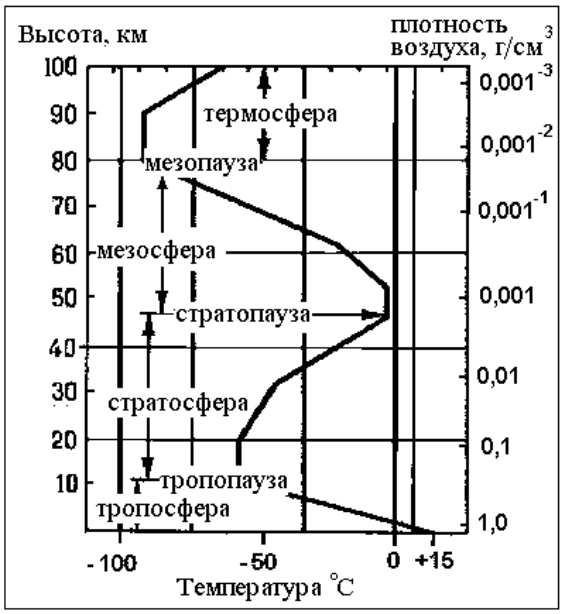

Рис. 4.1. Вертикальное распределение температуры и давления воздуха в атмосфере

Облака – скопления взвешенных в атмосфере водяных капель (водяные облака), ледяных кристаллов (ледяные облака) или тех и других вместе (смешанные облака). При укрупнении капель и кристаллов они выпадают из облаков в виде осадков. Облака образуются главным образом в тропосфере. Они возникают в результате конденсации водяного пара, содержащегося в воздухе. Диаметр облачных капель порядка нескольких микрометров. Содержание жидкой воды в облаках – от долей до нескольких граммов на 1 м^3. Облака различают по высоте. Согласно международной классификации существует 10 родов облаков: перистые, перисто-кучевые, перисто-слоистые, высококучевые, высокослоистые, слоисто-дождевые, слоистые, слоисто-кучевые, кучево-дождевые, кучевые. В вышележащих слоях атмосферы формируются так называемые перламутровые серебристые облака, состоящие из кристалликов льда. Роль облачности значительна – с одной стороны, плотные облака препятствуют проникновению солнечного света к почве, что замедляет фотосинтез, с другой стороны облачный покров приводит к сглаживанию контрастов между дневной и ночной температурами воздуха, препятствуя отдаче накопленного сушей теплового потока обратно в космос. То же самое справедливо и для поверхности водных объектов.

Направленное движение воздуха из района с повышенным атмосферным давлением к пониженному называется *ветром*. Скорость ветра в приземном слое за счет трения о подстилающую поверхность относительно уменьшена, хотя и может иногда достигать 30–40 м/с. По мере роста высоты она увеличивается на 2–3 км/с на каждый километр подъема. Иногда на высоких горизонтах в тропосфере возникают мощные планетарные потоки воздуха, движущиеся со скоростями до 100 м/с, западные в средних широтах, а вблизи экватора – восточные. Их называют струйными течениями. Благодаря им пылевые частицы естественного происхождения (частицы почвы, вулканический пепел, космическая пыль и т.п.), или антропогенного могут разноситься практически по всему миру, что может представлять некоторую опасность. Например, при интенсивном извержении вулкана Пинатубо на одном из островов Юго-Восточной Азии в 2002 г. образовался гигантский столб из вулканического пепла и пыли, поднявшийся на высоту около 20 км. В результате в атмосферу было выброшено несколько миллионов тонн продуктов извержения. В последующий год большинство метеорологических станций Северного полушария фиксировали снижение приземной температуры на 0,5–0,6 ºС, что объяснялось повышенным содержанием в атмосфере частиц вулканической пыли, препятствовавшей проникновению к поверхности Земли прямого солнечного теплового излучения.

Песчаная пыль, попадающая в воздух над пустынями Африки и Передней Азии, неоднократно выпадала в больших количествах на территории Южной и Средней Европы. Дым лесных пожаров в Канаде переносился сильными воздушными течениями на высотах 8–13 км через Атлантику к берегам Европы, еще сохраняя достаточную концентрацию. Помутнение воздуха и аномально красная окраска зорь наблюдались в течение многих месяцев после падения Тунгусского метеорита в 1908 г.

У верхней границы тропосферы (тропопаузы) температура достигает минимального значения для нижней атмосферы. Это переходный слой между тропосферой и расположенной над нею стратосферой. Толщина тропопаузы от сотен метров до 1,5–2 км, а температура и высота соответственно в пределах от –55 до –60 ºС и от 8 до 18 км в зависимости от географической широты и сезона. Над струйными течениями возможны разрывы тропопаузы.

Следующий по вертикали воздушный слой носит название *стратосфера*. Он располагается на высотах от 11 до 50–55 км. Для стратосферы характерно незначительное изменение температуры в слое от 11 до 25 км (нижний слой стратосферы) и повышение её в слое от 25 до 40 км от −56,5 до 0,8 °С (верхний слой стратосферы или область инверсии). В дальнейшем температура остаётся постоянной до высоты около 55 км. Эта область постоянной температуры называется стратопаузой и является границей между стратосферой и лежащими выше слоями. Здесь атмосферное давление составляет около 1/1000 от давления на уровне моря. Именно в стратосфере располагается чрезвычайно важный для всех обитателей суши озоновый слой или *озоносфера*. Она начинается на высоте от 15–20 и простирается до 55–60 км. Данная высота может рассматриваться в качестве верхнего предела жизни в биосфере Земли. Наиболее интенсивно озон (O_3) образуется в результате фотохимических реакций на высоте примерно 30 км. Общая масса O_3 составила бы при нормальном давлении слой толщиной всего 1,7–4,0 мм, но и этого достаточно для поглощения губительного для жизни коротковолнового (180–200 нм) ультрафиолетового излучения Солнца.

Причиной резкого увеличения температуры в стратосфере является экзотермическая (т. е. сопровождающаяся выделением тепла) фотохимическая реакция разложения озона: $O_3 + h\nu \rightarrow O_2 + O$. Озон, в свою очередь, возникает в результате фотохимического разложения молекулярного кислорода $O_2 + h\nu \rightarrow O + O$ и последующей реакции тройного столкновения атома и молекулы кислорода с какой-нибудь третьей молекулой M: $O + O_2 + M \rightarrow O_3 + M$. Разрушение O_3 происходит при его взаимодействии со свободными радикалами, NO, галогенсодержащими соединениями (в том числе «фреонами»).

В стратосфере значительно меньше водяных паров. Все же иногда наблюдаются тонкие просвечивающие перламутровые облака, изредка возникающие в стратосфере на высоте 20–30 км. Перламутровые облака видны на темном небе после захода и перед восходом Солнца.

Мезосфера – слой атмосферы на высотах от 40–50 до 80–90 км. Характеризуется повышением температуры с высотой; максимум температуры (порядка + 50 °С) расположен на высоте около 60 км, после чего температура начинает убывать до −70 или −80 °С. Такое повышение температуры связано с энергичным поглощением солнечной радиации (излучения) озоном. Метеориты, вторгшись в атмосферу Земли, достигая мезосферы, начинают светиться и, как правило, полностью сгорают в ее слоях.

Мезопауза – слой атмосферы, являющийся пограничным между двумя слоями, мезосферой и термосферой. Располагается на высоте 80–90 км над уровнем моря. В мезопаузе находится температурный минимум, который составляет около −90 °С (температура постоянная или медленно повышается), выше неё до высоты около 400 км температура снова начинает расти. Мезопауза совпадает с нижней границей области активного поглощения рентгеновского и наиболее коротковолнового ультрафиолетового излучения Солнца.

Выше мезосферы располагается *термосфера*, в которой температура начинает медленно, а затем все быстрее расти. На высоте около 100 км температура воздуха составляет около –65…–70 ºС, но уже примерно на высоте 150 км она становится положительной.

В термосфере температура непрерывно растет до высоты около 400 км, где она достигает днем в эпоху максимума солнечной активности более 1000 ºС. Причиной ее повышения является поглощение ультрафиолетового излучения Солнца на высотах 150–400 км и интенсивные процессы ионизации. В термосфере молекулы газов диссоциируют на атомы (выше 80 км – CO_2 и N_2, выше 150 км – O_2, выше 300 км – H_2). На высоте от 150 до 400 км в ионосфере начинается ионизация газов, в частности кислорода: $O + h\nu \rightarrow O^+ + e$. На высоте 320 км концентрация заряженных частиц (O^+_2, O^-_2, N^+_2) составляет ~1/300 от концентрации нейтральных частиц. В верхних слоях атмосферы присутствуют свободные радикалы – ОН•, $HO•_2$ и др. Выше 400 км термосфера переходит в изотермичную *экзосферу*.

Какова верхняя граница атмосферы Земли? Вопрос до сих пор остается спорным. Во второй половине XX в. Теодор фон Карман, американский учёный венгерского происхождения, первым определил, что примерно на высоте 100 км атмосфера Земли становится настолько разрежённой, что аэронавтика становится невозможной, так как скорость летательного аппарата, необходимая для создания достаточной подъёмной силы, становится больше первой космической скорости. Поэтому для достижения больших высот необходимо пользоваться средствами космонавтики. Определение данной границы условно, так как в действительности не существует какой-либо границы, за которой заканчивается атмосфера и начинается космос. Так, внешняя часть земной атмосферы, экзосфера, простирается до высоты 100 тыс. км и более, на такой высоте атмосфера состоит в основном из атомов водорода, способных покидать атмосферу.

Итак, излучение Солнца ионизирует атомы и молекулы атмосферы. Поэтому наша планета окружена еще одной особой оболочкой, состоящей из ионизированного вещества, – *ионосферой*. Ионосфера – это совокупность ионизированных слоев земной атмосферы, начинающаяся с высот порядка 60 км и простирающаяся до высот в десятки тысяч км. Максимальная концентрация заряженных частиц в ионосфере достигается на высотах от 300 до 400 км. Основной источник ионизации земной атмосферы – ультрафиолетовое и рентгеновское излучение Солнца, возникающее главным образом в солнечной хромосфере и короне. Кроме того, на степень ионизации верхней атмосферы влияют солнечные корпускулярные потоки, возникающие во время вспышек на Солнце, а также космические лучи и метеорные частицы. Электрически заряженные свободные электроны (и в меньшей степени менее подвижные ионы), возникающие в результате ионизации атомов атмосферных газов, взаимодействуя с радиоволнами (т. е. электромагнитными колебаниями), могут изменять их направление, отражая или преломляя их, и поглощать их энергию. В результате этого при приеме далеких радиостанций могут возникать различные эффекты, например замирания радиосвязи, усиление слышимости удаленных станций и т.п. явления.

Гипотеза о существовании проводящего слоя в верхней атмосфере была высказана в 1878 г. английским ученым Стюартом для объяснения особенностей геомагнитного поля. Затем в 1902 г., независимо друг от друга Кеннеди в США и Хевисайд в Англии указали, что для объяснения распространения радиоволн на большие расстояния необходимо предположить существование в высоких слоях атмосферы областей с большой проводимостью. В 1923 г. академик М.В. Шулейкин, рассматривая особенности распространения радиоволн различных частот, пришел к выводу о наличии в ионосфере не менее двух отражающих слоев. В 1930-е годы были начаты систематические наблюдения за состоянием ионосферы. В нашей стране по инициативе М.А. Бонч-Бруевича были созданы установки для импульсного ее зондирования. Исследованы многие общие свойства ионосферы, электронная концентрация в основных ее слоях. Классические методы изучения ионосферы с Земли сводятся к импульсному зондированию – посылки радиоимпульсов и наблюдения их отражений от различных слоев ионосферы с измерением времени запаздывания и изучением интенсивности и формы отраженных сигналов. С развитием ракетной техники и с наступлением космической эры искусственных спутников Земли (ИСЗ) и других космических аппаратов появилась возможность непосредственного измерения параметров околоземной космической плазмы, нижней частью которой и является ионосфера.

Обнаружено, что в некоторых районах земного шара существуют достаточно устойчивые области с пониженной электронной концентрацией, регулярные «ионосферные ветры», в ионосфере возникают своеобразные волновые процессы, переносящие местные возмущения ионосферы на тысячи километров от места их возбуждения.

Пока газовая оболочка Земли освещена Солнцем, в ней непрерывно образуются всё новые и новые электроны, но одновременно часть электронов, сталкиваясь с ионами, рекомбинирует, вновь образуя нейтральные частицы. После захода Солнца образование новых электронов почти прекращается, и число свободных электронов начинает убывать. Чем больше свободных электронов в ионосфере, тем лучше от неё отражаются волны высокой частоты. С уменьшением электронной концентрации прохождение радиоволн возможно только на низкочастотных диапазонах.

Как известно, на Солнце возникают мощные циклически повторяющиеся проявления активности, которые достигают максимума в среднем каждые 11 лет. В периоды высокой активности яркость некоторых областей на Солнце возрастает в несколько раз, и резко увеличивается мощность ультрафиолетового и рентгеновского излучения. Такие явления называются вспышками на Солнце. Они продолжаются от нескольких минут до одного-двух часов. Во время вспышки извергается солнечная плазма (в основном протоны и электроны), и элементарные частицы устремляются в космическое пространство. Электромагнитное и корпускулярное излучение Солнца в моменты таких вспышек оказывает сильное воздействие на атмосферу Земли.

Первоначальная реакция отмечается через 8 мин после вспышки, когда интенсивное, губительное для всего живого, ультрафиолетовое и рентгеновское излучение достигает ионосферы Земли. В результате резко повышается ионизация; рентгеновские лучи проникают в атмосферу до нижней границы ионосферы (60 км); количество электронов в этих слоях возрастает настолько, что радиосигналы почти полностью поглощаются. Дополнительное поглощение радиации вызывает нагрев газа, что способствует развитию ветров. Ионизированный газ является электрическим проводником, и когда он движется в магнитном поле Земли, проявляется эффект динамо-машины и возникает электрический ток. Такие токи могут в свою очередь вызывать заметные возмущения магнитного поля и проявляться в виде магнитных бурь.

Таким образом, Солнце оказывает на Землю не только световое и тепловое воздействие. При этом ионосфера Земли представляет собой своеобразный многослойный щит, способный поглощать большую часть смертоносных космических излучений и оберегающий жителей поверхности планеты.

4.2. Основные экологические факторы наземной среды жизни

4.2.1. Плотность воздуха

Плотность воздуха в 800 раз меньше, чем плотность воды, поэтому жизнь во взвешенном состоянии в воздухе практически невозможна. Только бактерии, споры грибов и пыльца растений регулярно присутствуют в воздухе и способны переноситься на значительные расстояния воздушными течениями. Обитатели суши вынуждены обладать развитой опорной системой, поддерживающей тело. У растений – это разнообразные механические ткани, животные обладают сложным костным скелетом. Малая плотность воздуха определяет низкую сопротивляемость передвижению. Поэтому многие наземные животные смогли использовать в ходе своей эволюции экологические выгоды данной особенности воздушной среды и приобрели способность к кратковременному или длительному полёту. Возможностью перемещаться в воздухе обладают не только птицы и насекомые, но даже отдельные млекопитающие и рептилии. В целом, активно летать или

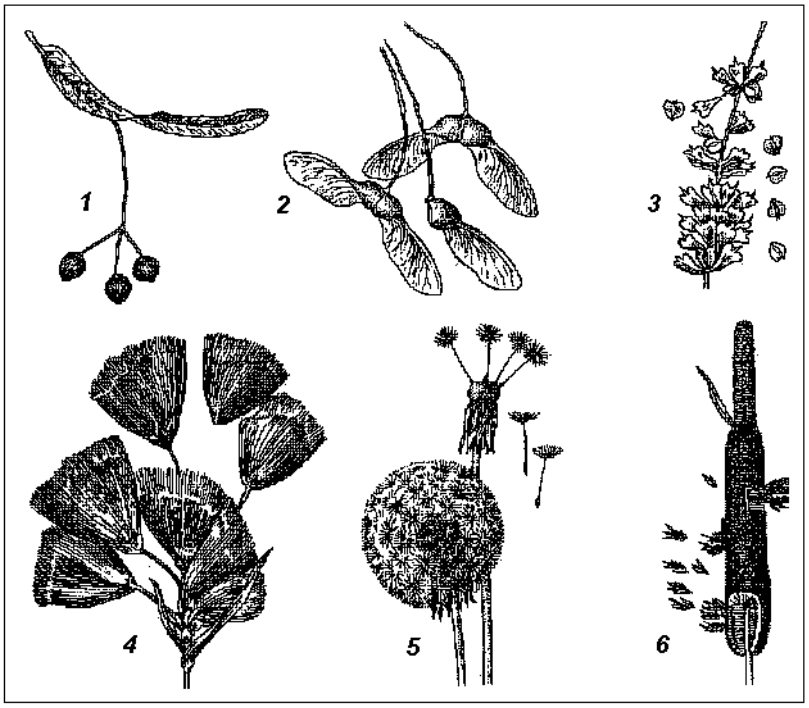

Рис. 4.2. Приспособления к переносу ветром у плодов и семян растений [Чернова, Былова, 2004]:
1 – липа *Tilia intermedia*; *2* – клен *Acer monspessulanum*; *3* – береза *Betula pendula*; *4* – пушица *Eriphorum*; *5* – одуванчик *Taraxacum officinale*; *6* – рогоз *Typha scuttbeworhii*

планировать за счёт воздушных течений могут не менее 60 % видов наземных животных. Однако у всех главная функция жизненного цикла – размножение – осуществляется на поверхности Земли, где имеются питательные вещества.

Жизнь многих растений часто зависит от движения воздушных потоков, так как именно ветром разносится их пыльца и происходит опыление. Такой способ опыления называется *анемофилией*. Анемофилия свойственна для всех голосеменных растений, а среди покрытосеменных, ветроопыляемые составляют не менее 10 % от общего количества видов. Для многих видов свойственна *анемохория* – расселение с помощью воздушных потоков. При этом перемещаются не половые клетки, а зародыши организмов и молодые особи – семена и мелкие плоды растений, личинки насекомых, мелкие пауки и др. Анемохорные семена и плоды растений обладают либо очень маленькими размерами (например, семена орхидей), либо различными крыловидными и парашютовидными придатками, благодаря которым возрастает способность к планированию. На рис. 4.2. показаны приспособления к переносу ветром у плодов и семян характерных растений Европейской части России. Пассивно переносимые ветром организмы получили собирательное название *аэропланктона* по аналогии с планктонными обитателями водной среды. Многие мелкие насекомые могут быть подняты воздушными потоками на высоты до 2–4 км (рис. 4.3). При этом сильные бури и ураганы оказывают негативное влияние на расселительные стадии растений, насекомых и микроорганизмов.

Малая плотность воздуха обусловливает очень низкое давление на суше по сравнению с водной средой. По мере возрастания высоты давление довольно быстро уменьшается и на высоте примерно 6000 м составляет только половину от той величины, которая обычно наблюдается у поверхности Земли. Для большинства позвоночных животных и растений это верхняя граница распространения. Низкое давление в горах приводит к уменьшению обеспеченности кислородом и обезвоживанию животных за счёт увеличения частоты дыхания. Подавляющее большинство наземных организмов в гораздо меньшей степени чувствительны к изменению давления, чем водные обитатели, так как обычно колебания давления в наземной среде не превышают десятые доли атмосферы. Даже крупные птицы, способные подниматься на высоты более 2 км, попадают в условия, в которых давление не более чем на 30 % отличается от приземного.

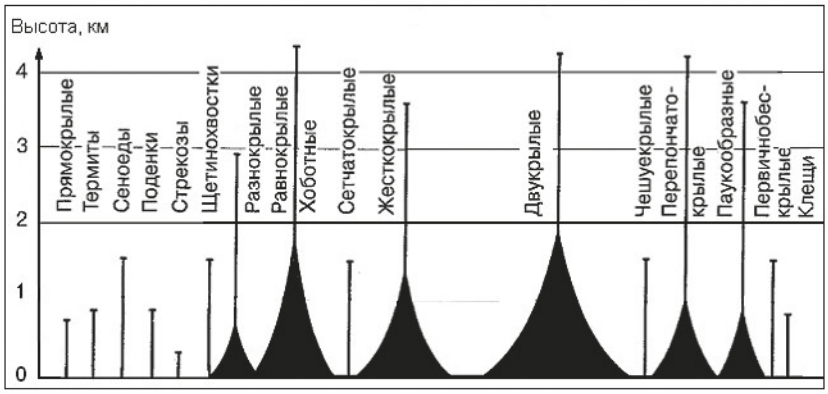

Рис. 4.3. Распределение членистоногих воздушного планктона по высоте [по Дажо, 1975]

4.2.2. Газовый состав воздуха

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

Атмосфера снабжает нас необходимым для дыхания кислородом. Однако вследствие падения общего давления атмосферы по мере подъёма на высоту соответственно снижается и парциальное давление кислорода. На высоте 5 км над уровнем моря у нетренированного человека появляется кислородное голодание и без адаптации работоспособность человека значительно снижается. Поэтому сотрудники научных обсерваторий, расположенных высоко в горах, например на Кавказе, пребывая на место работы, обязательно проходят процедуру адаптации к низкому содержанию кислорода в воздухе и в течении как минимум 3–5 дней освобождаются от значительных физических нагрузок. Та же ситуация складывается и на внутриконтинентальных научных станциях в Антарктиде. Например, на российской станции Восток, расположенной в районе южного геомагнитного полюса Земли на высоте около 3 км над уровнем моря, концентрация кислорода в воздухе за счет устойчивой антициклонической погоды (нисходящий поток воздуха) соответствует условиям нахождения на высоте около 5 км. Прибывающие на зимовку полярники вынуждены несколько дней соблюдать почти постельный режим, адаптируясь к специфике местных условий. В противном случае, при значительных физических нагрузках проявляются весьма неблагоприятные для здоровья последствия, вплоть до отека мозга.

В лёгких человека постоянно содержится около 3 л альвеолярного воздуха. Парциальное давление кислорода в альвеолярном воздухе при нормальном атмосферном давлении составляет 110 мм рт. ст., давление углекислого газа – 40 мм рт. ст., а паров воды – 47 мм рт. ст. С увеличением высоты давление кислорода падает, а суммарное давление паров воды и углекислоты в лёгких остаётся почти постоянным – около 87 мм рт. ст. Поступление кислорода в лёгкие полностью прекратится, когда давление окружающего воздуха станет равным этой величине. На высоте около 19–20 км давление атмосферы снижается до 47 мм рт. ст. Поэтому на данной высоте начинается кипение воды и межтканевой жидкости в организме человека. Вне герметической кабины на этих высотах смерть

наступает почти мгновенно. Таким образом, с точки зрения физиологии человека наше дыхание становится полностью невозможным на высоте 15 км, хотя примерно до 115 км атмосфера содержит кислород.

Концентрация углекислого газа может изменяться в приземном слое в достаточно значительных пределах. Например, при отсутствии ветра в крупных городах и промышленных центрах содержание этого газа может в десятки раз превышать концентрацию в естественных ненарушенных биоценозах за счёт его интенсивно выделения при сжигании органического топлива. Повышенные концентрации углекислого газа могут возникать также в зонах вулканической активности. Высокие концентрации CO_2 (более 1 %) токсичны для животных и растений, однако низкое содержание этого газа (менее 0,03 %) тормозит процесс фотосинтеза. Основным природным источником CO_2 является дыхание почвенных организмов. Углекислый газ поступает из почвы в атмосферу, причём особенно интенсивно его выделяют умеренно влажные, хорошо прогреваемые почвы со значительным количеством органического материала. Например, почвы букового широколиственного леса выделяют от 15 до 22 кг/га углекислоты в час, а бедные песчаные почвы – не более 2 кг/га. Наблюдаются суточные изменения в содержании углекислого газа и кислорода в приземных слоях воздуха, обусловленные ритмом дыхания животных и фотосинтеза растений.

Угарный газ (CO) интенсивно выделяется из трещин в горных породах перед извержением вулканов и в их процессе, при различных пожарах. Кроме того, CO является продуктом сжигания автомобильного топлива, поэтому концентрация этого газа повышена в городах с развитым автомобильным движением, особенно вблизи перекрестков крупных улиц и проспектов, на круговых развязках. Данный газ при попадании в легкие способен создавать с гемоглобином крови очень стойкое соединение – *карбоксигемоглобин*, нарушая тем самым транспорт кислорода к клеткам организма. В относительно малых концентрациях CO вызывает слабость, нарушение координации движений, снижение остроты зрения. При значительных дозах возможен смертельный исход. Следует заметить, что угарный газ не имеет цвета и запаха, поэтому начальным стадиям отравления может не придаваться значения. Однако известны случаи массовой гибели людей и домашних животных в поселениях, расположенных у подножия вулканов, внезапно начавших проявлять свою активность и выделять большие объемы угарного газа до начала извержения лавы и пепла.

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

4.2.3. Температура воздуха

Температура воздуха принадлежит к числу важнейших экологических факторов, воздействующих на обитателей суши. При этом наибольшее экологическое значение имеет температура почвенного и приземного слоя воздуха, до высоты в среднем 30 м от поверхности. Именно в этом весьма узком слое располагаются основные биоценозы суши, наблюдается максимальное видовое разнообразие растений и животных, создаются условия для формирования органно-минерального состава почвы и особого микроклимата, формируемого главным образом растительными компонентами сообществ, в особенности лесами. Основным источником тепла является тепловое излучение Солнца, на долю которого приходится 99,9 % в общем балансе энергии на поверхности Земли, а 0,1 % – это энергия глубинных слоёв нашей планеты, роль которой достаточна высока только в отдельных районах интенсивной вулканической деятельности, например в Исландии или на Камчатке в Долине гейзеров. Если принять солнечную энергию, достигающую

поверхности атмосферы Земли, за 100 %, то около 34 % отражается обратно в космическое пространство, 19 % поглощается при прохождении через атмосферу, и только 47 % достигает наземных и водных экосистем в виде прямой и рассеянной лучистой энергии.

Значения температуры воздуха вблизи поверхности суши, в отличие от температуры воды, демонстрируют более выраженную изменчивость. Это свойственно для колебаний температур воздуха как в суточном, сезонном, так и в географическом аспектах. Например, температура приземного воздуха вблизи песчаной поверхности в пустыне Сахара может достигать 60–65 ºС, а минимальные зарегистрированные температуры воздуха в Восточной Сибири (пос. Оймякон) и в центральных районах Антарктиды (ст. Восток, Россия) могут составлять от –70 до –90 ºС. Таким образом, максимальная амплитуда колебаний температур на суше может превышать 150 ºС! Напомним, что в водной среде разность температур на поверхности между экваториальными и полярными районами обычно не превышает 30 ºС, а глубже 500 м – практически везде одинакова на всех широтах.

На температурные условия конкретного района суши оказывает влияние довольно много факторов как общих зональных, так и местных, азональных. Близость моря или крупного внутриконтинентального водоема снижает амплитуду годовых температур воздуха, что особенно заметно в районах умеренного и субполярного климатов. В прибрежных областях тропических и экваториальных широт сезонная изменчивость температур отличается наибольшей стабильностью. Например, амплитуда годовых колебаний температуры воздуха в Центральной Америке (Эквадор) составляет всего около 6 ºС. Вблизи экваториальной части Африки, в бассейне р. Конго разница средних месячных температур не превышает 2–3 ºС. Однако амплитуды только суточных колебаний температур в континентальных тропических пустынях достигают 25–30 ºС, а сезонных – более 50 ºС. На северо-востоке Евразии (Чукотка) амплитуда годовых изменений температур приземного воздуха может составлять около 70 ºС, но на северо-западе (Норвегия, Швеция, Финляндия и др.) на аналогичных широтах климат значительно более мягкий за счет влияния теплого Северо-Атлантического течения – части системы Гольфстрима. Наличие горных цепей влияет на характер атмосферной циркуляции над регионом и может препятствовать проникновению холодного или теплого воздуха на равнины, оказывая также большое влияние на количество выпадающих атмосферных осадков.

Общая закономерность воздействия температуры на живые организмы состоит в том, что ее изменения, т. е. динамика скорости движения частиц среды, влияют на скорость биохимических процессов. Кинетическая энергия движущихся молекул воздуха или других сред при взаимодействии с живыми клетками или тканями преобразуется в потенциальную тепловую энергию. При этом, согласно известному закону Вант-Гоффа, при возрастании температуры на каждые 10 ºС скорость химических реакций увеличивается в 2–3 раза. Однако данное правило было установлено для относительно простых химических систем, где отсутствовали катализаторы и ингибиторы. В живом организме, особенно в многоклеточном, ежесекундно протекают тысячи направленных реакций с участием сложных ферментов, активность которых зависит от температуры в неодинаковых масштабах. В результате ферментативного катализа скорость биохимических процессов может приобретать различную интенсивность.

Величину температурного ускорения химических реакций в живом организме или клетке выражают коэффициентом Q_{10}, показывающим, во сколько раз увеличивается скорость реакции при повышении температуры на 10 ºС:

$$Q_{10} = K_{t+10} / K_t, \qquad (4.1)$$

где K_t – скорость реакции при температуре t.

Коэффициент температурного ускорения Q_{10} в химических реакциях живых организмов колеблется в значительных пределах. Установлено, что скорость реакций, регулируемых ферментами, не является линейной функцией температуры. Например, у тропических растений при температуре менее 10 ºС коэффициент Q_{10} равен приблизительно 3, но значительно снижается при возрастании температуры выше 25–30 ºС. Распространенное во многих регионах насекомое – колорадский жук – демонстрирует потребление кислорода

в диапазоне температур от 10 до 20 ºС с Q_{10} = 2,46, а при температуре от 20 до 30 ºС Q_{10} = 1,8 [Шилов, 2000]. В одном и том же организме величина температурного ускорения биохимических реакций может быть неодинаковой для различных процессов. Данная особенность определяет пределы температурной устойчивости организма в целом.

Влияние температуры на жизнь животных

Большие колебания температуры во времени и ее значительная изменчивость в пространстве, а также хорошая обеспеченность кислородом явились побудительными мотивами для возникновения животных, обладающих способностью поддерживать температуру своего тела постоянной. Это свойство носит название *гомойотермия* и характерно для представителей только двух классов наземных животных – млекопитающих и птиц. Гомойотермия позволила существенно расширить районы своего обитания данным животным (ареалы видов) и быть более устойчивыми к колебаниям погодно-климатических условий, сохраняя высокую жизненную активность на протяжении всего года. Возникновение гомойотермии стало важнейшим эволюционным достижением на пути эволюции наземной жизни. Млекопитающие и птицы получили свое широкое распространение после кризиса, произошедшего в биосфере в конце мелового периода (около 65 млн лет назад), хотя как формы жизни возникли несколько ранее. Кризис был вызван достаточно быстрыми глобальными климатическими изменениями, приведшими к значительному похолоданию во многих регионах, для которых ранее был свойственен теплый и мягкий климат со сглаженными сезонными различиями параметров среды. В результате изменился облик наземных и водных сообществ, произошло резкое сокращение ареалов прежней теплолюбивой флоры и фауны. Наблюдалось массовое вымирание гигантских пресмыкающихся и рептилий, которые не успели приспособиться к резкому изменению состава кормовой базы и похолоданию. Млекопитающие и птицы, напротив, оказались в такой ситуации более конкурентоспособными, так как температура их тела мало зависела от температуры окружающей среды, что позволяло сохранять им высокий уровень двигательной активности, перемещаться в поисках пищи и наиболее удобных для себя местообитаний.

Механизмы поддержания гомойотермии основаны на постоянном высоком уровне метаболизма и эффективной регулирующей функции центральной нервной системы.

Для насекомых, пресмыкающихся, амфибий и всех растений характерна *пойкилотермия* – достаточно тесная зависимость температуры тела, метаболизма и двигательной активности от температуры внешней среды (рис. 4.4). При этом приспособления к температурным воздействиям осуществляются главным образом по отношению к средним режимам температур, сохраняющимся длительное время (географические и сезонные адаптации). Приспособления к температурным условиям носят в основном характер простых

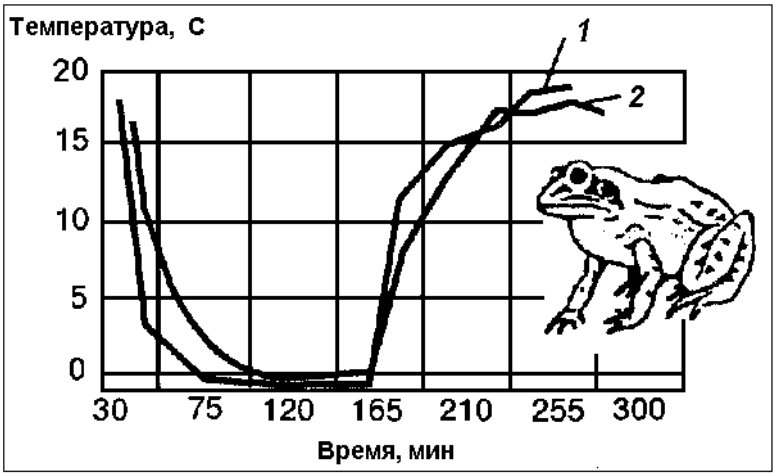

Рис. 4.4. Влияние изменений температуры воздуха (*1*) на температуру тела лягушки *Rana temporaria* (*2*)

поведенческих реакций и никогда не образуют комплексов, способных регулировать все составляющие теплообмена.

Пойкилотермия и гомойотермия по своей сути являются выражениями различных эволюционных стратегий теплообмена. Стратегия пойкилотермии допускает расселение и занятие различных местообитаний на базе общей температурной толерантности. При этом не требуется дополнительных затрат энергии на активную терморегуляцию, но в результате наблюдаются более или менее продолжительные периоды прекращения активной жизнедеятельности при достижении годовых или суточных температурных экстремумов. Например, большинство насекомых становятся малоактивными уже при снижении температуры до +8 до +10 ºС. Стратегия гомойотермии способна обеспечить широкое расселение организмов и активное существование в весьма различных погодно-климатических условиях на основе поддержания теплового постоянства (гомеостаза) внутренней среды организма. Это обеспечивает сохранение высокого уровня биологической активности в очень широком диапазоне переносимых температур. Например, песцы в тундре способны обитать в условиях температур от –50 до +20 ºС и выше. Но такие возможности требуют постоянных больших энергозатрат на поддержание процессов терморегуляции.

Для всех гомойотермных животных необходим высокий уровень интенсивности питания, в противном случае они теряют все свои преимущества. В регионах со сниженным видовым разнообразием по причине суровости климатических условий, например в тундрах, вдоль побережий Арктических морей, резкое падение продуктивности или доступности одного-двух видов, составляющих основу кормовой базы для местных млекопитающих, может привести к массовой их гибели от холода, потому что система терморегуляции не обеспечена достаточным количеством энергии. Так, северные олени прекрасно адаптированы к жизни в холодных условиях, в частности они обладают прекрасным пуховым и шерстяным покровом с уникальными термоизолирующими свойствами. Но если толстый слой снега или ледяная корка на поверхности почвы преграждают доступ к их главному корму – лишайнику ягелю, то многочисленные популяции северных оленей может ждать гибель, если в процессе миграции им не удастся обнаружить более благоприятные участки с доступной пищей. Птицы – обитатели полярных и умеренных широт – вынуждены совершать весьма продолжительные миграции, направляясь в регионы с более теплым климатом и достаточной кормовой базой по мере наступления осенних холодов. Температура тела у птиц, по причине весьма высокого темпа обмена веществ, обеспечивающего энергетические затраты на полет, больше, чем у млекопитающих, и составляет в норме 40–41 ºС. Птицы демонстрируют чрезвычайно высокий темп питания. Установлено, что каждая из нескольких миллионов уток, прилетающих весной на прибрежные мелководные богатые пищей акватории Невской губы и Восточной части Финского залива потребляет в сутки столько же пищи в расчете на массу тела, как и человек (40–50 г/кг).

В целом, у каждой стратегии есть свои преимущества и недостатки. Пойкилотермные организмы обладают, как правило, менее высоким уровнем эволюционного развития и упрощенными типами поведения, однако распространены по земному шару почти также широко, как и гомойотермные. Энергетическая стоимость температурных адаптаций у пойкилотермных животных значительно ниже, чем у птиц и млекопитающих. С другой стороны возможности гомойотермных животных сохранять активность в весьма широком диапазоне температур при условии достаточного питания дает им значительные преимущества в межвидовых отношениях, облегчая захват выгодных для них территорий. Поддержание высокого уровня обмена веществ выгодно и на уровне экосистем, так как обеспечивает поддержание устойчивого во времени круговорота биогенных веществ.

Из общих правил поведения гомойотермных животных есть свои исключения. В наиболее экологически напряженных условиях, при недостатке пищи и соответствующем ограничении в работе терморегуляторных систем организма ряд видов млекопитающих и птиц демонстрируют способности к впадению в состояние оцепенения, внешне сходное с холодовым оцепенением пойкилотермных животных. На этом основании многие

исследователи объединяют эти виды в особую категорию *гетеротермных* животных, т. к. они совмещают признаки обоих групп. Однако на основе основополагающих эволюционных свойств данных видов и таксономической принадлежности, объединяющих их с типично гомойотермными животными, правильнее говорить в данном случае о явлении *обратимой гомойотермии*. Обратимая гомойотермия выражается в том, что животное в теплый период года способно эффективно регулировать и поддерживать температуру своего тела, но с наступлением зимних холодов снижает ее практически до уровня температуры окружающей среды и впадает в состояние оцепенения (спячки). При этом животное находится в каком-то укрытии и лежит неподвижно, почти не проявляя признаков жизни. Интенсивность метаболизма в данной ситуации резко снижена (табл. 4.2). Причем, как видно из данных табл. 4.2, степень снижения метаболизма обратно пропорционально среднему весу данного вида животного.

Табл. 4.2. Кратность снижения уровня метаболизма животных во время спячки (M_c) по сравнению с активным состоянием (M_a) [Ch. Kayser, 1965]

Виды	Средняя масса тела в опытах, г	M_c / M_a
Альпийский сурок *(Marmota marmota)*	2007	21,5
Обыкновенный еж *(Erinaceus europaeus)*	642	46,6
Европейский суслик *(Citellus citellus)*	227	53,0
Садовая соня *(Eliomys quercinus)*	63	56,6
Орешниковая соня *(Muscardinus avellanarius)*	19	76,6

Обратимая гомойотермия выражается в трех основных формах.

1. У стрижей, ласточек, многих грызунов и некоторых сумчатых проявляется нерегулярное оцепенение, прямо связанное с резкими внутрисезонными похолоданиями, интенсивными дождями, снегопадами и другими неблагоприятными условиями. По мере прекращения их воздействия происходит восстановление температуры тела этих животных и способности к активной терморегуляции.

2. Многие виды животных демонстрируют *суточные циклы* смены активного состояния и оцепенения. В наиболее выраженной форме подобные смены состояния свойственны для летучих мышей и птиц-колибри. Но суточный ритм у этих животных противоположен. Колибри активны днем и впадают в оцепенение ночью, когда под пологом тропического леса температура заметно снижается, а летучие мыши (рукокрылые) активны ночью.

3. Хорошо изучены случаи *сезонной* обратимой гомойотермии, которую принято называть зимней спячкой. Это явление широко распространено среди грызунов (табл. 4.2), может быть свойственно некоторым рукокрылым, сумчатым и насекомоядным млекопитающим. По современным представлениям зимний сон медведей физиологически не отличается от спячки. Среди птиц регулярная зимняя спячка достоверно известна только у одного из американских козодоев *Phalaenoptilus nuttalii*, но возможно существуют и другие виды, проявляющие аналогичную способность.

Проведенные детальные исследования показывают, что физиологически обратимая гомойотермия значительно отличается от оцепенения пойкилотермных животных. Птицы и млекопитающие не демонстрируют прямой зависимости перехода в малоактивное состояние от температуры среды, хотя очевидно ее значения могут играть роль сигнального фактора. Главным стимулом перехода в состояние покоя является определенная степень истощения организма, вызванная ухудшением условий питания или ожиданием подобной ситуации в ближайшем будущем. Таким образом, обратимая гомойотермия является эффективной адаптацией, позволяющей многим видам, обладающих способностью к терморегуляции, пережидать различные неблагоприятные периоды, в течение которых возможность достаточного питания ограничивается.

Адаптации к температуре у животных осуществляются также через размеры и форму тела организмов. Для уменьшения теплоотдачи выгоднее крупные размеры (чем крупнее тело, тем меньше его поверхность на единицу массы, а следовательно, и теплоотдача, и наоборот). По этой причине близкие виды, обитающие в более холодных условиях (на севере), как правило, крупнее тех, которые обитают в более теплом климате. Например,

белый медведь крупнее бурого европейского, а он, свою очередь крупнее гималайского. Эта закономерность называется *правилом Бергмана*. Регулирование температуры осуществляется также через выступающие части тела (ушные раковины, конечности, органы обоняния). В холодных районах они, как правило, меньше по размерам, чем в более теплых (*правило Аллена*).

О зависимости теплоотдачи от размеров тела можно судить по количеству кислорода, расходуемого при дыхании на единицу массы различными организмами. Оно тем больше, чем меньше размеры животных. Так, на 1 кг массы потребление кислорода ($см^3$/час) составило: лошадь – 220, кролик – 480, крыса – 800, мышь – 4100.

Влияние температуры на жизнь растений

Рассмотрим далее специфику воздействия температуры воздуха на наземные растения и возникающие адаптации.

Растения – пойкилотермные организмы, т. е. их собственная температура уравнивается с температурой окружающей их среды. Однако это соответствие неполное. Температура надземных частей растения может значительно отличаться от температуры воздуха в результате энергообмена с окружающей средой. Благодаря этому, например, растения Арктики и высокогорий, которые заселяют места, защищенные от ветра, или растут вплотную к почве, имеют более благоприятный тепловой режим и могут достаточно активно поддерживать обмен веществ и рост, несмотря на постоянно низкие температуры воздуха. Не только отдельные растения и их части, но и целые фитоценозы обнаруживают иногда характерные отклонения от температуры воздуха. В жаркий летний день в Центральной Европе температура на поверхности крон в лесах может быть на 4 °С, а лугов – на 6 °С выше температуры воздуха и на 8 °С (лес) или 6 °С (луг) ниже, чем температура поверхности почвы, лишенной растительности.

Температуру растений измеряют с помощью электротермометров, имеющих миниатюрные полупроводниковые датчики. Чтобы датчик не повлиял на температуру измеряемого органа, необходимо, чтобы его масса была во много раз меньше массы органа. Датчик должен быть также малоинерционным и быстро реагировать на изменения температуры. Иногда для этой цели используют термопары. Датчики или прикладывают к поверхности растения, или «вживляют» в стебли, листья, под кору (например, для измерения температуры камбия). Одновременно обязательно измеряют температуру окружающего воздуха (затенив датчик). Установлено, что температура растений весьма непостоянна. Из-за турбулентных потоков и непрерывных изменений температуры воздуха, непосредственно окружающего лист, действия ветра, температура растения варьирует с размахом в несколько десятых долей или даже целых градусов и с частотой в несколько секунд. Поэтому под «температурой растений» следует понимать более или менее обобщенную и в достаточной мере условную величину, характеризующую общий уровень нагрева. Температура растения определяется тепловым балансом, т. е. соотношением поглощения и отдачи энергии. Эти величины зависят от многих свойств как окружающей среды (размеры прихода радиации, температура окружающего воздуха и его движение), так и самих растений (окраска и другие оптические свойства растения, величина и расположение листьев и т.д.). Первостепенную роль играет охлаждающее действие транспирации, которое препятствует очень сильным перегревам в жарких местообитаниях. Это легко показать в опытах с пустынными растениями: стоит лишь смазать вазелином ту поверхность листа, на которой расположены устьица, и лист на глазах гибнет от перегрева и ожогов.

В результате действия всех указанных причин температура растений обычно отличается (иногда довольно значительно) от температуры окружающего воздуха. Возможны три ситуации:

1) температура растения выше температуры окружающего воздуха («супратемпературные» растения, по терминологии О. Ланге);
2) ниже ее («субтемпературные»);
3) равна или очень близка к ней.

Первая ситуация встречается довольно часто в самых разнообразных условиях. Значительное превышение температуры растения над температурой воздуха обычно наблюдается у массивных органов растений, особенно в жарких местообитаниях и при слабой транспирации. Сильно нагреваются крупные мясистые стебли кактусов, утолщенные листья молочаев, очитков, молодила, у которых испарение воды очень незначительное. Так, при температуре воздуха 40–45 °С пустынные кактусы нагреваются до 55–60 °С; в умеренных широтах в летние дни сочные листья растений из родов *Sempervivum* и *Sedum* нередко имеют температуру 45 °С, а внутри розеток молодила – до 50 °С. Таким образом, превышение температуры растения над температурой воздуха может достигать 20 °С.

Своеобразен температурный режим таких массивных образований, как древесные стволы. У одиночно стоящих деревьев, а также в лиственных лесах в «безлистную» фазу (весной и осенью) поверхность стволов сильно нагревается в дневные часы, причем в наибольшей степени с южной стороны; температура камбия здесь может быть на 10–20 °С выше, чем на северной стороне, где она имеет температуру окружающего воздуха. В жаркие дни температура темных стволов ели повышается до 50–55 °С, что может принести к ожогам камбия. Показания тонких термопар, вживленных под кору, позволили установить, что стволы древесных пород защищены по-разному: у березы температура камбия быстрее меняется в соответствии с колебаниями температуры наружного воздуха, в то время как у сосны она более постоянна благодаря лучшим теплозащитным свойствам коры. Нагревание стволов деревьев и безлистном весеннем лесу существенно влияет на микроклимат лесного сообщества, поскольку стволы – хорошие аккумуляторы тепла.

Превышение температуры растений над температурой воздуха встречается не только в сильно прогреваемых, но и в более холодных местообитаниях. Этому способствует темная окраска или иные оптические свойства растений, увеличивающие поглощение солнечной радиации, а также анатомо-морфологические особенности, способствующие снижению транспирации. Довольно заметно могут нагреваться арктические растения: один пример – карликовая ива *Salix arctica* на Аляске, у которой днем листья теплее воздуха на 2–11 °С и даже в ночные часы полярного «круглосуточного дня» – на 1–3 °С. Ранневесенним эфемероидам – подснежникам – нагревание листьев обеспечивает возможность достаточно интенсивного фотосинтеза в солнечные, но еще холодные весенние дни. Даже под снегом (точнее под тонким слоем полупрозрачного фирна) темноокрашенные части зимующих альпийских и арктических растений нагреваются солнечными лучами. Это приводит к образованию полостей и «парничков» вокруг растений, к более быстрому таянию снежной корки над ними. Когда над поверхностью снега в высокогорьях Альп и Карпат появляются темно-сиреневые колокольчатые цветки сольданелл – *Soldanella alpina, S. hungarica,* создается впечатление, что растения пробивают снег, «растапливая его теплотой дыхания» (мнение, распространенное в старой научно-популярной литературе). На самом деле расчеты показывают, что эта теплота ничтожно мала. Еще один интересный пример нагревания под снегом: в летнее время в Антарктиде температура лишайников бывает выше 0 °С даже под слоем снега более 30 см. Очевидно, в столь суровых условиях естественный отбор сохранил формы с наиболее темной окраской, у которых благодаря такому нагреванию возможен положительный баланс углекислотного газообмена.

Довольно значительно могут нагреваться солнечными лучами иглы хвойных древесных пород зимой: даже при отрицательных температурах возможно превышение над температурой воздуха на 9–12 °С, что создает благоприятные возможности для зимнего фотосинтеза. Экспериментально было показано, что если для растений создать сильный поток радиации, то даже при низкой температуре, порядка –5 °С, листья могут нагреться до 17–19 °С, т. е. фотосинтезировать при вполне «летних» температурах.

Для холодных местообитаний повышение температуры растения экологически очень важно, так как физиологические процессы при этом получают независимость в известных пределах от окружающего теплового фона. Снижение температуры растений по сравнению с окружающим воздухом чаще всего отмечается в сильно освещенных и прогреваемых местообитаниях (степях, пустынях), где листовая поверхность растений сильно редуцирована, а усиленная транспирация способствует удалению избытка тепла

и предотвращает перегрев (напомним, что для испарения 1 г воды при 20 °С требуется 2438 Дж = 582 кал). Недаром иногда говорят о «гидротерморегуляции» растений. У интенсивно транспирирующих видов охлаждение листьев (разность с температурой воздуха) достигает 15 °С. Однако снижение и на 3–4 °С может предохранить от губительного перегрева.

Чтобы охарактеризовать тепловые условия местообитания растений, необходимо знать закономерности распределения тепла в пространстве и его динамику во времени в отношении как общеклиматических характеристик, так и конкретных условий произрастания растений. Общее представление об обеспеченности того или иного района теплом дают такие общеклиматические показатели, как среднегодовая температура для данной местности, абсолютный максимум и абсолютный минимум (т. е. наиболее высокая и наиболее низкая температура, зарегистрированная в этом районе), средняя температура самого теплого месяца (на большей части Северного полушария – это июль, Южного полушария – январь, на островах и в прибрежных районах – август и февраль); средняя температура самого холодного месяца (в континентальных областях Северного полушария – январь, Южного – июль, в прибрежных районах – февраль и август). Границы вегетационного сезона определяются продолжительностью безморозного периода, частотой и степенью вероятности весенних и осенних заморозков. Естественно, порог вегетации не может быть одинаковым для растений с разным отношением к теплу; для холодостойких культурных видов условно принимают 5 °С, для большинства культур умеренной зоны 10 °С, для теплолюбивых 15 °С. Считают, что для естественной растительности умеренных широт пороговая температура начала весенних явлений составляет 5 °С.

Эффективная температура – специальный показатель биологической значимости температуры воздуха. Определяется как ежедневные суммы превышения среднесуточной температуры воздуха рубежного значения в зависимости в 5 или 10 °С. Соответственно при устойчивом превышении первого 5° рубежа у растений начинается активное сокодвижение, при превышении второго рубежа, 10 °С, начинается рост и развитие растений. Сумма эффективных температур за год характеризует климатические условия местности и их благоприятность для произрастания и плодоношения растений. Кроме того, сумма накопленных эффективных температур хорошо увязывается с различными фенологическими явления живой природы – появление листвы, цветение, созревание плодов. В Московском регионе за год сумма эффективных температур, определенная по 5° рубежу, составляет 2093,91°, определенная по 10° рубежу – 1062,18°. В среднем в Московском регионе температура воздуха свыше 5 °С держится 206 дней (5 апреля – 28 октября), температура воздуха свыше 10 ºС держится 182 дня (11 апреля – 9 октября).

Обеспеченность растений теплом в период вегетации определяют по сумме активных температур, составленных из средних суточных температур выше 10 °С и сумме эффективных температур, вычисленной суммированием средних суточных температур, отсчитанных от биологического минимума, при котором развиваются растения данной культуры. Обычно для плодовых культур за биологический минимум принимают 10 °С, поэтому при подсчете сумм эффективных температур выше 10 °С ($Et > 10$) от средней суточной температуры за каждый день отнимают 10 °С и остатки суммируют. С помощью сумм эффективных температур воздуха рассчитывают сроки наступления фаз развития, например, начало цветения, что важно при подготовке к защите садов от заморозков или от болезней и вредителей. Тем не менее, строгой корреляции между суммой температур и наступлением основных фаз не наблюдается. По годам минимальная и максимальная температуры в начале вегетации могут различаться в два–четыре раза, а в конце вегетации на 10–20 %. Сумма эффективных температур характеризует различия теплообеспеченности данного года от среднемноголетней, характерной для конкретной местности. По ней с учетом продолжительности вегетационного периода можно с некоторой погрешностью определить пригодность данной культуры и сорта для конкретных условий.

Физиологической константой для конкретного явления в жизни растений является такая неизменная сумма эффективных температур, при достижении которой данное

явление произойдет. Например, зеленение березы в Московской области произойдет не ранее чем наберется сумма не менее 70º эффективных температур, а для зацветания мать-и-мачехи требуется 77º. Для цветения черемухи нужно не менее 125º, для цветения шиповника – 300º, для созревания плодов земляники – 680º, для созревания плодов лесной малины – 950, а для того, чтобы можно было собирать созревший картофель, сумма эффективных температур должна составлять не менее 1400º. Зная значения констант и текущее количество тепла, а также наблюдая за сроками наступающих явлений, можно определить степень благоприятности предстоящего сезона, оценить сроки наступления интересующих вас явлений, составить прогноз на урожай.

В климатических условиях Москвы и Московской области вегетативный период развития растений длится в среднем 190 дней (с 7 апреля по 14 октября).

Сумма эффективных температур, которую нужно набрать для завершения жизненного цикла, часто ограничивает географическое распространение вида. Так, северная граница древесной растительности совпадает с июльскими изотермами +12 °С. Севернее уже не хватает тепла для развития деревьев, и зона лесов сменяется тундрой. Точно так же, если в умеренной зоне хорошо растет ячмень (его сумма температур за весь период от посева до уборки составляет 1600–1900 °С), то этого количества тепла недостаточно для риса или хлопчатника (при требуемой для них сумме температур 2000–4000 °С).

Одной из главных причин, приводящих все живые организмы к угнетению и нарушению нормального протекания физиологических функций и жизненного цикла, является воздействие на них *экстремальных значений факторов среды*. Сильные жара и мороз вредят жизненным функциям и ограничивают распространение вида в зависимости от их интенсивности, продолжительности и периодичности, но прежде всего от состояния активности и степени холодовой закалки растений. При внезапном воздействии экстремальных значений факторов среды возникает состояние стресса. *Стресс – это всегда значительная нагрузка*, которая не обязательно должна быть опасной для жизни, но которая непременно вызывает в организме «реакцию тревоги», если только он не находится в выраженном состоянии оцепенения. Покоящиеся стадии, такие как сухие споры, а также растения в высохшем состоянии, наиболее выносливы, так что они могут пережить без повреждения любую отмеченную на Земле температуру.

Протоплазма клеток вначале отвечает на стресс резким усилением метаболизма. Повышение интенсивности дыхания, которое наблюдается в качестве стрессовой реакции, отражает попытку исправить уже появившиеся дефекты и создать ультраструктурные предпосылки для приспособления к новой ситуации. Стрессовая реакция – это борьба механизмов адаптации, с деструктивными процессами в протоплазме, ведущими к ее гибели. Если температура переходит критическую точку, клеточные структуры и функции могут повреждаться так внезапно, что протоплазма тотчас же отмирает. В природе такое внезапное разрушение нередко происходит при эпизодических морозах, например при поздних заморозках весной. Но повреждения могут возникать и постепенно; отдельные жизненные функции выводятся из равновесия и угнетаются, пока, наконец, клетка не отомрет в результате прекращения жизненно важных процессов.

Установлено, что различные жизненные процессы неодинаково чувствительны к температуре. Сначала прекращается движение протоплазмы, интенсивность которого непосредственно зависит от энергоснабжения за счет процессов дыхания и от наличия высокоэнергетических фосфатов. Затем снижаются фотосинтез и дыхание. Для фотосинтеза особенно опасна жара, дыхание же наиболее чувствительно к холоду. У поврежденных холодом или жарой растений после возвращения в умеренные условия уровень дыхания сильно колеблется и часто бывает ненормально повышен. Повреждение хлоропластов ведет к длительному или необратимому угнетению фотосинтеза. В конечной стадии утрачивается полупроницаемость биомембран, разрушаются клеточные компартменты, особенно тилакоиды пластид, и клеточный сок выходит в межклетники.

Воздействие холода может сопровождаться повреждением протоплазмы клеток. Следует различать, вызвано ли оно самой по себе низкой температурой или же замерзанием. Некоторые растения тропического происхождения повреждаются уже при снижении

температуры до нескольких градусов выше нуля. Подобно гибели от перегрева, гибель от охлаждения тоже бывает, прежде всего, связана с дезорганизацией обмена нуклеиновых кислот и белков, но здесь играют роль также нарушения, проницаемости и прекращение тока ассимилятов. Растения, которым охлаждение до температур выше нуля не причиняет вреда, повреждаются только при температурах ниже нуля, т. е. в результате *образования льда в тканях.* Богатые водой, незакаленные органеллы клеток могут легко замерзать; при этом внутри клетки мгновенно образуются ледяные кристаллики, и клетка погибает от деформаций и разрыва мембраны. Кроме того, есть указания на то, что при замерзании белки могут подвергаться денатурации, что также ведет к повреждению мембран. Чаще всего лед образуется не в самих клетках, а в межклеточном пространстве и в клеточных стенках. Выкристаллизовавшийся лед действует как сухой воздух, так как упругость пара надо льдом ниже, чем над переохлажденным раствором. В результате от клеток отнимается вода, они сильно сжимаются (на 2/3 своего объема), и концентрация растворенных веществ в них возрастает. Перемещение воды и замерзание продолжаются до тех пор, пока в протоплазме не установится равновесие сил между льдом и водой. Положение равновесия зависит от температуры; при температуре –5 °С равновесие наступает примерно при 60 бар, а при –10 °С – уже при 120 бар. Таким образом, низкие температуры действуют на протоплазму клеток так же, как высыхание.

Морозоустойчивость клетки более высока, если вода прочно осмотически связана со структурами протоплазмы. При обезвоживании цитоплазмы (безразлично, в результате засухи или замерзания) инактивируются ферментные системы, ассоциированные с мембранами, системы, участвующие главным образом в синтезе АТФ и в процессах фосфорилирования. Инактивацию вызывают чрезмерные и потому токсичные концентрации ионов солей и органических кислот в незамерзшем остаточном растворе. Напротив, сахара и их производные, определенные аминокислоты и белки защищают биомембраны и ферменты от вредных. В областях с сезонным климатом наземные растения приобретают осенью «льдоустойчивость», т. е. *способность переносить образование льда в тканях.* Весной, с распусканием почек они снова утрачивают эту способность, и теперь замерзание приводит к их вымерзанию. Таким образом, холодостойкость многолетних растений вне тропиков регулярно колеблется в течение года между минимальной величиной в период вегетации и максимумом в зимнее время. Льдоустойчивость формируется постепенно осенью. Первая предпосылка для этого – переход растения в состояние готовности к закаливанию, наступающее только тогда, когда заканчивается рост. Если *готовность* к закаливанию достигнута, то *процесс* закаливания может начинаться. Этот процесс состоит из нескольких фаз, каждая из которых подготавливает переход к следующей. По теории, разработанной И.И. Тумановым, закаливание к морозу у озимых злаков и плодовых деревьев (эти растения изучались наиболее основательно) начинается многодневным (до нескольких недель) воздействием температур чуть выше нуля. На этой фазе, предшествующей закаливанию, в протоплазме накапливаются сахара и другие защитные вещества, клетки становятся беднее водой, а центральная вакуоль распадается на множество мелких вакуолей. Благодаря этому протоплазма оказывается подготовленной к следующей фазе, проходящей при регулярных слабых морозах, от –3 до –5 °С. При этом ультраструктуры и ферменты протоплазмы перестраиваются таким образом, что клетки переносят обезвоживание, связанное с образованием льда. Только после этого растения могут, не подвергаясь опасности, вступать в заключительную фазу процесса закаливания, которая при непрерывном морозе от –10 до –15 °С делает протоплазму в высшей степени морозоустойчивой.

Готовые к закаливанию сеянцы березы, которые до начала процесса закаливания вымерзали бы при температуре от –15 до –20 °С, переносят после окончания первой фазы закаливания уже –35 °С, а при полной закалке они выдерживают в опытах даже охлаждение до –95 °С! Таким образом, холод сам по себе стимулирует процесс закаливания. Если мороз ослабевает, то протоплазма опять переходит в первую фазу закаливания, однако устойчивость снова может быть поднята холодными периодами до наивысшего уровня, пока растения остаются в состоянии покоя. Среди деревьев, произрастающих

в естественных природных условиях, рекорд по морозостойкости принадлежит даурской лиственнице (*Larix dahurica*), которая формирует таежные леса в Якутии и способна жить в условиях сезонного снижения температуры воздуха до –70 ... –73 ºС.

В зимний период на сезонный ход морозостойкости накладываются кратковременные (индуцированные) адаптации, благодаря которым уровень устойчивости быстро приспосабливается к изменениям погоды. Холод больше всего способствует закаливанию в начале зимы. В это время устойчивость может за несколько дней подняться до наивысшего уровня. Оттепель, особенно в конце зимы, вызывает быстрое снижение устойчивости растений, но в середине зимы, после выдерживания в течение нескольких дней при температуре от +10 до +20 °С, растения в значительной мере теряют закалку. Способность изменять морозоустойчивость под влиянием холода и тепла, т. е. диапазон *индуцируемых адаптации устойчивости,* является конституционным признаком отдельных видов растений. После окончания зимнего покоя способность к закаливанию и вместе с тем высокая степень закалки быстро утрачиваются. Весной существует тесная связь между активированием распускания почек и ходом изменения устойчивости.

Морфологические адаптации, защищающие растения от холода, довольно развиты, но, скорее можно говорить о защите от всего комплекса неблагоприятных условий в холодных местообитаниях, включающего сильные ветры, возможность иссушения и т.д. У растений холодных областей (или у переносящих холодные зимы) часто встречаются такие защитные морфологические особенности, как опушение почечных чешуй, зимнее засмоление почек (хвойные), утолщенный пробковый слой, толстая кутикула, опушение листьев и т.д. Однако их защитное действие имело бы смысл лишь для сохранения собственного тепла гомеотермных организмов, для растений же эти черты хотя и способствуют терморегуляции (уменьшение лучеиспускания), в основном важны как защита от иссушения. В растительном мире есть интересные примеры адаптации, направленные на сохранение (хотя и кратковременное) тепла в отдельных частях растения. В высокогорьях Восточной Африки и Южной Америки у гигантских «розеточных» деревьев из родов *Senecio, Lobelia, Espeletia* и других от частых ночных морозов существует такая защита: ночью листья розетки закрываются, защищая наиболее уязвимые части – растущие верхушки. У некоторых видов листья опушены снаружи, у других в розетке скапливается выделяемая растением вода; ночью замерзает лишь поверхностный слой, а конусы нарастания оказываются защищенными от мороза в своеобразной «ванне».

Среди морфологических адаптаций растений к жизни в холодных местообитаниях важное значение имеют небольшие размеры и особые формы роста. Не только многие травянистые многолетники, но также кустарники и кустарнички полярных и высокогорных областей имеют высоту не более нескольких сантиметров, сильно сближенные междоузлия, очень мелкие листья (явление нанизма или карликовости). Кроме хорошо известного примера – карликовой березки *(Betula nana),* можно назвать карликовые ивы *(Sahx polaris, S. arctica, S. herbacea)* и многие другие. Обычно высота этих растений соответствует глубине снежного покрова, под которым зимуют растения, так как все части, выступающие над снегом, гибнут от замерзания и высыхания. Очевидно, в образовании карликовых форм в холодных местообитаниях немалую роль играют и бедность почвенного питания в результате подавления активности микробов, и торможение фотосинтеза низкими температурами. Но независимо от способа образования карликовые формы дают преимущество растениям в приспособлении к низким температурам: они располагаются в непосредственной близости к почве, которая достаточно прогревается летом, а зимой хорошо защищены снежным покровом и получают дополнительный (хотя и небольшой) приток тепла из глубины почвы.

Другая адаптивная особенность формы роста растений заключается в переходе сравнительно крупных растений (кустарников и даже деревьев) от *ортотропного* (вертикального) к *плагиотропному* (горизонтальному) росту и образование стелющихся форм – стланцев, стлаников, стланичков. Такие формы способны образовывать кедровый стланик *(Pinus pumila),* можжевельник *(Juniperus sibirica, J. communis, J. turkestanica),* рябина и др. Ветви стланцев распластаны по земле и приподнимаются не выше обычной глубины

снежного покрова. Иногда это результат отмирания ствола и разрастания нижних ветвей (например, у ели), иногда это рост дерева как бы «лежа на боку» с плагиотропным, укоренившимся во многих местах стволом и приподнимающимися ветвями (кедровый стланик). Интересная особенность некоторых древесных и кустарниковых стлаников – постоянное отмирание старой части ствола и нарастание «верхушки», в результате чего трудно определить возраст особи.

Стланики распространены в высокогорных и полярных областях, в условиях, которые уже не выдерживают древесные породы (например, на верхней границе леса). Своеобразные «стланиковые» формы в крайних условиях встречаются и у кустарничков, и даже у видов лишайников, обычно имеющих прямостоячий кустистый рост: на скалах Антарктиды они образуют стелющиеся слоевища. В зависимости от условий возможны видоизменения роста одного и того же вида. Но есть виды, целиком перешедшие к форме стланика, например горный сосновый стланик, произрастающий в Альпах и Карпатах – *Pinus mughus,* выделенный в качестве самостоятельного вида из сосны горной – *Pinus montana.*

К числу форм роста, способствующих выживанию растений в холодных местообитаниях, принадлежит еще одна чрезвычайно своеобразная – подушковидная. Форма растения-подушки образуется в результате усиленного ветвления и крайне замедленного роста скелетных осей и побегов. Мелкие ксерофильные листья и цветки расположены по периферии подушки. Между отдельными ветвями скапливаются мелкозем, пыль, мелкие камни. В результате некоторые виды растений-подушек приобретают большую компактность и необычайную плотность: по таким растениям можно ходить, как по твердой почве. Таковы *Silene acaulis, Gypsophila aretioides, Androsace helvetica, Acantholimon diapensioides.* Издали их трудно отличить от валунов. Менее плотны колючие подушки из родов *Eurotia, Saxifraga.*

Растения-подушки бывают разных размеров (до 1 м в поперечнике) и разнообразных очертаний: полушаровидные, плоские, вогнутые, иногда довольно причудливых форм (в Австралии и Новой Зеландии их называют «растительными овцами»). Благодаря компактной структуре растения-подушки успешно противостоят холодным ветрам. Поверхность их нагревается почти так же, как и поверхность почвы, а колебания температуры внутри менее выражены, чем в окружающей среде. Отмечены случаи значительного повышения температуры внутри подушки; например у наиболее распространенного вида высокогорий Центрального Тянь-Шаня *Dryadanthe tetrandra* при температуре воздуха 10 °С внутри подушки температура доходила до 23 °С благодаря аккумуляции тепла в этом своеобразном «парнике». В связи с медленным ростом растения-подушки по долговечности вполне сравнимы с деревьями. Так, на Памире подушка *Acantholimon hedini* диаметром 3 см имела возраст 10–12 лет, при 10 см – 30–35 лет, а возраст крупных подушек достигал не одной сотни лет. В пределах общей формы растений-подушек существует экологическое разнообразие: например, в горах, окружающих Средиземное море, распространены менее компактные по строению ксерофильные «колючие подушки», которые не встречаются высоко в горах, так как малоустойчивы к холоду, но зато очень устойчивы к засухе. Рыхлое строение подушки здесь оказывается более выгодным для растения, чем компактное, т. к. в условиях летней засухи и сильной инсоляции снижается опасность перегрева ее поверхности. Температура поверхности средиземноморских подушек обычно ниже температуры воздуха благодаря сильной транспирации, а внутри подушки создается особый микроклимат; например, влажность воздуха держится на уровне 70–80% при влажности наружного воздуха 30 %. Таким образом, здесь форма подушки – это приспособление к совсем иному комплексу факторов, отсюда и ее иная «конструкция».

Среди других особенностей роста, помогающих растениям преодолевать действие холода, следует еще упомянуть различные приспособления, направленные на углубление зимующих частей растений в почву. Это развитие *контрактильных* (сократительных) корней – толстых и мясистых, с сильно развитой механической тканью. Осенью они высыхают и сильно сокращаются в длину (что хорошо заметно по поперечной

морщинистости), при этом возникают силы, втягивающие в почву зимующие почки возобновления, луковицы, корни, корневища. Контрактильные корни встречаются у многих растений высокогорий, тундр и других холодных местообитаний. Они позволяют, в частности, успешно противостоять морозному выпиранию растений из почвы. В последнем случае они не только втягивают почку возобновления, но и ориентируют ее перпендикулярно поверхности, если растение повалено. Глубина втягивания контрактильными корнями варьирует от сантиметра до нескольких десятков сантиметров в зависимости от особенностей растения и механического состава почвы.

Многие растения способны сохранять жизнеспособность и в промерзшем состоянии. Есть виды, замерзающие осенью в фазе цветения и продолжающие цвести после оттаивания весной (мокрица – *Stellaria media,* маргаритка – *Bellis perennis,* арктический хрен – *Cochlearia fenestrata* и др.). Ранневесенние лесные *эфемероиды* («подснежники») в течение короткой вегетации неоднократно переносят весенние ночные заморозки: цветки и листья промерзают до стекловидно-хрупкого состояния и покрываются инеем, но уже через 2–3 ч после восхода солнца оттаивают и возвращаются в обычное состояние. Хорошо известна способность мхов и лишайников переносить длительное промерзание зимой в состоянии анабиоза. В одном из опытов лишайник *Cladonia* замораживали при –15 °С на 110 недель (более двух лет!). После оттаивания лишайник оказался живым и вполне жизнеспособным, у него возобновились фотосинтез и рост. Очевидно, у лишайников в крайне холодных условиях существования периоды такого анабиоза очень длительны, а рост и активная жизнедеятельность осуществляются лишь в короткие благоприятные периоды (причем не каждый год). Такое частое прерывание активной жизни на долгие сроки, по-видимому, объясняет колоссальный возраст многих лишайников, определенный радиоуглеродным методом (до 1300 лет у *Rhizocarpon geographicum* в Альпах, до 4500 лет у лишайников в Западной Гренландии).

Анабиоз – «крайняя мера» в борьбе растения с холодом, приводящая к приостановке жизненных процессов и резкому снижению продуктивности. Гораздо большее значение в адаптации растений к холоду имеет возможность сохранения нормальной жизнедеятельности путем снижения температурных оптимумов физиологических процессов и нижних температурных границ, при которых эти процессы возможны. Как видно на примере оптимальных температур для фотосинтеза и его нижних температурных порогов, эти явления хорошо выражены у растений холодных местообитаний. Так, у альпийских и антарктических лишайников для фотосинтеза оптимальна температура около 5 °С; заметный фотосинтез удается обнаружить у них даже при –10 °С. При сравнительно низких температурах лежит оптимум фотосинтеза у арктических растений, высокогорных видов, ранневесенних эфемероидов. Зимой при отрицательных температурах способны к фотосинтезу многие хвойные древесные породы. У одного и того же вида температурные оптимумы фотосинтеза связаны с изменением условий: так, у альпийских и арктических популяций травянистых многолетников – *Oxyria digyna, Thalictrum alpinum* и других видов они более низкие, чем у равнинных. Показательно в этом отношении и сезонное смещение оптимума по мере повышения температуры от весны к лету и снижения от лета к осени и зиме.

При низких температурах для растений чрезвычайно важно сохранить достаточный уровень дыхания – энергетической основы роста и репарации возможных повреждений холодом. На примере ряда растений Памирских высокогорий показано, что в этих условиях довольно интенсивное дыхание сохраняется после действия температуры от –6 до –10 °С.

Еще один пример устойчивости физиологических процессов к холоду – зимний и предвесенний подснежный рост у растений тундр, высокогорий и других холодных местообитаний с коротким вегетационным периодом, обусловленным заблаговременной подготовкой. Это явление чрезвычайно ярко выражено у эфемероидов лесостепных дубовых лесов (пролески – *Scilla sibirica,* хохлатки – *Corydalis halleri,* гусиного лука – *Gagea lutea,* чистяка – *Ficariaverna,* и др.), у которых уже в начале зимы начинается рост побегов со сформированными внутри бутонами (вначале в промерзшей почве, а затем

над почвой, внутри снежного покрова. Не прекращается у них зимой и формирование генеративных органов. По мере приближения сроков снеготаяния скорость подснежного роста заметно возрастает. В пору раннего «предвесенья», когда лес кажется еще совсем безжизненным, под снеговым покровом над почвой уже возвышаются тысячи ростков пролески и гусиного лука, достигающих к этому времени 2–7 см высоты и готовых начать цветение, как только сойдет снег. Образование хлорофилла у ранневесенних эфемероидов также начинается при низких температурах (порядка 0 °С), еще под снегом.

Кроме непосредственного влияния низкой температуры на растения, под действием холода возникают и другие неблагоприятные явления. Например, уплотнение и растрескивание замерзшей почвы приводит к разрыву и механическому повреждению корней, образование ледяной корки на поверхности почвы ухудшает аэрацию и дыхание корней. Под толстым и долго лежащим снежным покровом при температуре около 0 °С наблюдается зимнее «выпревание», истощение и гибель растений в связи с расходом резервных веществ на дыхание, грибными заболеваниями («снежная плесень»), а в случае избыточно увлажненной почвы для растений опасно также зимнее «вымокание». В тундре и северной тайге распространено явление морозного «выпирания» растений, которое вызывается неравномерным замерзанием и расширением почвенной влаги. При этом возникают силы, выталкивающие растение из почвы, в результате чего происходит «выпучивание» целых дернин, оголение и обрывы корней и т.д. вплоть до повала небольших деревьев. Поэтому, кроме собственно холодостойкости (или морозостойкости) – способности переносить прямое действие низких температур, различают еще *зимостойкость* растений – способность к перенесению всех перечисленных выше неблагоприятных зимних условий.

Воздействие высокой температуры быстро приводит к гибели живые клетки из-за повреждения мембран и, прежде всего, в результате инактивации и денатурации (распада высших структур) белков. Даже если из строя выходят только немногие, особо термолабильные ферменты, это ведет к расстройству обмена нуклеиновых кислот и белков, и в конце концов, – тоже к гибели клеток. Растворимые азотистые соединения накапливаются при этом в таких больших концентрациях, что они диффундируют из клеток и теряются; кроме того, образуются ядовитые продукты распада, которые не могут больше обезвреживаться в ходе обмена веществ. Кроме того, повышенный нагрев влечет за собой сильное обезвоживание и иссушение, ожоги, разрушение хлорофилла, необратимые расстройства дыхания и других физиологических процессов. Перегрев почвы приводит к повреждению и отмиранию поверхностно расположенных корней, к ожогам корневой шейки.

Как уже указывалось, в открытых местообитаниях с сильной инсоляцией и высокими температурами надземные части растений (особенно слабо транспирирующих) могут нагреваться до +45 ... +60 °С. Нагревание напочвенных и наскальных лишайников может достигать +60 ... +65 °С (иногда в течение довольно продолжительного времени). «Полюс жары» в растительном мире занимают растения термальных (горячих) источников Камчатки, Исландии, Йеллоустоунского парка в США и др. Наивысшая температура, при которой найдены живые сине-зеленые водоросли составляет +85 °С, а бактерии – +88 °С. Высшие растения в термальных водах отсутствуют (лишь один вид ряски живет при + 32 … +35 °С). Интересно, что обитатели термальных вод живут при температурах, очень близких к летальному пределу температур: водоросль *Oscillatoria,* живущая на о. Ява в воде с температурой +64 °С, но погибает при +68 °С уже через 5–10 мин! Водоросли выдерживают очень высокие температуры (+67 … +75 °С) только в условиях полного солнечного освещения, а в затененных источниках не выносят и более низкой температуры порядка +50 …+55 °С.

Теплоустойчивость растений в качестве количественного показателя определить не так просто, поскольку известно, что повреждающее действие экстремального фактора на живой организм зависит не только от интенсивности самого фактора, но и от продолжительности его влияния. Так, если растение в течение нескольких минут может выдержать +50 … +55 °С, то при многочасовых экспозициях предельная температура

окажется гораздо ниже, например, порядка +45 °С. Сравнивать приводимые в литературе данные о температурной выносливости растений очень трудно, поскольку разные авторы используют в экспериментах неодинаковые по длительности экспозиции и различные критерии повреждения высокой температурой (появление видимых повреждений, начало отмирания листьев, снижение дыхания или фотосинтеза и т.д.). При действии на клетку экстремальных высоких температур одновременно имеют место как повреждения и нарушения жизнедеятельности клетки, так и процессы адаптации и восстановления повреждений (репарации). В связи с этим различают *первичную теплоустойчивость* – непосредственную реакцию клетки на повышение температуры, определяемую по различным признакам нарушения работы клетки при кратковременном (5-минутном) нагреве, и *общую теплоустойчивость*, определяемую при более длительных экспозициях, когда успевают включиться адаптационные и репараторные механизмы. При сопоставлении общей теплоустойчивости у растений из различных по тепловым условиям местообитаний выявляется общая закономерность: четкое соответствие между температурными условиями обитания вида (в период активной жизни особей) и его выносливостью к высоким температурам. Можно проследить связь выносливости не только с общим температурным фоном, но и с температурным режимом листьев. Так, у африканских пустынных и саванных растений с интенсивной транспирацией, сильно охлаждающей листья, теплоустойчивость гораздо ниже, чем у видов со слабым транспирационным охлаждением. Такое же явление было обнаружено и у многих представителей средиземноморской флоры, причем различие теплоустойчивости у растений с разной интенсивностью транспирации достигало 12 °С.

Экологические различия первичной теплоустойчивости также проявляются достаточно четко, причем особенно хорошо они видны при сравнении близких видов, живущих в условиях различного теплового фона. У северных форм теплоустойчивость ниже, чем у более южных, а у эфемерных и эфемероидных, вегетирующих ранней весной, ниже, чем у видов с летней вегетацией. Другой путь приведения теплоустойчивости клеток в соответствие с изменившимся тепловым фоном обнаружен у клеток мохообразных и цветковых растений: у них теплоустойчивость остается стабильной, если изменения температуры не выходят за пределы оптимальных и близких к оптимуму, но повышается при кратковременном действии высоких (супероптимальных) температур. Это явление было названо «тепловой закалкой». Оно наблюдается в природных условиях в периоды значительного повышения температур, благодаря чему растения способны переносить наиболее жаркие дни лета. Например, в Туркмении у ряда видов (злаков – *Aristida karelini, Arundo donax*, древесных пород – *Catalpa speciosa, Morus alba* и др.) обнаружено, что в результате «тепловой закалки» теплоустойчивость повышается в самые жаркие летние месяцы и часы дня, так что в целом динамика первичной теплоустойчивости клеток хорошо согласуется с ходом температуры в течение не только вегетационного периода, но и в течение дня.

Растения солнечных и сухих местообитаний, как правило, обладают высокой способностью закаливаться по отношению к жаре; они переносят получасовое нагревание до +50 … +60 °С. Температура немного выше 60 °С является, очевидно, непереходимой границей для высокодифференцированных растительных клеток (с ядром и другими органеллами). Некоторые термофильные прокариоты переносят чрезвычайно высокие температуры: бактерии до 90 °С, сине-зеленые водоросли до 75 ºС. Они обладают, так же как и термостабильные вирусы, особенно устойчивыми нуклеиновыми кислотами и белками.

Морфологические адаптации, защищающие растения от высоких температур, в основном те же самые, что служат растению для ослабления прихода радиации к тканям надземных частей. Это густое опушение, придающее листьям светлую окраску и усиливающее их способность к отражению; блестящая поверхность; уменьшение поверхности, поглощающей радиацию, – вертикальное и меридиональное положение листьев; свертывание листовых пластинок у злаков; общая редукция листовой поверхности и т.д. Эти же особенности строения одновременно способствуют уменьшению потери воды

растением. Таким образом, комплексное действие экологических факторов на растение находит отражение и в комплексном характере адаптации. Поэтому трудно отличить те черты структуры, которые служили бы растению только «тепловой защитой» за редкими исключениями (например, развитие пробковой ткани или воздухоносной ткани близ корневой шейки у некоторых пустынных растений).

Весьма действенной физиологической адаптацией к перегреву служит усиленная транспирация, роль которой в терморегуляции растений уже подчеркивалась выше. Ряд авторов придает значение высокому содержанию у жаростойких растений защитных веществ (слизи, органические кислоты и др.). В адаптации растений к высоким температурам принимают участие весьма тонкие механизмы на клеточном и субклеточном уровнях, например, сдвиги температурного оптимума активности важнейших ферментов. По современным представлениям в основе устойчивости организмов к действию высоких температур (как и других экстремальных воздействий) лежит особое свойство структуры белковых молекул – сочетание прочности и гибкости, позволяющее им поддерживать структуру и функциональную активность в крайних условиях.

Своеобразное физиологическое приспособление к температуре среды, превышающей адаптивные возможности растений, – переход в состояние анабиоза, которое в этих случаях особенно часто встречается среди низших растений.

Наконец, следует упомянуть еще об одном способе адаптации растений к чрезмерно высоким температурам – это проявление вегетации только в самое благоприятное время. Так, в растительном покрове пустынь и степей есть группа видов, начинающая вегетацию очень рано весной и успевающая ее закончить еще до наступления летней жары и сухости. Они переживают эти условия в состоянии летнего покоя в виде семян (эфемеры-однолетники: крупка, или веснянка весенняя, – *Erophila verna,* рогоглавник – *Ceratocephalus falcatus,* бурачок – *Alyssum desertorum* и др.) или подземных органов – луковиц, клубней, корневищ (эфемероиды-многолетники: тюльпаны, крокусы, гадючий лук, мятлик луковичный – *Poa bulbosa* и др.). Эта сезонная адаптация, связанная с перестройкой всего годичного цикла развития, обеспечивает растениям надежную защиту от жары даже в районах самых жарких пустынь.

Жароустойчивость резко снижается при увлажнении и тем более в начале процессов роста и развития.

Группа нежаростойких видов объединяет растения, которые повреждаются уже при +30 … +40 °С. Среди них эукариотические водоросли и подводные листостебельные растения, лишайники в набухшем состоянии (которые, однако, при сильной инсоляции скоро высыхают и в таком состоянии вполне жаростойки) и, наконец, большинство мягколистных наземных растений, Различные фитопатогенные бактерии и вирусы также разрушаются при относительно низких температурах (например, вирус увядания томатов при +40 … +45 °С). Все эти виды могут заселять лишь такие местообитания, в которых они не подвергаются слишком большому перегреву, а более сильную жару выносят разве только в том случае, если они способны эффективно понижать собственную температуру за счет транспирации.

Итак, для наземных животных и растений типичны три основные механизма адаптации к температурному фактору: *физический, химический, поведенческий*. Физический механизм осуществляется регулированием теплоотдачи. Факторами ее являются кожные покровы, жировые отложения, испарение воды (потовыделение у животных, транспирация у растений). Этот путь характерен для пойкилотермных и гомойотермных организмов. Химические адаптации базируются на поддержании определенной температуры тела. Это требует интенсивного обмена веществ. Такие адаптации свойственны гомойотермным и лишь частично пойкилотермным организмам. Поведенческий путь осуществляется посредством выбора организмами предпочтительных положений (открытые солнцу или затененные места, разного вида укрытия и т.п.). Он свойственен обеим группам организмов, но пойкилотермным в большей степени. Растения приспосабливаются к температурному фактору в основном через физические механизмы (покровы, испарение воды) и лишь частично – поведенчески (повороты пластинок листьев относительно солнечных лучей,

использование тепла земли и утепляющей роли снежного покрова). Температурные пороги жизни животных и растений могут быть достаточно широкими и в основном соответствуют большей части диапазона наблюдающихся на поверхности Земли значений температур воздуха. Адаптационные возможности организмов весьма велики.

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

4.2.4. Вода на суше

Вода имеет первостепенное значение в жизни организмов. В водном растворе проходят биохимические реакции, вода составляет основную часть протоплазмы клеток. Питательные вещества циркулируют в организме преимущественно в виде водных растворов. Вода составляет основную массу тел организмов животных и растений – ее относительное содержание колеблется в пределах от 50 до 95 %. Наибольшее количество воды содержится в тканях медуз и многих моллюсков (92–95 %). Следует отметить, что тело человека в молодом возрасте состоит в среднем на 65 % из воды, а головной мозг – на 80 %. С возрастом содержание воды в тканях человека и других организмов несколько снижается.

От количества воды и растворенных в ней солей в значительной степени зависят процессы внутриклеточного и межклеточного обмена. Газообмен у животных возможен только при наличии влажных субстратов и сред. Как уже отмечалось, у наземных организмов испарение влаги участвует в поддержании определенной температуры тела.

Водный обмен организма со средой состоит из двух противоположных процессов: *поступление* воды в организм и ее *отдача* во внешнюю среду. Животные получают влагу во время питья и приема пищи. Кроме того, при окислении органических веществ, в основном жиров, образуется так называемая *метаболическая вода*. Выведение воды из организма происходит с мочой и экскрементами, а также путем испарения. Например, человек, занятый интенсивным физическим трудом в жарком климате способен испарить с поверхности кожи до 6–8 л воды в день, что необходимо для охлаждения организма и поддержания стабильной температуры тела. Для многих беспозвоночных и амфибий характерно получение влаги из таких источников, как роса, туман и дождь. Лишайники способны весьма эффективно впитывать всей своей поверхностью влажный воздух и извлекать из него воду. Высшие растения получают воду из почвы через корневую систему, осуществляя ее транспорт к отдельным органам и клеткам вместе с растворенными в ней веществами. Выделение влаги растениями происходит в основном в процессе ее испарения через поверхность листьев (транспирации). Из всего объема воды, которое получает растение, в среднем около 5 % используется при фотосинтезе, а остальное количество расходуется на компенсацию испарения и терморегуляцию, а также для поддержания внутреннего давления в тканях – *тургора*.

На суше наблюдаются значительные колебания условий обеспечения влагой, что является одним из главных препятствий к быстрому ее освоению в эволюционном плане. В зависимости от географического региона и типа климата режим увлажнения может быть самым различным. В наземной среде особое значение имеют *атмосферные осадки*, ежегодный объем которых определяет водные режимы рек, озер и почвенного слоя. Распределение осадков по поверхности суши весьма не равномерное. В дождевых тропических лесах Бразилии, Венесуэлы и Панамы в Южной Америке, в бассейне р. Конго в Центральной Африке, на островах Юго-Восточной Азии выпадает от 1500 до 2500 мм осадков в год (1 мм осадков соответствует выпадению 1 л воды на 1 м^2). А на Гавайских островах в центральной части Тихого океана величина атмосферных осадков может достигать 6000–8000 мм в год! В Европейской части России величина осадков намного

ниже и составляет в среднем 600 мм в год. В пустынях Центральной Азии и Ирана выпадает не более 250 мм осадков в год. При этом под влиянием азональных факторов могут формироваться относительно небольшие регионы с уровнем осадков, значительно превышающих зональную норму. Например, в юго-восточной части российского побережья Черного моря по причине наличия высоких горных массивов на пути движения влажных воздушных масс средиземноморского происхождения создаются условия для восхождения воздушных потоков вдоль склонов гор и конденсации содержащейся в них влаги, которая выпадает в виде регулярных дождей. Кроме того, горные хребты, проходящие вдоль берега моря, задерживают и ту влагу, которая в значительном количестве испаряется с поверхности Черного моря, что также обеспечивает обилие осадков. В результате в районе курортов Сочи и Адлера количество осадков достигает 2000 мм в год, тем самым поддерживается климат влажных субтропиков с произрастанием соответствующей влаголюбивой растительности (пальмы, бамбук, кипарисы и др.). В среднем же количество атмосферных осадков для всего Краснодарского края составляет не более 650 мм в год (Краснодар – 600 мм, Анапа – 700 мм, Туапсе – 1000 мм).

Важное значение имеет соотношение между количеством выпавших осадков и испарением с поверхности почвы. В Северо-Западном федеральном округе России (Санкт-Петербург, Мурманск, Архангельск, Нарьян-Мар, Выборг, Великий Новгород, Псков, Калининград) количество осадков преобладает над испарением. В Южном федеральном округе (Краснодарский, Ставропольский края, Ростовская область и др.) ситуация обратная – испарение несколько преобладает над величинами выпадающей из атмосферы влаги. Поэтому в летние месяцы над степными территориями этих регионов часто возникают засухи. Количество осадков в большинстве регионов мира значительно колеблется в зависимости от сезона года. Исключением здесь может являться область экватора, где смена сезонов практически не наблюдается и уровень увлажнения стабилен.

Водный обмен очень тесно связан с *обменом солей*. Определенный качественный и количественный набор солей (ионов) является необходимым условием для осуществления физиологических функций организма, так как соли входят в состав тканей, исполняя важную роль в обменных процессах клетки. Ведущее значение имеют соли натрия и калия, соединения кальция, железа, меди, магния, кремния, йода и других микроэлементов. Изменение количества воды в тканях влияет на концентрацию солей и влечет за собой соответствующие сдвиги осмотических процессов и ионного равновесия между клеткой и внеклеточной средой. У человека концентрация солей в плазме крови составляет около 7 г/л, причем соотношения между ионами соответствуют таковым в океанической воде, что может свидетельствовать о единстве эволюционного процесса.

Адаптации животных к водному режиму можно разделить на поведенческие, морфологические и физиологические.

К числу *поведенческих приспособлений* относятся поиски водоемов, выбор мест обитания, рытье нор и т.д. В норах влажность воздуха приближается к 100 %, что снижает испарение через покровы, экономит влагу в организме.

К *морфологическим способам* поддержания нормального водного баланса относятся образования, способствующие задержанию воды в теле; это раковины наземных моллюсков, отсутствие кожных желез и ороговение покровов пресмыкающихся, хитинизированная кутикула насекомых и др.

Физиологические приспособления регуляции водного обмена можно разделить на три группы:

1) способность ряда видов к образованию метаболической воды и довольствованию влагой, поступающей с пищей (многие насекомые, мелкие пустынные грызуны);

2) способность к экономии влаги в пищеварительном тракте за счет всасывания воды стенками кишечника, а также образования высококонцентрированной мочи (овцы, тушканчики);

3) развитие выносливости к обезвоживанию организма благодаря особенностям кровеносной системы, эффективной терморегуляции потоотделением и отдачей воды со слизистых оболочек ротовой полости (верблюды, овцы, собаки).

Вместе с тем даже пойкилотермные животные не могут избежать потерь воды, связанных с испарением, поэтому основной путь сохранения водного баланса при жизни в пустыне – это избегание излишних тепловых нагрузок.

Адаптации растений к водному режиму менее разнообразны, чем у животных. Растения избегают обезвоживания либо посредством запасания воды в теле и защиты ее от испарения (суккуленты), либо через увеличение доли подземных органов (корневых систем) в общем объеме тела. Уменьшению испарения способствуют также различного рода покровы (волоски, плотная кутикула, восковой налет и др.). При избытке воды механизмы ее экономии слабо выражены. Наоборот, некоторые растения способны выделять избыточную воду через листья, в капельно-жидком виде («плач растений»). Вода в виде жидкости или пара – это одно из абсолютно необходимых веществ для успешного течения процесса фотосинтеза и её недостаток отрицательно сказывается на течении множества клеточных процессов. Даже кратковременный недостаток влаги в почве в течение нескольких дней может привести к серьёзным потерям в урожае, так как в листьях растений начинает накапливаться вещество, препятствующее росту тканей – *абсцизовая кислота*.

4.2.5. Солнечный свет

Солнечный свет является важным экологическим фактором в наземных местообитаниях. Прямая солнечная радиация – это электромагнитное излучение с длинами волн от 0,1 до 30000 нм. Доля рассеянной радиации в виде отражённых от облаков и поверхности Земли лучей возрастает с уменьшением высоты стояния Солнца над горизонтом и при возрастании содержания в атмосфере частиц пыли. Характер воздействия солнечных лучей на живые организмы зависит от их спектрального состава.

Ультрафиолетовые коротковолновые лучи с длинами волн менее 290 нм губительны для всего живого, так как обладают способностью ионизировать, расщеплять цитоплазму живых клеток. Эти опасные лучи на 80–90 % поглощаются озоновым слоем. Длинноволновые ультрафиолетовые лучи с длиной волн от 290 до 380 нм также обладают высокой химической активностью. Длительное и интенсивное их воздействие наносит вред организмам, но малые дозы многим из них необходимы. Лучи с длинами волн около 300 нм вызывают образование витамина D у животных, с длинами от 380 до 400 нм – приводят к появлению загара как защитной реакции кожи. В область видимых солнечных лучей, т. е. воспринимаемых человеческим глазом, входят лучи с длинами волн от 320 до 760 нм. В пределах видимой части спектра находится зона фотосинтетически активных лучей – от 380 до 710 нм. Именно в данном диапазоне световых волн осуществляется процесс фотосинтеза.

Свет и его энергия, во многом определяющая температуру среды конкретного местообитания, влияют на газообмен и испарение воды листьями растений, стимулирует работу ферментов синтеза белков и нуклеиновых кислот. Растениям свет необходим для образования пигмента хлорофилла, формирования структуры хлоропластов, т. е. структур, ответственных за фотосинтез. Под влиянием света происходит деление и рост клеток растений, их цветение и плодоношение. Наконец, от интенсивности света в конкретном местообитании зависит распространение и численность определённых видов растений, а следовательно, и структура биоценоза. При низкой освещённости, например под пологом широколиственного или елового леса, или в утренние и вечерние часы свет становится важным лимитирующим фактором, способным ограничивать фотосинтез. В ясный летний день на открытом местообитании или в верхней части кроны деревьев в умеренных и низких широтах освещённость может достигать 100 000 люкс, тогда как для успеха протекания фотосинтеза достаточно и 10 000 люкс. При очень большой освещённости начинается процесс обесцвечивания и разрушения хлорофилла, что существенно замедляет выработку первичного органического вещества в процессе фотосинтеза.

Как известно, в результате фотосинтеза поглощается углекислый газ и выделяется кислород. Однако в процессе дыхания растения днём, и в особенности ночью, кислород

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

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

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

4.3. Погода и климат как экологические условия местности

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

Климат (от греч. κλίμα «klimatos» – наклон) – средний многолетний режим погоды, характерный для данной местности в силу её географического положения. Климат – статистический ансамбль состояний, через который проходит система: гидросфера–литосфера–атмосфера за несколько десятилетий (не менее 60 лет). В понятие климата входят не только осреднённые за длительный временной интервал значения важнейших метеорологических характеристик и явлений, но и их годовой ход, а также вероятность отклонения от нормы. Климат зависит, прежде всего, от географических условий региона – широты местности, высоты над уровнем моря, близости к океану и др. Древние греки, введя понятие «климат» в науку и бытовую жизнь, понимали, что характеристики

среды и, прежде всего, температура воздуха зависят от наклона угла падения солнечных лучей. Легко понять, что единица площади, расположенной перпендикулярно к солнечным лучам, получает максимально возможное в данных условиях количество солнечной радиации и тепла. На единицу же плоскости, расположенной горизонтально по отношению к солнечным лучам или под некоторым углом к ним, придется меньшее количество лучистой энергии. Таким образом, количество солнечного тепла и света в общем случае без учета влияния облачности, прямо пропорционально зависит от синуса угла падения солнечных лучей или косинуса широты местности. На экваторе косинус широты достигает наибольших значений cos 0º = 1, а вблизи полюса cos 90º = 0. В соответствии с этими общими закономерностями складывается характерный температурный и гидрометеорологический режим природных зон Земли. На рис. 4.5 показано распределение средней месячной температуры воздуха на уровне моря в июле и январе. Мы видим, что

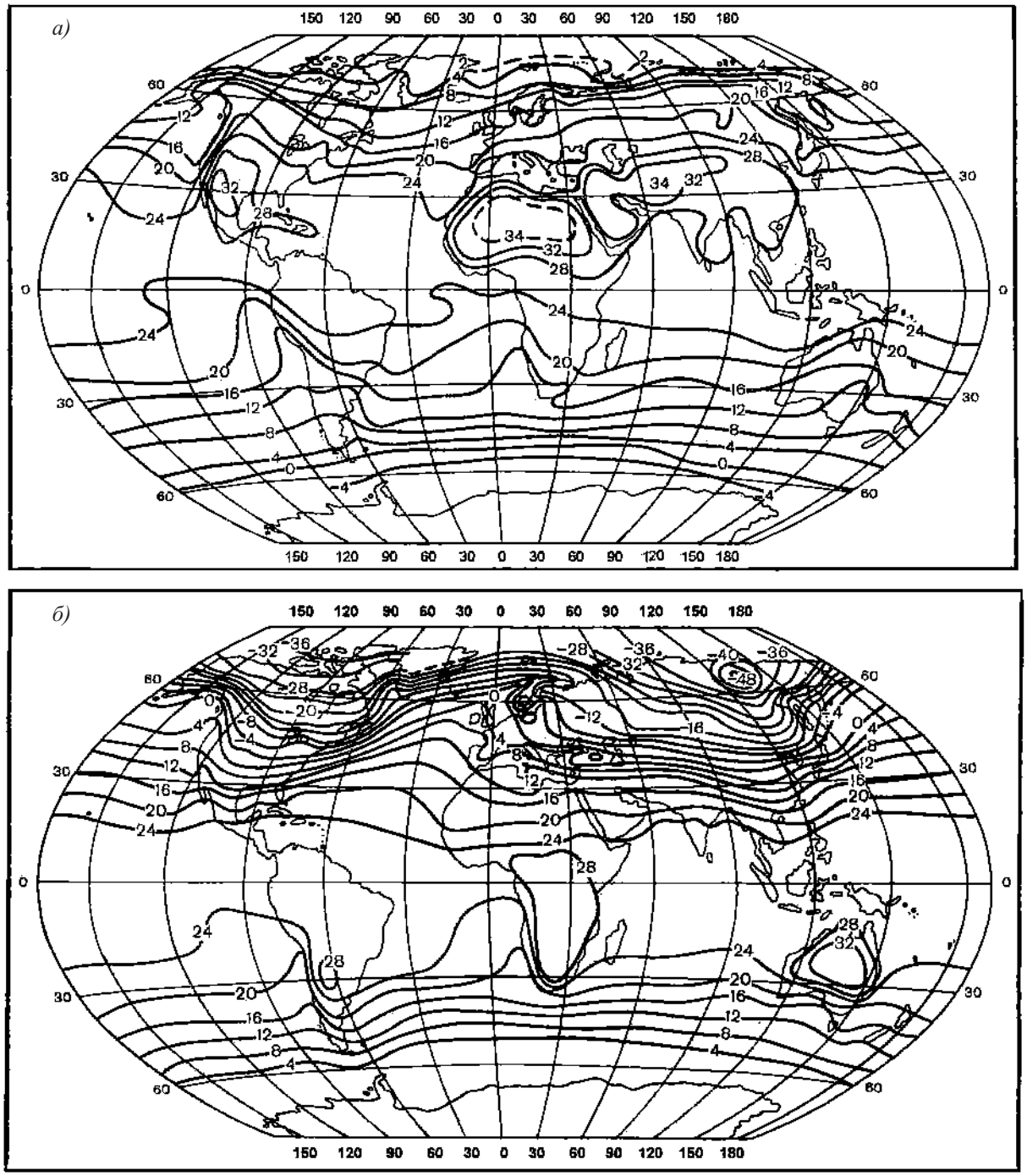

Рис. 4.5. Карта распределения средней месячной температуры воздуха на уровне моря в июле (*а*) и январе (*б*) (ºС) [Хромов, 1983]

распределение изотерм воздуха не является строго широтным. На их положение существенное влияние оказывают атмосферная и океаническая циркуляции, которые совместно приводят к перераспределению теплых и холодных потоков воздуха и воды в пределах соседствующих регионов.

Отклонение погоды от климатической нормы не может рассматриваться как изменение климата, например, очень теплая зима еще не говорит о потеплении климата. Для подтверждения изменений климата нужно зарегистрировать достаточно продолжительные устойчивые отклонения от нормы (значимый тренд). Если же отклонения от среднего многолетнего значения наблюдаются на протяжении не более 1–3 лет, то говорят не об изменении климата, а о межгодовой изменчивости его параметров.

Для большинства наземных организмов, в особенности для растений и мелких осёдлых животных, важны не только крупномасштабные особенности климата той природной зоны, в которой они живут, но в первую очередь те условия, которые создаются в их непосредственном местообитании. Такие локальные модификации климата, создающиеся под влиянием многочисленных явлений, имеющих локальное распространение, называют *микроклиматом*. Известны широкие различия между температурой и влажностью лесных и луговых местообитаний, на северных и южных склонах холмов. Устойчивый микроклимат возникает в гнездах, дуплах, пещерах и норах. Например в снежной берлоге белого медведя, к моменту появления детёныша, температура воздуха может на 50 °С превышать температуру окружающей среды.

Увлажненность местообитания и, как следствие, водообеспечение наземных организмов зависят, прежде всего, от количества атмосферных осадков, их распределения по временам года, наличия водоемов, уровня грунтовых вод, запасов почвенной влаги и т.п. Влажность оказывает влияние на распространение растений и животных как в пределах ограниченной территории, так и в широком географическом масштабе, определяя их зональность (смена лесов степями, степей – полупустынями и пустынями).

4.3.1. Типы климатов Земли

Существует несколько подходов к типизации климатов отдельных регионов Земли. В России и на территории стран СНГ достаточно широко используется классификация типов климата, созданная в 1956 г. известным российским климатологом Б.П. Алисовым. Эта классификация учитывает особенности циркуляции атмосферы. Согласно этой классификации выделяется по четыре основных климатических пояса на каждое полушарие Земли: экваториальный, тропический, умеренный, и полярный (арктический и антарктический). Между основными зонами находятся переходные пояса – субэкваториальный пояс, субтропический, субполярных (субарктический и субантарктический). В этих климатических поясах в соответствии с преобладающей циркуляцией воздушных масс можно выделить четыре типа климата: материковый, океанический, климат западных и восточных берегов континентов. Согласно Б.П. Алисову, система климатов Земли выглядит следующим образом:

1) экваториальный пояс – экваториальный климат;

2) субэкваториальный пояс – тропический муссонный климат;

3) тропический пояс – тропический сухой климат, тропический влажный климат;

4) субтропический пояс – средиземноморский климат, субтропический континентальный климат, субтропический муссонный климат;

5) умеренный пояс – умеренный морской климат, умеренный континентальный климат, резко континентальный климат, умеренный муссонный климат;

6) субполярный пояс – субарктический климат, субантарктический климат;

7) полярный пояс – арктический климат, антарктический климат.

В мире широко распространена также классификация климатов, основанная на особенностях термического режима и степени увлажнения территории. В соответствии с данной классификацией выделяют следующие типы климатов.

Нивальный климат (от лат. *nivalis* – снежный, холодный) – это климат высоких полярных широт или высокогорий. В условиях нивального климата твердых атмосферных осадков выпадает больше, чем успевает растаять и испариться, из-за чего образуются снежники и ледники. Понятие нивального климата было предложено географом Альбрехтом Пенком при разработке геоморфологической классификации климатов. Данный тип климата господствует над островом Гренландия, континентом Антарктида и в других различных ледниковых высокогорных районов в полярных широтах.

Морской климат – климат регионов, близких к морю, отличающийся небольшими суточными и годовыми амплитудами температуры воздуха, высокой относительной влажностью, прохладным летом и мягкой зимой (в умеренных широтах), большой облачностью, вызванной интенсивной циклонической деятельностью, сильными ветрами. В условиях морского климата время наступления самых высоких и самых низких температур запаздывает по сравнению с континентальными областями на 1–2 месяца, а весна бывает холоднее осени. Формируется в условиях преобладающего влияния на атмосферу океанических пространств. Хорошо выраженным морским климатом обладает Западная Европа, где круглый год господствует перенос воздуха с Атлантического океана. На крайнем западе Европы годовые амплитуды температуры воздуха равны всего нескольким градусам. С удалением от Атлантического океана в глубь материка годовые амплитуды температуры растут, иначе говоря, растет континентальность климата.

Континентальный климат – тип климата, характеризующийся жарким летом, холодной зимой и малым количеством осадков. Континентальный климат формируется в результате преобладающего воздействия на атмосферу крупных массивов суши. Этот тип климата характерен для внутренних регионов материков. Континентальный климат является господствующим на значительной части территории России, стран Средней Азии (например, Казахстан, Узбекистан), в Монголии и внутренних регионах США и Канады. Материком с наибольшим распространением континентального климата является Азия. Континентальный климат приводит к образованию степей и пустынь, так как большая часть влаги морей и океанов не доходит до внутриконтинентальных регионов.

В умеренных широтах для континентального климата характерны большая годовая амплитуда температуры воздуха (жаркое лето и холодная зима), а также значительные изменения температуры в течение суток. От морского климата континентальный отличается пониженной средней годовой температурой и влажностью, в некоторых случаях увеличенной запылённостью воздуха. Для континентального климата характерна достаточно малая облачность и малое годовое количество осадков, максимум которых приходится на лето. Средняя скорость ветра, как правило, тоже невелика. Погода в регионах с континентальным климатом более изменчива, чем в регионах с морским климатом.

В континентальном климате тропиков годовые колебания температуры воздуха не так велики, как в умеренных широтах, а осадков выпадает намного меньше, чем в морском климате. В полярных же широтах для континентального климата характерны большие годовые колебания температуры воздуха и очень холодное лето.

Разработан целый ряд индексов, характеризующих степень континентальности климата (K) в зависимости от годовой амплитуды температур воздуха (A) и широты местности (φ). Например, индекс Герчинского $K = 1{,}7\ A\ /\ \sin\varphi$, индекс Хромова $K = A - 5{,}4 \sin\varphi\ /\ A$, индекс Ценкерса $K = 6/5 \times (A\ /\ \varphi - 20)$. Эти индексы могут применяться для установления климатических и экологических особенностей конкретных районов исследований.

Между морским и континентальным климатом существуют постепенные переходы. Так, климат Западной Европы преимущественно морской, Европейской части России – умеренно континентальный, а Восточной Сибири – резко континентальный.

Экваториальный климат господствует преимущественно в зоне ограниченной 5° широты севернее и южнее экватора. Это климат влажных лесов экваториального пояса со слабыми ветрами, очень малыми годовыми колебаниями температур (24–28 °С на уровне моря) и обильными осадками (от 1,5 тыс. до 5–6 тыс. мм в год), выпадающими более или менее равномерно в течение всего года. Пониженное давление, обильные

тропические дожди, высокая температура, но без засушливых периодов, создают условия для произрастания влажных экваториальных лесов и возделывания ценных тропических культур (саговая и кокосовая пальмы, бананы, ананасы, какао. Экваториальный климат распространён на обширной территории Экваториальной Африки, в бассейне Амазонки в Южной Америке, местами в Центральной Америке и Индонезии.

Муссонный климат – климат, свойственный областям Земли, в которых атмосферная циркуляция имеет муссонный характер (муссоны). Основные особенности муссонного климата – обильное осадками лето и очень сухая зима. Соответственно влажность воздуха летом значительно выше, чем зимой. Например, в Бомбее, (Индия) в зимние месяцы выпадает от 3 до 8 мм осадков, а в летние – от 270 до 610 мм. Местные географические условия приводят в ряде районов к формированию разновидностей муссонного климата. Так, в Японии при весьма обильных осадках летом значительное их количество выпадает и зимой. На Востоке бассейна Средиземного моря, где летом муссонные воздушные течения направлены с суши, а зимой с моря, формируется климат с зимним максимумом осадков.

Гумидный климат (от лат. *humidus* – влажный) – тип климата в областях с избыточным увлажнением, при котором количество атмосферных осадков больше, чем может испариться и просочиться в почвогрунты. Это формирует обильный поверхностный сток ручьев и рек, что способствует развитию эрозионных форм рельефа, густой гидрографической сети и процветанию влаголюбивых форм растительности. Термин «гумидный климат» предложен Альбрехтом Пенком при разработке им геоморфологической классификации климатов.

Различают два типа гумидного климата: полярный тип гумидного климата (наблюдается в субарктическом и умеренном географическом поясах) характерен для зон с многолетнемерзлыми грунтами, которые тормозят грунтовое питание рек и усиливают сток атмосферных осадков; фреатический, или тропический, тип гумидного климата (наблюдается в экваториальном поясе) с частичным просачиванием осадков в почву и наличием грунтового питания. Для ландшафтов с гумидным климатом типична разнообразная и обильная лесная растительность.

Аридный климат (от лат. *aridus* – сухой) – сухой климат с высокими температурами воздуха, испытывающими большие суточные колебания, и малым количеством атмосферных осадков (100–150 мм/год) или полным их отсутствием. *Аридами* называют периоды иссушения климата в зонах пустынь и полупустынь, внеледниковых областей, примерно соответствующие межледниковьям областей, подвергавшихся оледенению во время антропогенового периода. Вся получаемая влага быстро испаряется. Реки, протекающие через пустыню из соседних, более влажных областей, здесь мелеют и часто заканчиваются бессточными котловинами с солёными озёрами. Обнажённая земная поверхность испытывает резкие колебания температуры в течение суток, из-за чего даже плотные горные породы разрушаются и превращаются в песок. Ветер беспрепятственно переносит массы сухого песка, создавая волнистый рельеф песчаных барханов и дюн.

Аридный климат в своих наиболее ярких формах характерен для тропических и субтропических широт (Сахара, пустыни Аравийского полуострова, Австралии). В более высоких широтах аридный климат связан или с защитным действием горных хребтов, препятствующих приносу влаги с океана (пустыни Северной и Южной Америки), или с удалённостью от океанов (пустыни Центральной и Средней Азии). Вегетация растений затруднена, и земледелие в аридном климате возможно только при искусственном орошении.

На рис. 4.6 показаны особенности сезонного хода температур воздуха для различных типов климата.

Для выявления особенностей климата, как типичных, так и редко наблюдаемых, необходимы многолетние ряды метеорологических наблюдений. В умеренных широтах используются ряды данных длительностью от 30 до 50–80 лет; в тропиках их длительность может быть несколько меньше, так как климатические характеристики более устойчивы.

Климатические характеристики представляют собой статистические выводы из многолетних рядов наблюдений за погодой, прежде всего над следующими основными метеорологическими элементами: атмосферным давлением, скоростью и направлением ветра, температурой и влажностью воздуха, облачностью и атмосферными осадками. Учитывают

также продолжительность солнечной радиации, дальность видимости, температуру верхних слоев почвы и водоёмов, испарение воды с земной поверхности в атмосферу, высоту и состояние снежного покрова, различные атмосферные явления и наземные гидрометеоры (росу, гололёд, туманы, грозы, метели и пр.). В XX в. в число климатических показателей вошли характеристики элементов теплового баланса земной поверхности, таких, как суммарная солнечная радиация, радиационный баланс, величины теплообмена между земной поверхностью и атмосферой, затраты тепла на испарение. Для характеристики климата применяются также комплексные показатели, функции нескольких элементов: различные коэффициенты, факторы, индексы (например, континентальности, засушливости, увлажнения) и пр. Специальные показатели климата применяются в прикладных отраслях климатологии (например, суммы температур вегетационного периода в агроклиматологии, эффективные температуры в биоклиматологии и технической климатологии, градусо-дни в расчётах отопительных систем и пр.).

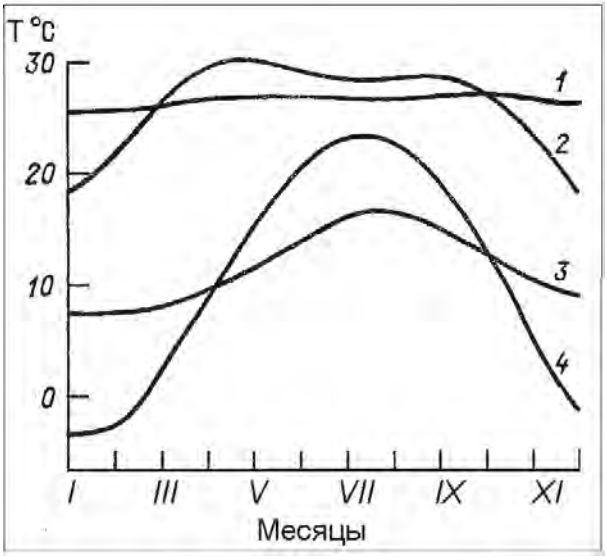

Рис. 4.6. Некоторые типы годового хода температуры воздуха [С.П. Хромов, 1983]: *1* – экваториальный климат (Джакарта, Индонезия); *2* – тропический в области муссонов (Калькутта, Индия); *3* – морской в умеренном поясе (Силли, Шотландия); *4* – континентальный в умеренном поясе (Чикаго, США)

Роль климата в природе и хозяйственной деятельности человека трудно переоценить. Климат определяет соотношение тепла и влаги и, следовательно, условия протекания современных рельефообразующих процессов, формирование внутренних вод, развитие растительности, размещение животных. Особенности климата приходится учитывать человеку в его жизни и хозяйственной деятельности. Большой вклад в изучение климата нашей страны внесли основатели современной климатологии А.И. Воейков, А.А. Каминский, П.И. Броунов, Б.П. Алисов, С.П. Хромов, М.И. Будыко и многие другие отечественные климатологи.

4.3.2. Явление высотной поясности

Высотная поясность – вертикальная зональность природных явлений и процессов, формирующихся в горной местности. Обусловлена изменением по вертикали метеорологических величин – плотности воздуха, давления, температуры, влаго- и пылесодержания. Атмосферное давление убывает в тропосфере на 133 н/м^2 (1 мм рт. ст. на каждые 11–15 м высоты); на уровне 5,5 км оно примерно вдвое ниже, чем на уровне моря. Половина всего водяного пара сосредоточена ниже 1,5–2 км, быстро убывает кверху и содержание пыли в воздухе. По этим причинам интенсивность солнечной радиации в горах с высотой возрастает, а отдача длинноволнового излучения от поверхности горных склонов в атмосферу и приток встречного излучения от атмосферы уменьшаются. При создающихся в атмосфере условиях поглощения и отдачи радиации и вертикального обмена воздуха температура воздуха, как правило, убывает в пределах тропосферы в среднем на 5–6 °С на каждый километр высоты. Условия конденсации водяного пара при этом таковы, что количество облаков, сосредоточенных преимущественно в нижних километрах тропосферы, до некоторой высоты возрастает. Это приводит к существованию пояса максимальных осадков и к убыванию их на более высоких уровнях.

Термин «высотная поясность» впервые введен геоботаниками, но часто используется и экологами. Из-за закономерного понижения температур воздуха с высотой меняются соотношения тепла и влаги, условия стока, рельефообразования, почвенно-растительный

покров и связанные с ним животные. Все это приводит к формированию достаточно выраженных высотных поясов. Однако ни одна горная область не имеет полностью опоясывающих ее однородных ландшафтов из-за различий в экспозиции склонов к солнечному теплу или к ветрам и атмосферным осадкам. Так, в Забайкалье склоны южной экспозиции покрывают степи и сухие сосновые леса, а на тех же высотах северной экспозиции – сырые сосново-лиственничные и лиственничные леса, а степей нет вовсе. Высотные пределы и структура высотной поясности неразрывно связаны с широтной и долготной зональностью. Если в зоне тундр горы не могут иметь более трех высотных зон (тундра, холодная пустыня и нивальная), то в зоне степей, например на Алтае, их не менее семи (степь, лесостепь, темнохвойные, светлохвойные леса, горные луга, тундра, нивальная зона). Резко различна структура высотной поясности в приморских и резко континентальных долготных зонах. Так, если на Урале имеются пояса широколиственных, темнохвойных и сосновых лесов, а также горные луга, то на той же широте в Становом хребте, кроме лиственничных, других лесов нет, а вместо горных лугов – кедровостланиковый пояс. На рисунках 4.7 и 4.8 схематично показана смена природных зон, возникающая по мере увеличения высоты местности и изменения климатических параметров в горах Алтая и Кавказа.

Сложная геологическая история Алтая, расчлененный рельеф, контрастные климатические условия и разнообразные почвы предопределили формирование уникального по набору и мозаичности растительного покрова. Основные закономерности в размещении растительности связаны с высотными поясами, выделение которых обусловлено изменениями метеорологических показателей с высотой. В работах по высотной поясности Г.Н. Огуреевой (1980) выделенных поясов шесть: степной, лесостепной, лесной, субальпийский, альпийско-тундровый, нивальный. По мнению В.В. Рудского (2004), целесообразно придерживаться следующей схемы высотной поясности: степной пояс, лесостепной, лесной, высокогорный, нивальный.

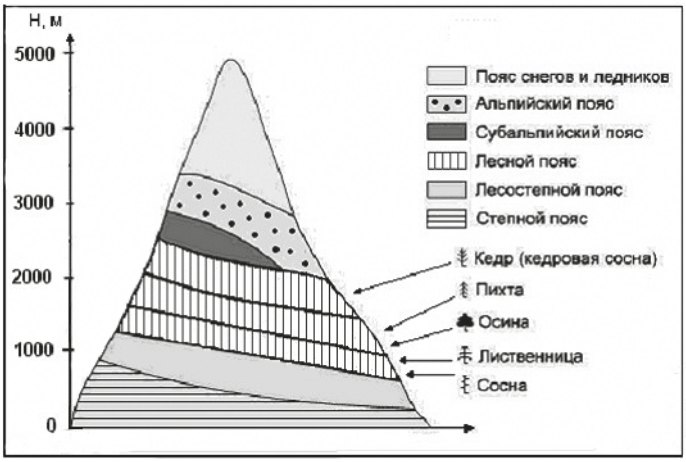

Рис. 4.7. Проявление высотной поясности на Алтае

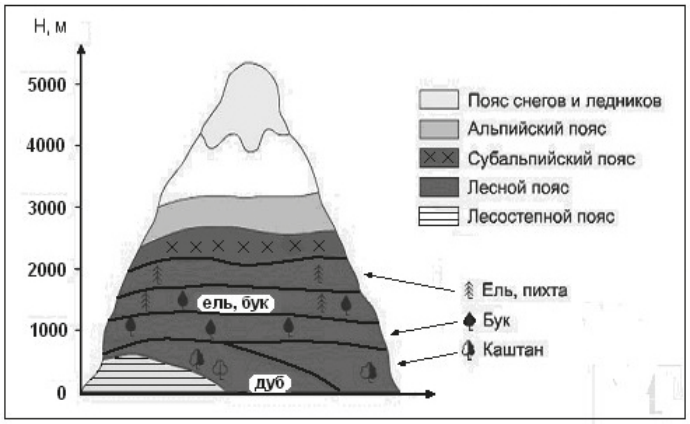

Рис. 4.8. Проявление высотной поясности на Кавказе (южные склоны главного Кавказкого хребта)

Приведем краткую характеристику вертикальных поясов горного Алтая (рис. 4.7).

Степной пояс имеет очень ограниченное распространение на Северном Алтае в пределах Алтайского края, а также представлен островными степями Центрального и опустыненными степями Южного Алтая. Здесь же фрагментарно встречаются растительные формации полупустынного типа, не образующие самостоятельного пояса растительности.

Существование их объясняется дефицитом влаги, а также иссушающими ветрами – фёнами, максимум которых наблюдается зимой и осенью.

Лесостепной пояс также небольшой по площади, окаймляющий степные районы и связанный с возрастающей пересеченностью местности и появлением по северным склонам хребтов лесных фитоценозов. Помимо лиственницы лесной элемент лесостепного комплекса составляют береза и сосна, а степная растительность представлена формациями луговых степей. В растительном покрове степные травянистые и лесные формации занимают одинаковые площади. Их дифференциация связана с экспозиционными различиями в условиях освещенности и увлажнения. Так, на южных склонах развиваются степные сообщества, состоящие из ксеропетрофильных видов травянистых растений и некоторых кустарников, среди которых можно выделить таволгу. На этих же высотах, но на склонах северной экспозиции, распространены лесные формации с участием березы, осины, сосны, лиственницы.

В *лесном поясе* выделяется два подпояса: таежных и светлохвойных лесов. Подпояс светлохвойных лесов с преобладанием лиственницы занимает значительные пространства в бассейне средней Катуни, на Теректинском и Курайском хребтах. В лиственничных лесах развивается негустой кустарниковый подлесок, богатый и разнообразный травяной покров. К таежному подпоясу относятся, прежде всего, парковые лиственничные леса, располагающиеся по долинам рек, подгорным шлейфам и на пологих склонах. Некогда они были широко распространены на Алтае, но в связи с хозяйственным освоением подверглись существенному сокращению, особенно около населенных пунктов и по долинам рек. Сосновые леса распространены преимущественно по долинам рек (Катунь, Чулышман). Здесь можно выделить участки парковых сосновых боров с хорошо развитым травостоем, в котором преобладают злаки. Таежный подпояс занимает наибольшие площади. В древесном ярусе наряду с пихтой может доминировать и сосна сибирская (кедр). Травяной ярус составляют крупнотравные и высокотравные виды. Собственно таежные леса отличаются на Алтае большим разнообразием. Ведущее положение занимает полидоминантная темнохвойная тайга, где основными ценозообразователями выступают три породы: пихта сибирская, ель обыкновенная и кедр. Наряду с полидоминантностью, ведущая роль может принадлежать одному из трех вышеназванных видов. Тогда формируются ассоциации пихтовой темнохвойной тайги, приуроченной преимущественно к средней части горных склонов, кедровой тайги, тяготеющей, главным образом, к верхним частям лесного пояса, и еловой тайги, занимающей долины рек. Верхняя граница таежного подпояса лежит в пределах высот от 1600–1800 до 1700–2465 м (верхняя граница леса). Для нее характерны кедрово-лиственничные и кедровые леса с примесью пихты и развитым кустарниковым и травяно-кустарниковым ярусами.

Высокогорный пояс Алтая в упрощенном виде можно разделить на два подпояса: субальпийский и альпийско-тундровый. Субальпийский подпояс представлен субальпийскими лугами и зарослями кустарников, чередующимися с кедровыми и лиственничными редколесьями. Альпийско-тундровый подпояс характеризуется комплексом южносибирских альпинотипных формаций, распространенных на абсолютных высотах 2000–3500 м. Наиболее типично он представлен на хребтах Западного и Центрального Алтая, при продвижении на юг и восток площади альпийских лугов сокращаются. Наибольшие площади в подпоясе занимают тундры, представленные луговыми, мохово-лишайниковыми, кустарниковыми и каменистыми формациями.

Нивальный пояс более однородный на всем своем протяжении ввиду практически полного отсутствия растительности и наличия современного и следов древнего оледенения. В основном он расположен на высотах выше 3000 м.

Для высотной поясности Кавказа (рис. 4.8) особенно полный спектр вертикальной смены природных зон с высотной особенно характерен для южного склона Главного

Кавказского хребта. Поднимаясь, например, из долины р. Мзымты (500 м над уровнем моря) до вершины горы Псеашхо (3256 м) можно наблюдать смену многочисленных высотных поясов. Дубняки, ольшаники и субтропические колхидские леса предгорий сменяются выше букняками с участием грабовых и каштановых лесов. Верхние пояса растительности сформированы темнохвойными пихтарниками и ельниками, светлыми сосняками, парковыми кленовниками. Затем следует криволесье, субальпийские и альпийские луга. Вершину горной системы на высотах более 3000 м замыкают субнивальный и нивально-гляциальный пояса. Достаточно развитая высотная поясность проявляется также в районе горы Фишт, вблизи Красной поляны недалеко от Сочи. Закономерная смена высотных поясов растительности и природных условий на Кавказе хорошо выражена также в Приэльбрусье (рис. 4.9). Здесь расположены высокогорные хвойные леса, альпийские луга, каменистые россыпи, снежники и ледники.

По мере продвижения с севера на юг высотное положение природных поясов в горах и их набор постепенно увеличиваются. Например, на Северном Урале леса поднимаются по склонам до высоты 700–800 м, на Южном – до 1000–1100 м, а на Кавказе – до 1800–2000 м. Самый нижний пояс в горной системе является продолжением той широтной зоны, которая расположена у подножия.

Число высотных поясов, как правило, увеличивается с высотой гор и по мере приближения к экватору. Для высокой поясности экваториальных широт характерна закономерная смена пояса влажных экваториальных лесов поясами саванн и редколесий, горных переменно-влажных лесов, горной тропической растительности (парамос), горных высокотравий и кустарников (субальпийский), горных лугов (альпийский) и вечных снегов и льдов (нивальный). На рис. 4.10 представлена схема высотной поясности высочайшей горы мира – Эверест (Джомолунгма). Мы видим, что от подножия этой горы до высот 5000 м происходит последовательная смена шести природных зон. Причем наблюдается яркий контраст экосистем – в самом низу располагаются влажные субэкваториальные

Рис. 4.9. Последовательная смена высотных поясов растительности в Приэльбрусье

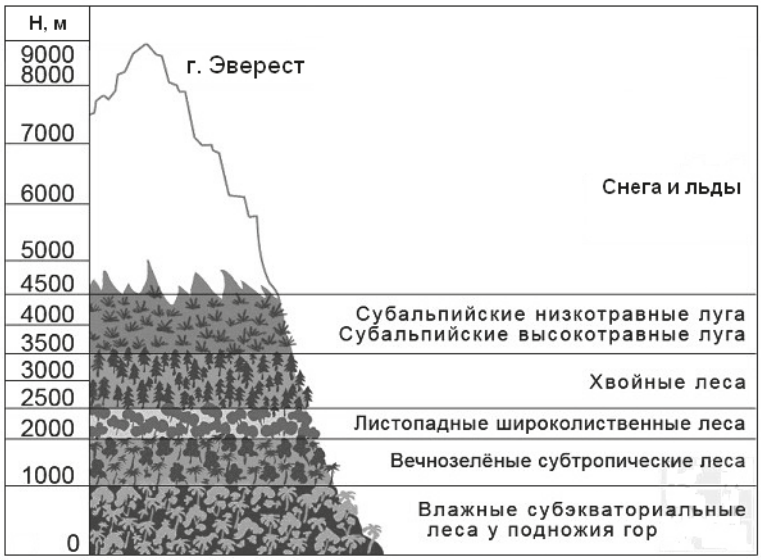

Рис. 4.10. Схема высотной поясности склонов горы Эверест

леса, обладающие большим видовым разнообразием и весьма высокой продуктивностью, а вблизи вершины только вечные льды и снега, на которых изредка можно заметить колонии ледовых водорослей.

Многие особенности высотной поясности определяются экспозицией склонов, их расположением по отношению к господствующим воздушным массам и удаленностью от океанов. Высотная поясность обладает рядом схожих черт с широтной зональностью, однако в горах смена природных территориальных комплексов происходит более резко – с интервалами в несколько километров по сравнению с сотнями и тысячами километров на равнинах при движении вдоль меридиана.

Существует ли аналогия в смене высотных поясов внутри какой-либо горной страны и горизонтальных географических зон от низких к высоким широтам? Да, существует, но полного тождества между ними нет. Например, тундре арктических широт присущи полярный день и полярная ночь, а с ними и особый ритм гидроклиматических и почвенно-биологических процессов. Таких особенностей лишены высокогорные аналоги тундр в более низких широтах и альпийские луга. Высокогорным областям экваториальных широт с равномерным круглогодовым термическим режимом и увлажнением свойственны особые ландшафты «парамос» (горная система Анд на территории Эквадора, гора Килиманджаро в Африке), имеющие мало общего с поясом альпийских лугов. Наиболее сложные спектры высокогорных поясов свойственны склонам высокогорий низких широт. К полюсам уровни высотных поясов снижаются, а нижние пояса на определённых широтах выклиниваются. Это особенно хорошо выражено на склонах меридионально вытянутых горных стран (Анды, Кордильеры, Урал). При этом спектры высотной поясности внешних и внутригорных склонов часто различны.

Влияние высотной поясности сказывается и на хозяйственной деятельности горных районов. С высотой сокращается вегетационный период, затрудняется или становится невозможным возделывание теплолюбивых культур; в поясе горных лугов развито главным образом отгонное животноводство. По мере подъёма в горы понижается давление и убывает содержание кислорода, создаются специфические затруднения в работе транспорта, рудников и т.п., меняются и некоторые физиологические реакции организма человека, что иногда приводит к высотной болезни.

Открытие наиболее общих закономерностей высотной поясности принадлежит немецкому географу Александру Гумбольдту, который в период с 1899 по 1904 г. посетил с комплексной экспедицией высокогорные районы Южной Америки. Современное учение о высотной поясности опирается на труды отечественного географа и почвоведа В.В. Докучаева, раскрывшего взаимосвязи между живой и неживой природой в закономерностях как их горизонтальной зональности, так и высотной поясности.

4.3.3. Климаты и природные зоны России

Основными климатообразующими характеристиками являются радиационный баланс местности, характер циркуляции воздушных масс, особенности рельефа и влияние свойств подстилающей поверхности. Широтное положение страны определяет количество солнечной радиации, поступающей на поверхность, и ее внутригодовое распределение. Россия расположена между 77 и 41° с.ш.; основная ее площадь находится между 50 и 70° с.ш. Этим обусловлено положение России в основном в умеренном и субарктическом поясах, что предопределяет резкие изменения в количестве солнечной радиации по сезонам года. Большая протяженность территории с севера на юг определяет значительные различия годовой суммарной радиации между ее северными и южными районами. На арктических архипелагах Земли Франца-Иосифа и Северной Земли годовая суммарная радиация составляет около 60 ккал/см^2 (2500 мДж/м^2), а на крайнем юге – около 120 ккал/см^2 (5000 мДж/м^2).

Большое значение имеет положение страны по отношению к океанам, т. к. от него зависит распределение облачности, влияющей на соотношение прямой и рассеянной радиации и через нее на величину суммарной радиации, а также поступление более влажного морского воздуха. Россию, как известно, омывают моря, главным образом, на севере и востоке, что при господствующем в этих широтах западном переносе воздушных масс ограничивает влияние морей в пределах сравнительно неширокой приморской полосы. Однако резкое увеличение облачности на Дальнем Востоке летом уменьшает солнечную радиацию в июле в районе Сихотэ-Алиня до 550 мДж/м^2, что равно величине суммарной радиации на севере Кольского полуострова, Ямале и Таймыре.

Решающее влияние на развитие циркуляционных процессов оказывает положение территории по отношению к центрам атмосферного давления или, как их иначе называют, центрам действия атмосферы. На климат России оказывают влияние Азорский и Арктический максимумы, а также Исландский и Алеутский минимумы давления. От величины разности давлений воздуха вблизи центров действия атмосферы зависит интенсивность циклогенеза и направленность траекторий движения циклонов, переносящих достаточно теплый и влажных воздух с океанов на континенты. Зимой в пределах России и соседних районов Монголии формируется Азиатский максимум давления, приводящий к сильному выхолаживанию окружающих регионов.

Существенное влияние на формирование климата России оказывает *рельеф*. Размещение гор по восточной и, частично, по южной окраинам страны, открытость ее к северу и северо-западу обеспечивают влияние Северной Атлантики и Северного Ледовитого океана на большую часть территории России, ограничивают влияние Тихого океана и Центральной Азии. В то же время влияние Средней Азии прослеживается сильнее, чем влияние Черного моря или Переднеазиатских нагорий. Высота гор и их размещение по отношению к господствующим воздушным потокам определяют различную степень их влияния на климат соседних территорий (Кавказ и Урал). В горах формируется особый, горный, климат, изменяющийся с высотой. Наблюдаются различия в климате подветренных и наветренных склонов, горных хребтов и межгорных котловин. На равнинах наблюдаются различия в климате возвышенностей и низменностей, речных долин и междуречий, хотя они значительно менее существенны, чем в горах.

Особенности подстилающей поверхности оказывают влияние на климатические параметры той или иной территории. Наличие снежного покрова определяет изменение соотношения отраженной и поглощенной радиации за счет высокого альбедо снега, особенно свежевыпавшего (до 80–95%). Тундра, лес, сухая степь и луг также имеют разную отражающую способность; наиболее низка она у хвойного леса (10–15 %). Темная обнаженная поверхность почв поглощает тепла в три раза больше, чем сухие светлые песчаные почвы. Различия в альбедо подстилающей поверхности – одна из причин различий в радиационном балансе территорий, получающих одинаковую суммарную радиацию. Испарение влаги с поверхности грунта, транспирация растений также меняются от места к месту. При этом изменяется количество тепла, затрачиваемого на испарение, следовательно, изменяется температура поверхности почвы и приземного слоя воздуха.

Поступающая на поверхность Земли *солнечная радиация* является основной энергетической базой формирования климата. Она определяет основной приток тепла к земной поверхности. Как уже отмечалось, чем дальше от экватора, тем меньше угол падения солнечных лучей и тем меньше интенсивность солнечной радиации. В связи с большой облачностью в западных районах Арктического бассейна, задерживающей прямую солнечную радиацию, наименьшая годовая суммарная радиация характерна для полярных островов этой части Арктики и района Варангер-фьорда на Кольском полуострове (около 2500 мДж/м^2). К югу суммарная радиация возрастает, достигая максимума на Таманском полуострове Краснодарского края (курорт Анапа) и в районе оз. Ханка на Дальнем Востоке (свыше 5000 мДж/м^2). Таким образом, годовая суммарная радиация увеличивается от северных границ к южным в два раза.

Циркуляционные процессы на территории России имеют не меньшее значение в обеспечении тепловыми ресурсами, чем радиационные. Вследствие различных физических свойств суши и океана происходит неодинаковое нагревание и охлаждение соприкасающегося с ними воздуха. В итоге возникают перемещения воздушных масс различного происхождения – атмосферная циркуляция. Циркуляция протекает под влиянием центров высокого и низкого давления. Их положение и степень выраженности меняются по сезонам года, в связи с чем существенно меняются и господствующие ветры, приносящие на территорию России те или иные воздушные массы. Однако на большей части страны круглый год преобладают западные ветры, приносящие атлантические воздушные массы, с которыми связаны основные осадки.

Закономерная повторяемость *типов воздушных масс*, с особенностями которых связан характер погоды, определяет основные черты климата территории. Для России характерны три типа воздушных масс: арктический воздух (АВ), воздух умеренных широт (ВУШ) и тропический воздух (ТВ). На большей части территории страны в течение всего года преобладают воздушные массы умеренных широт, представленные двумя резко различающимися подтипами – континентальным (кВУШ) и морским (мВУШ). *Континентальный воздух* формируется непосредственно над территорией России и соседними областями материка. Он отличается сухостью в течение всего года, низкими температурами зимой и достаточно высокими летом. *Морской воздух* умеренных широт поступает в Россию из Северной Атлантики (атлантический), а в восточные районы – из северной части Тихого океана. По сравнению с континентальным воздухом он влажный, более прохладный летом и более теплый зимой. Продвигаясь по территории России, морской воздух довольно быстро трансформируется, приобретая черты континентального.

Арктический воздух формируется над ледяными просторами Арктики, поэтому он холодный, имеет небольшую абсолютную влажность и высокую прозрачность. Под влиянием арктического воздуха находится вся северная половина России; особенно значительна его роль в Средней и Северо-Восточной Сибири. В переходные сезоны арктический воздух, проникая в средние и южные широты, вызывает поздние весенние и ранние осенние заморозки. Летом с прорывом арктического воздуха в южные районы Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнин связаны засухи и суховеи, т. к. по мере продвижения к югу он трансформируется в воздух умеренных широт: температура его повышается, а влажность все больше падает. Воздух, формирующийся над большей частью Арктики, по своей низкой влажности приближается к континентальному. Лишь над Баренцевым морем, в которое проникают теплые воды Северо-Атлантического течения, арктический воздух не столь холодный и более влажный. Здесь формируется морской арктический воздух.

На климатические особенности южных районов России оказывает влияние и тропический воздух. Местный *континентальный тропический воздух* формируется над равнинами Средней Азии и Казахстана, над Прикаспийской низменностью и восточными районами Предкавказья и Закавказья в результате трансформации поступающего сюда воздуха умеренных широт. Тропический воздух отличается высокими температурами, низкой влажностью и малой прозрачностью. В южные районы Дальнего Востока проникает иногда *морской тропический воздух* (мТВ) из центральных районов Тихого океана,

а в западные районы Кавказа – из Средиземноморья (средиземноморский воздух). Он отличается высокой влажностью и относительно высокими температурами по сравнению с мВУШ.

При соприкосновении качественно различных воздушных масс возникают *атмосферные фронты*. Так как над территорией России распространены три типа воздушных масс, возникают два атмосферных фронта: арктический и полярный. Над северными районами России на контакте арктического воздуха и воздуха умеренных широт формируется арктический фронт, мигрирующий в пределах арктического и субарктического поясов. Полярный фронт разделяет воздушные массы умеренных широт и тропический воздух и располагается преимущественно южнее границ России. Над территорией России непрерывно проходят серии циклонов и антициклонов, способствующие изменениям погоды, но на некоторых территориях преобладает антициклональная погода, особенно зимой (Средняя Сибирь, Северо-Восток, Прибайкалье и Забайкалье), или циклональная (Курильские острова, юго-восток Камчатки, Калининградская область и др.).

В настоящее время с искусственных спутников получают данные о метеорологических параметрах атмосферы Земли и фотоснимки процессов, создающих погоду на планете. На снимках видны крупные безоблачные полосы и пятна, атмосферные фронты и различные типы облаков. Дистанционные метеорологические данные используют для составления синоптических карт и карт прогноза погоды.

Природные зоны России весьма многообразны и простираются на обширных пространствах с запада на восток. В природных зонах, как и во всех других природно-территориальных комплексах, взаимосвязаны и взаимообусловлены биоклиматические и литогенные компоненты. В каждой зоне протекают свои процессы обмена вещества и энергии, а также формирования типов климата, современного рельефа, поверхностных и грунтовых вод, растительности и животных, связанных с необходимыми экологическими условиями. Но определяет все процессы в основном соотношение тепла и влаги.

Территорию России пересекают следующие природные зоны: арктические пустыни, тундровая, лесотундровая, тайга, смешанные и широколиственные леса, лесостепная, степная, полупустынная, пустынная. Самую большую площадь занимают лесные зоны. К северу и к югу от них расположены лесотундровая и лесостепная и далее безлесные зоны (рис. 4.11). Существование безлесных зон на севере обусловлено суровым арктическим и субарктическим климатом, а на юге – большой сухостью. При движении от Балтийского моря на восток возрастает континентальность климата, изменяется рельеф в связи с различной историей формирования территории, а также растительность и животный мир. Все это привело к изменению облика природных зон, их набора и географического положения.

На территории России выделяют пять долготных секторов: западноевропейский (с очень широким распространением лесных зон), восточно-европейский (сокращаются по широте зоны лесных ландшафтов, уступая место лесостепям и степям), западно-сибирский (с набором ландшафтных зон от тундры до пустыни), восточно-сибирский (наиболее континентальный тундрово-редколесно-таежный с островами степей и лесостепей среди тайги), дальневосточный (включающий зоны от тундры до хвойно-широколиственных лесов при значительной луговости ландшафтов равнин).

Широтные зоны на равнинах территории России, почти аналогичные современным, сформировались еще в неогеновом периоде (около 1 млн лет назад), но в связи с более теплым климатом зоны арктических пустынь и тундр отсутствовали.

В неоген-четвертичное время происходят существенные изменения природных зон. Это было вызвано активными и дифференцированными неотектоническими движениями, похолоданием климата и возникновением ледников на равнинах и в горах. Поэтому природные зоны смещались к югу, изменялся состав их флоры (усиление листопадной бореальной и холодостойкой флоры современных хвойных лесов) и фауны, формировались самые молодые зоны – тундра и арктическая пустыня, а в горах – альпийский, горно-тундровый и нивально-гляциальный пояса. В более теплое микулинское межледниковье (между московским и валдайским оледенениями) природные зоны смещались

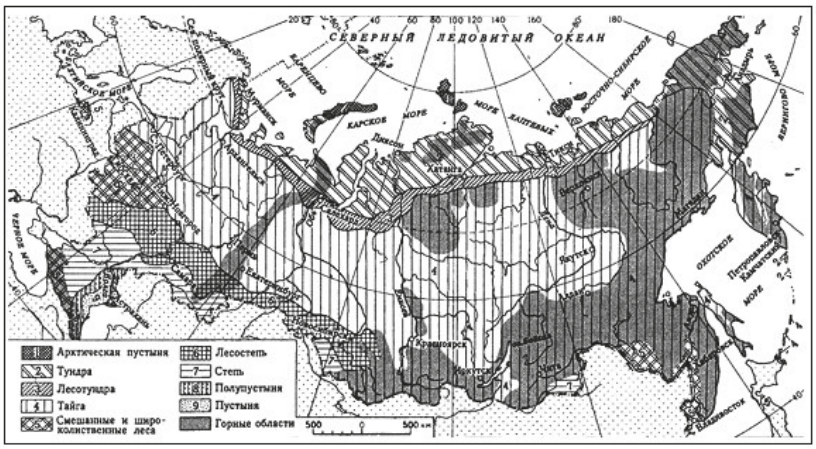

Рис. 4.11. Природные зоны России

к северу, а высотные пояса занимали более высокие уровни. В это время формируется структура современных природных зон и высотных поясов. Но в связи с изменением климата в позднем плейстоцене и голоцене границы зон и поясов смещались несколько раз. Это подтверждается многочисленными реликтовыми ботаническими и почвенными находками, а также спорово-пыльцевыми анализами четвертичных отложений. Так, например, в голоцене (5–6 тыс. лет назад) во время климатического оптимума леса продвигались к северу на 300 км и занимали тундру. В районе устья Пясины, Верхней Таймыры и севернее 76° с.ш. найдены стволы лиственницы, березы и ели. В то время, по-видимому, северная граница лесотундры была на 4–5° севернее современной, а многолетняя мерзлота или отступала, или имела деятельный слой выше 2 м.

Существование природных комплексов географических зон есть проявление закона географической зональности, выявленного и обоснованного В.В. Докучаевым (1898). Этот закон имеет важнейшее значение и для экологии. Ведь обоснование и выделение природных зон является важным шагом к пониманию состава и структуры экосистемы. Учение о зонах природы получило продолжение в трудах учеников и последователей В.В. Докучаева – Г.Ф. Морозова (учение о лесе), Л.С. Берга, А.А. Григорьева, Г.Д. Рихтера, Н.А. Солнцева, А.Г. Исаченко и др. Ученые геохимического направления в изучении ландшафтов (Б.Б. Полынов, М.А. Глазовская, А.И. Перельман и др.) на основе миграции химических элементов доказали справедливость идей В.В. Докучаева. Исследование миграции отдельных элементов в ландшафтах позволило углубить знания связей между атмосферой, растительностью, почвами, водами и горными породами.

Закон географической зональности имеет важнейшее значение для экологии. Ведь обоснование и выделение природных зон является важным шагом к пониманию особенностей взаимодействия между живой и неживой природой, а также между живыми ее компонентами – именно это является главной задачей экологии. Таким образом, можно с уверенностью говорить о том, что труды виднейших географов России конца XIX – начала XX в. положительно сказались на развитии отечественной экологии и внесли значительный вклад в разработку В.Н. Сукачевым концепции «биогеоценоза» – аналога «экосистемы» – основного объекта изучения экологии как науки.

4.3.4. Изменения климата

Климат Земли не остается постоянным с течением времени. Наблюдаются существенные изменения его основных элементов: температуры и влажности воздуха, величин атмосферных осадков, скорости и направленности ветров и движения воздушных масс и т.д. Изменения климата, произошедшие в весьма удаленные от нас эпохи, десятки и сотни миллионов лет назад, носят название *геологических*, т. к. изучают их геологическими и палеонтологическими методами. На основе анализа состава и структуры

древних осадочных пород, генезис которых зависел от типа господствующего климата, а также ископаемых растений и животных, можно сделать вполне обоснованный вывод о гидрометеорологическом режиме далекого прошлого. Климатические колебания, происходившие с начала периода развития первых человеческих цивилизаций (примерно 10 тыс. лет до н. э.) до начала регулярных инструментальных наблюдений в Европе (начало XVIII в.), называются *историческими*, о них сохранились некоторые летописные свидетельства у многих народов, повествующие о более или менее длительных периодах потеплений и похолоданий, наводнений и засух, неурожаев и т.д. Например, из скандинавских эпических произведений можно заключить, что в IX в. н.э. в Северной Атлантике и в западной части Северного Ледовитого океана наблюдалось выраженное потепление, сопровождавшееся значительным сокращением ледовитости на акваториях современных морей Баренцева, Белого, Восточно-Гренландского и др. Повышение температуры воздуха привело к уменьшению покровного оледенения Гренландии и развитию вдоль ее побережья растительных сообществ пригодных для пастбищного скотоводства! Не случайно название данного острова, имеющего древнеевропейскую языковую основу, можно перевести как «Зеленая страна», хотя сейчас не менее 70 % его площади покрыто многометровым ледником. Сокращение площадей морских льдов способствовало успеху знаменитых дальних морских походов викингов, которые на своих небольших кораблях (драккарах) достигали архипелага Шпицберген, различных районов Гренландии, а возможно также и побережья Северной Америки в районе современной Баффиновой земли. В XII в. н.э. наступил период похолодания, затронувший видимо не только Северную, но и часть Южной Европы. Известны, например годы, в которые полностью замерзали проливы Босфор и Дарданнелы, отделяющие Черное море от Мраморного и Средиземного. В XVI–XVII вв. в Европе, в том числе и в России, наблюдалось выраженное похолодание, сопровождавшееся продолжительным периодом неурожаев культурных растений и ростом социально-экономической нестабильности. Некоторые историки связывают данное похолодание с периодом «Смутного времени» в России.

Современные изменения климата относятся к периоду начала регулярных инструментальных наблюдений метеопараметров. В 1714 г. Д.Г. Фаренгейт изобрел первый ртутный термометр, а в 1742 г. шведский ученый Андрес Цельсий предложил шкалу для этого термометра, состоящую из 100 градаций между точками замерзания и кипения воды. В конце XVIII в. был изобретен волосяной гигрометр (1783 г.) и другие метеорологические приборы. Одни из самых продолжительных рядов гидрометеорологических измерений имеются в Санкт-Петербурге – с 1743 г. доступны данные об изменении температуры воздуха, а с 1741 г. – данные по величинам атмосферных осадков. В Москве данные о температуре воздуха начали регистрироваться с 1770 г., в Киеве – с 1812 г., в Риге – с 1795 г., в Архангельске – с 1813 г. Однако точность измерения параметров среды в начальные этапы наблюдений была достаточно низкой, из-за несовершенства приборов и методик. Поэтому для строгих аналитических расчетов динамики климата в Европе применяются ряды данных продолжительностью обычно не более 100–150 лет от настоящего времени.

Индикаторами колебаний климата прошлого, как уже отмечалось, могут являться отложения осадочных горных пород и захороненные в них остатки растений и животных. В условиях влажного климата происходило образование белых глин (каолинитов) – сырья для производства фарфора, бокситов (бокситы служат сырьем для производства алюминия), марганцевых руд и др. Месторождения фосфоритов создаются в условиях не только влажного, но и достаточно теплого климата. Хорошими индикаторами сухого (аридного) климата являются отложения, выпадающие из растворов под влиянием сильного испарения влаги. К таковым принадлежат отложения каменной поваренной соли, калийных солей, гипсов. Среди индикаторов эпох наступления холодного климата важнейшими являются ледниковые отложения – *морены*, представленные обломками магматических пород, валунами и щебнем отлагающиеся в районах продвижения ледников. Информативными индикаторами климата прошлого являются также озерные отложения – ленточные глины. Дело в том, что накопление глинистых озерных отложений имеет годовой цикл.

Толщина слоев и состав минералов зависят от выраженности теплого или холодного периодов. Признаком повышенной влажности в прошлом в современных жарких пустынях являются следы древней речной сети. Высота древних снеговых линий в горах, отмеченная особыми формами рельефа – карами и нишами, свидетельствует о наблюдавшихся ранее похолоданиях.

Растения воспринимают влияние изменений климата и соответствующей экологической обстановки значительно сильнее, чем отложения горных пород. Видовой состав и тип формаций ископаемых растительных сообществ позволяет восстановить многие качественные и количественные черты минувших климатических эпох. Так, о теплом климате будут свидетельствовать отпечатки вечнозеленых растений, пальм, растений с крупными листьями, а о холодном – остатки хвойных деревьев, мелколиственных растений или даже полное отсутствие древесных пород. Сухим условиям существования соответствуют ископаемые растения с мелкой редкой листвой или колючками. В ископаемом грунте достаточно хорошо сохраняются споры и пыльца растений. Поэтому спорово-пыльцевой анализ успешно используется для воссоздания облика растительности целых районов, а в зависимости от этого появляется возможность судить и о типе климата. Давно известна связь между шириной колец годичного прироста стволов деревьев и температурой воздуха, а также атмосферными садками. Эта особенность лежит в основе *дендрохронологического анализа*. Совместив графики ширины годовых колец деревьев различного возраста, в том числе найденных при археологических раскопках и захороненных в торфяниках, льдах или в морене, и достигнув совпадения перекрывающихся одинаковых участков, исследователям к настоящему времени удалось построить непрерывный график (шкалу) изменений климата за последние 8–12 тыс. лет.

Распределение определенных групп животных на суше и в море также хорошо отражает климатические особенности регионов. Поэтому палеонтологические данные могут быть важным свидетельством изменения климата в прошлом. Как правило, высокое видовое разнообразие найденных на суше ископаемых животных говорит о более теплом и влажном климате их существования, а низкое их видовое обилие свидетельствует о повышении суровости климата – снижении температур воздуха и величин осадков, усилении степени континентальности климата и т.д.

Изучение климатов прошлого показало, что на протяжении всей истории Земли постоянно происходили чередования периодов глобальных потеплений и похолоданий. В условиях длительного снижения температур воздуха создавались предпосылки для развития оледенений значительной части суши. Одно из самых древних из известных глобальных оледеней почти совпало с началом *протерозойской эры* и началось около 2,4 млрд лет назад. Древнейшие ледниковые озерные отложения – тиллиты – были обнаружены в Канаде в районе оз. Гурон. Поэтому данная эпоха оледенения получила названия *гуронской*. Мощным панцирем льда были покрыты не только полюсные районы Земли, но и области в современной зоне умеренного климата – Канада, Северная и Центральная Европа. Примерно через миллиард лет после гуронского оледенения последовала новая, *гнейсесская эпоха* оледенения. Вслед за относительно теплым периодом, который длился около 100–150 млн лет, снова происходит похолодание и распространение ледников. Наступает *стертская* ледниковая эпоха, затем через 120 млн лет происходит *ордовикское* оледенение, которое примерно через 180 млн лет сменяется *гондванским.* Гондванское оледенение, названное по имени древнего суперконтинента Гондвана, было одним из самых продолжительных и обширных за всю историю Земли. Отложения тиллитов гондванского оледенения возрастом около 300 млн лет обнаружены на огромных пространствах Южной Америки, Южной Африки, Индии, Австралии и Антарктиды, а также в Сибири. В конце пермского периода возникла новая теплая эпоха. Она продолжалась до середины *кайнозойской эры*, когда снова началась оледенение. В целом, как видно из рис. 4.12, кайнозойская эра – это период перехода от более теплой эпохи со средней глобальной температурой воздуха около +23 ºС (60–55 млн лет назад) к более холодной эпохе, со средними температурами воздуха от +17 до 12 ºС. Постепенное похолодание сопровождалось оледенением сначала Антарктиды (около 38 млн лет назад), а затем и районов Северного полушария – около 10 млн лет назад

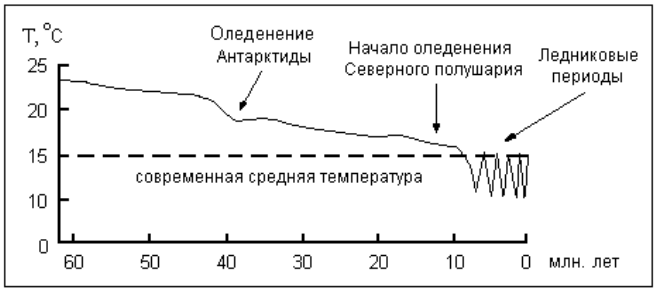

Рис. 4.12. Изменения средней глобальной температуры у поверхности Земли в период кайнозоя [Мякишева, 2008]

появились ледники в горах Аляски и Исландии. Около 4–5 млн лет образовался постоянный ледниковый покров в Северном Ледовитом океане. Примерно 3,5 млн лет возник Гренландский ледниковый массив.

Чем могли быть вызваны такие существенные изменения? Согласно современным представлениям, климат во многом зависит от эволюции самой Земли, в частности от движения литосферных плит, площадей занятых континентами и от их конфигурации. Существовавший до начала кайнозойской эры единый суперконтинент Пангея около 65 млн лет назад начал распадаться. Из его частей сформировались современные континенты. Характер движения осколков Пангеи вел к условиям, которые могли понизить среднюю температуру на планете, так как суша смещалась к полюсам. В северном полушарии образовался Северный Ледовитый океан, Гренландия достигла своего нынешнего положения. Отделение осколка, известного сегодня как Антарктида, смещающегося к южному полюсу от Австралии и Южной Америки, привело к формированию сплошного холодного течения вокруг южной полярной области и образованию Антарктического ледникового покрова. В результате увеличилась отражательная способность нашей планеты (альбедо), что привело к дальнейшему охлаждению и образованию ледникового покрова в Северном полушарии.

В последние 3–4 млн лет общая тенденция к снижению температуры сменилась частыми, почти регулярными, но относительно непродолжительными ее колебаниями. Такой характер колебаний температуры может быть связан с периодическим увеличением и сокращением покровного оледенения на материках северного полушария и Антарктического ледового покрова. За последние 3 млн лет в Европе и Северной Америке произошло 4 ледниковых периода. Наиболее полно изучен последний из них, Валдайский период, названный так по наименованию города Валдай, находящемуся примерно в 200 км к юго-востоку от Санкт-Петербурга, в окрестностях которого располагалась южная граница ледника. Валдайскому оледенению предшествовал относительно теплый межледниковый период, пик которого наблюдался 125 тыс. лет назад. Температура воздуха в то время в умеренной зоне была не менее чем на 2 ºС выше современной. После начала оледенения уровень Мирового океана снизился на 60–100 м. Максимального развития ледники Валдайского оледенения достигли около 18 тыс. лет назад. При этом средняя глобальная температура воздуха была на 4 ºС ниже чем сейчас. Территория современного Санкт-Петербурга находилась под слоем льда толщиной более 1 км. Но уже через 2 тыс. лет началось сокращение площадей ледяного покрова, и около 11 тыс. лет назад ледник сократился вдвое.

Около 10 тыс. лет назад начался голоцен – период развития Земли, во время которого мы живем. Для ранней части голоцена было свойственно продолжение тенденции к потеплению, достигшего максимума около 8 тыс. лет назад. В это время полностью исчез мощный ледовый покров со Скандинавского полуострова в Европе, а еще через 2 тыс. лет – в Северной Америке.

Таким образом, окружающий нас мир неоднократно изменял свои экологические условия, что было вызвано в первую очередь колебаниями климата. При этом в наступлении эпох оледенений и потеплений прослеживается некоторая периодичность. Как это можно объяснить? К настоящему времени выявлено *три основных природных процесса*, способных оказывать на климат Земли значительные воздействия.

1. Известно, что температура на земной поверхности формируется в основном за счет солнечного тепла. При этом для изменения климата не обязательно должна меняться энергетика Солнца – достаточно измениться расстоянию между ним и нашей планетой даже на несколько процентов, чтобы проявились значительные изменения температуры и других воздействующих на организмы метеорологических факторов. Предполагается, что наиболее сильное влияние на климат Земли оказывает форма её орбиты. Оказывается, она то вытягивается, то снова округляется. А её эксцентриситет меняется от 0,001 до 0,0668 с периодом около 105 тыс. лет. В настоящее время он составляет 0,0167 и продолжает уменьшаться, поэтому в январе Земля приближается к Солнцу на 147 млн км, а в июле удаляется от него на 152 млн км, что приводит к изменению уровня солнечной радиации в течение года на 6,5 %. При уменьшении эксцентриситета земной орбиты в ближайшие 25 тыс. лет уровень солнечной радиации в июле будет возрастать, и средняя температура планеты будет достаточно высокой. В дальнейшем эксцентриситет орбиты начнет увеличиваться и через 83 тыс. лет достигнет величины 0,0668, а разность между максимальным и минимальным расстояниями Земли от Солнца станет равной 19,7 млн км. При этом уровень солнечной радиации уменьшится на несколько процентов, что приведет к существенному похолоданию климата.

2. Заметное влияние на климат оказывает также угол наклона оси вращения Земли относительно плоскости орбиты. Если бы ось вращения Земли была бы строго перпендикулярна плоскости ее движения по орбите, то смены сезонов года не происходило. Сейчас угол наклона оси вращения планеты составляет около 23º26’. Однако установлено, что это значение не постоянно – с периодом в 41 000 (по некоторым данным – 40 700) лет происходят изменения (*прецессия*) от 21º15’ до 24º18’, т. е. на 2º23’. Последний раз максимальное значение было достигнуто в 4493 г. до н.э., а сейчас этот угол наклона уменьшается. Соответственно, имеется незначительная тенденция к уменьшению и разницы между зимней и летней температурой в одной и той же местности. При этом ввиду эллиптичности земной орбиты также несколько меняется и интегральная температура северного и южного полушарий.

В целом, изменение эксцентриситета земной орбиты влияет на глобальную температуру планеты, а прецессия оси наклона вращения Земли приводит к изменениям в глобальном распределение тепла между северным и южным полушариям. Оба процесса могут приводить к периодическому формированиям периодов оледенений и потеплений в глобальном масштабе.

3. Еще одной причиной климатических изменений, но в основном меньшей амплитуды, является динамика взаимодействия океана и атмосферы. Как известно, плотность воды в 800 раз больше плотности воздуха, а удельная теплоемкость – в 4 раза. Легко посчитать, что теплозапас всего лишь трехметрового слоя океана равен теплоемкости всей атмосферы. Однако скорость преобразования энергии в атмосфере во много раз превышает скорость энергопереходов в океане. В системе «океан–атмосфера» океан служит инерционной средой, медленно накапливающей изменения. Атмосфера же представляет собой нестационарную часть, глобальная долгопериодная устойчивость которой поддерживается океаном. Исходя из энергетических оценок возможных причин климатической изменчивости Земли, многие ученые приходят к выводу об активной климатоформирующей роли вод Мирового океана, при этом именно его холодных вод. Наиболее вероятной причиной, обладающей достаточной энергией, является предложенная В.В. Шулейкиным работа тепловых машин. Природная тепловая машина первого рода работает на контрасте экватор (нагреватель) – полюса (холодильники). Машина второго рода отвечает за обмен воздушными массами между океаном и континентами – муссонная циркуляция, которая меняет в течение года направление в соответствии с тем, как меняют свою относительную роль нагревателей и холодильников континенты и океаны. Изменчивость процесса переноса энергии между этими частями системы и влияет на климат.

На испарение вод океана и суши расходуется 9×10^{23} Дж в год, а ежегодная энергия Солнца, поступающая к водам, составляет 10×10^{23} Дж. Области морей и океанов, характеризующиеся высоким испарением, являются областями интенсивного энергообмена

с атмосферой. Северная Атлантика является глобальной энергоактивной областью: занимая 11 % поверхности Мирового океана, она отдает 19 % всего тепла, поступающего на Землю.

Тепловой баланс Северной Атлантики – отрицательный. Если бы сюда не поступало тепло из других частей Мирового океана, то температура ее поверхностных вод постоянно бы понижалась. Однако тепло сюда поступает не только от экватора, но и из Южной Атлантики к экватору. С Северной Атлантики начинается единый глобальный процесс межокеанской циркуляции вод, который связывает воедино положительные аномалии содержания тепла и соли в этом регионе и отрицательные в северной части Тихого океана. В поверхностных слоях идет поток тепла и пресной воды из Тихого и Индийского океанов в Атлантический, а в глубинах – поток соленых вод из Атлантического океана в Индийский и Тихий. Первые работы, связанные с разработкой идеи межокеанского обмена свойствами или глобального океанского конвейера, исходили из принципа двухслойной циркуляции вод Мирового океана. В ходе последних исследований было установлено, что при изучении глобального межокеанского конвейера необходимо учитывать его взаимодействие с локальной многослойной циркуляцией Северной Атлантики. Именно это взаимодействие приводит к смене режимов глобальной циркуляции (ее изменчивости), а значит, и к колебаниям климата Земли.

Оценивая современные изменения климата, можно заключить, что за последние 100 лет средняя температура воздуха на постах наблюдений в Европе возросла на 0,8 °С. Причем наиболее выраженный ее рост пришелся на период 1920-х и с середины 1980-х годов по 2006 г. Заметно уменьшились в связи с потеплением в последние годы ледники в Альпах и на Кавказе, а на горе Килиманджаро в Северной Африке ледниковый массив сократился вдвое. Потепление климата привело также к уменьшению площади льдов Гренландии. Спутниковые снимки, отслеживающие процесс таяния льдов на этом острове, свидетельствуют о том, что граница между льдом и сушей уходит вглубь острова со скоростью от 1 до 10 м в год в зависимости от района. Происходит также существенное сокращение за последние 30 лет площадей морского льда в Арктике. Однако в период 2007–2009 гг. начали появляться признаки наступающего похолодания в ряде регионов. В целом же, оснований говорить о значительном глобальном потеплении произошедшем за несколько последних десятилетий нет. Во-первых, возникающие в некоторых районах положительные аномалии температуры воздуха и воды компенсируются похолоданиями в других. Например, повышение температуры воздуха и снижение ледовитости на акваториях морей Российской Арктики сопровождалось довольно резким похолоданием в Канадском секторе Арктике. Потепление в Атлантическом секторе Антарктики (море Уэделла) происходило параллельно с некоторым похолоданием в Тихоокеанском (море Беллинсгаузена). При этом на многих станциях вообще не зафиксированы какие-либо долговременные изменения (тренды). Во-вторых, большинство станций метеорологических и гидрологических наблюдений расположены в Северном полушарии, преимущественно на территории Европы и Северной Америки. При этом их распределение не равномерно. Поэтому сделать вполне обоснованный вывод о характере глобальных климатических изменений достаточно сложно. Тем не менее, некоторые региональные климатические изменения сомнения не вызывают. Например, в 1965–1975 гг. речной сток в бассейне Волги был маловодным, понизился уровень Каспийского моря, уменьшились средние годовые температуры воздуха в Поволжье. Сюда из Атлантики за это десятилетие пришло лишь 44 циклона, тогда как в последовавший затем многоводный и более теплый период 1976–1985 гг. их было 65. Поэтому сток Волги за 1971–1977 гг. в среднем составлял 236 км^3/год, а в период с1978 по 1990 гг. увеличился до 305 км^3/год. С конца 1977 г. начался рост уровня Каспийского моря, к 1994 г. поднявшегося более чем на 2 м.

Несмотря на ряд нерешенных задач, связанных с уточнением влияющих на динамику климатических параметров процессов, ясно, что естественные многолетние колебания теплового и динамического режимов Мирового океана и атмосферы весьма значительны и превосходят современные предполагаемые глобальные антропогенные изменения климата.

4.4. Экологические группы наземных организмов

В зависимости от общности специфики адаптаций к важнейшим физическим и химическим факторам среды, к особенностям климата, а также к типам местообитаний и субстрату выделяют характерные экологические группы наземных животных, растений и грибов.

4.4.1. Экологические группы наземных животных

Рассмотрим экологические группы наиболее высокоорганизованных классов наземных животных – млекопитающих и птиц.

Экологические группы млекопитающих

Существует несколько подходов к выделению экологических групп наземных млекопитающих. В зависимости от типа предпочитаемых местообитаний и возникающих адаптаций выделяются следующие экологические группы.

Типично наземные млекопитающие населяют леса и открытые пространства степей, лугов и саванн. К этой группе принадлежат олени, дикие лошади, антилопы, газели, львы, тигры, рыси, зайцы, тушканчики, кенгуру. Разнообразная группа животных как по поведению, так и по способам питания и размерам. Наиболее крупные представители данной группы (олени, дикие лошади, антилопы и др.) ведут стадный, кочевой образ жизни. Питаются исключительно растительной пищей. Способны совершать дальние миграции к местам с лучшей кормовой базой. Обладают большой выносливостью, хорошо ориентируются в пространстве, при миграциях формируют многочисленные стада с лидерами. Известны случаи миграции северных оленей с наступлением зимы с территории полуострова Таймыр в более южные районы на расстояние до 2 тыс. км. Аналогичные особенности поведения демонстрируют северо-американские олени-карибу, ежегодно совершая не менее продолжительную миграцию через территорию Канады и Аляску. Наземные хищники – африканские львы и азиатские тигры являются крупнейшими из существующих сейчас хищных зверей. Ведут преимущественно оседлый, семейный образ жизни. Но в период массовых миграций парнокопытных следуют за ними. Обладают развитой территориальностью с своем поведении – каждая семья имеет свой участок для охоты. Наконец, к группе типично наземных млекопитающих принадлежат также относительно небольшие млекопитающие зоны лесов, полупустынь или тундры – зайцы, тушканчики, лемминги и др. В основном ведут оседлый образ жизни, но мелкие млекопитающие зоны тундры при благоприятных условиях для размножения в связи с возросшей плотностью популяции способны совершать миграции.

Наземно-древесные млекопитающие – лесная куница, соболь, белка, бурундук и др. Обитают в лесах, связаны с древесно-кустарниковой растительностью. Объектами питания являются в основном различные части растений (листья, семена, орехи). Животные этой группы очень подвижны, прекрасно адаптированы к жизни на деревьях, имеют соответствующую покровительственную окраску. Ведут преимущественно дневной, оседлый образ жизни. Демонстрируют способности к быстрому освоению территории, обладают хорошей памятью и быстрой реакцией. Живут в норах поверхностного слоя почвы или в дуплах деревьев. Способны создавать подземные запасы питания. Достигают относительно небольшого размера во взрослом состоянии – от 20 до 40 см в длину.

Подземные млекопитающие – кроты – приспособлены к роющему образу жизни. Практически весь их жизненный цикл проходит в почвенном слое. Представители данной группы имеют редуцированные органы зрения, но прекрасно чувствуют механические колебания почвы и звуковые импульсы, распространяющиеся в толще грунтов. Кроты наравне со змеями иногда служат предвестниками землетрясений и цунами, покидая

свои подземные ходы и укрытия, почувствовав первые слабые толчки. Питаются почвенными насекомыми и корнями растений. Отсутствие естественных врагов ставит этих животных в более выгодное положение по сравнению со многими типично наземными млекопитающими. Поэтому численность их популяций относительно стабильна.

Летающие млекопитающие приспособились к временному полету. В эту группу входят представители отряда рукокрылые: летучие мыши, ушаны. Ведут преимущественно ночной образ жизни, питаются в основном насекомыми. Способны образовывать достаточно плотные скопления в пещерах, в заброшенных зданиях и т.п., где обитают в дневное время. Уникальным среди наземных млекопитающих является аппарат ориентации летучих мышей в период ночного полета. В его основе лежит излучение и прием ультразвукового сигнала, сходного с таковым у китообразных. Благодаря своему «локатору» летучая мышь в полете сверх маневренна – может очень быстро менять направление своего движения и скорость. На территории Ленинградской области обитает 4 вида летучих мышей, самым распространенным является нетопырь Натузиуса.

Околоводные млекопитающие ведут полуводный образ жизни, хорошо плавают и ныряют, но могут свободно перемещаться и по суше. К этой группе принадлежат утконос, выхухоль, бобр, выдра, ондатра. В основе их рациона мелкая рыба, отчасти беспозвоночные и растения. Живут в основном семьями. Убежище находится выше уровня водоема или водотока, но вход в него находится под водой. Бобры способны создавать на небольших реках достаточно сложно устроенные плотины из поваленных деревьев и ветвей, поддерживая благоприятный для себя уровень воды.

Экологические группы птиц

По основным морфологическим признакам птицы представляют собой сравнительно однородную группу животных – более однотипную, чем млекопитающие. Объясняется это в первую очередь тем, что их эволюция шла по пути завоевания воздушной среды, приспособления к активному полету. Полет, как основной способ передвижения, наложил определенный отпечаток на строение птиц и обусловил сходство общей организации. Однако по своему внешнему облику и строению птицы разнообразны: это проявляется в образе жизни, способах передвижения и добывания пищи, что в свою очередь определяется средой обитания. В процессе эволюции птицы расселились по всему земному шару и приспособились к жизни в различных местообитаниях, во всех географических зонах. Всех птиц можно разделить на 4 основные экологические группы: кустарно-лесные, болотно-луговые, степно-пустынные, водные.

Кустарно-лесные птицы имеют сравнительно короткие, широкие и тупые крылья – это придает им хорошую маневренность в полете, позволяет быстро взлетать и садиться, что важно при жизни в лесу. Пальцы ног расположены на одном уровне, причем у большинства птиц три пальца направлены вперед, один назад, позволяя легко охватывать ветки. Особое устройство сухожилий ног, благодаря которому пальцы автоматически сжимают ветку, дает возможность птицам держаться на ней без напряжения мускулов. Группа кустарно-лесных птиц – самая многочисленная и характеризуется множеством более частных приспособлений к разнообразным условиям лесной среды. Эти приспособления связаны со способами передвижения, особенностями питания и гнездования. В этой экологической группе можно выделить несколько подгрупп.

Древеснолазающие птицы – наиболее специализированные из кустарно-лесных птиц. Почти всегда держатся на деревьях и кустах, там же разыскивают пищу и устраивают гнезда. В связи с древесным образом жизни у них сильные лапы с острыми загнутыми когтями. Многие древеснолазающие птицы хорошо приспособились к жизни в кронах: синицы, корольки, славки, чечетки, чижи и другие обладают способностью отыскивать корм на ветвях и листьях. Цепкие пальцы и сильные сгибатели ног позволяют им прицепляться и подвешиваться к самым тонким веточкам. Клесты перебираются с ветки на ветку с помощью лап и сильного крестообразного клюва, которым добывают семена из-под чешуи шишек. Некоторые древеснолазающие птицы добывают корм исключительно

(пищуха) или преимущественно (дятлы, поползень) со стволов деревьев. В связи с этим у дятлов и пищух особое строение ног (два пальца направлены вперед, два назад), хвоста и клюва. Передвигаясь вверх по стволу прыжками, эти птицы опираются на жесткие перья хвоста. Способ передвижения и питания этих древолазов определяет и характер гнездования: они гнездятся в дуплах или за отставшей корой (пищуха).

Птицы, *добывающие пищу в воздухе*, – эта экологическая подгруппа менее обширна, чем древеснолазающие. Ее представители живут в лесу, гнездятся на деревьях, но охотятся в воздухе. Таковы мухоловки, подстерегающие пролетающих насекомых, сидя на ветке. Для них характерен широкий разрез рта и верткий полет.

Птицы, *гнездящиеся и ночующие только на земле*. Некоторые виды лесных птиц живут в лесу или в кустарнике, корм добывают как на деревьях, так и земле, но гнездятся и ночуют только на земле. Рябчик, тетерев, глухарь летом кормятся ягодами, семенами, вегетативными частями растений и насекомыми на земле, а зимой древесными почками, семенами, хвоей (глухарь) исключительно на деревьях. Зимой у этих птиц по краям пальцев разрастаются бахромки из жестких роговых чешуек, помогающих удерживаться на скользких, иногда обледенелых ветках. Лесные птицы имеют большое и разнообразное значение в жизни леса. Особенно велика их роль в борьбе с вредителями леса. Многие птицы разносят семена деревьев и кустарников, способствуя облесению гарей, лесосек, полян.

Болотно-луговые птицы. Для данной экологической группы характерна привязанность к безлесным, в той или иной мере заболоченным участкам с влажной почвой или к побережьям мелководных водоемов. Корм они добывают почти исключительно с поверхности земли, со дна или извлекают из влажного грунта. У них длинные ноги с голой плюсной и тонкие вытянутые пальцы, позволяющие передвигаться по топким местам. Выделяют несколько подгрупп болотно-луговых птиц.

Ходячие болотные птицы – крупные и средней величины птицы с очень длинными ногами, длинной шеей и жестким длинным клювом. Сюда относятся цапли, журавли, аисты, населяющие заболоченные луга, моховые болота, заросли камыша. Пищу добывают с поверхности почвы или извлекая из воды. Обычно птицы бродят в местах, где растительность ниже их, что позволяет заблаговременно заметить опасность и улететь.

Лазающие болотные птицы – средней и мелкой величины птицы, обитающие в густых зарослях травы на болотах, сырых лугах или по берегам водоемов. Сюда относятся коростель, султанская курица, погоныш и другие виды болотных курочек. В отличие от представителей предыдущего типа, они ведут скрытый образ жизни, искусно передвигаясь среди густой травы и по заломам. Клюв и ноги у них относительно короткие, но пальцы длинные, гибкие, что дает возможность быстро лазать по беспорядочно нагроможденным стеблям травы и тростника. Летают они плохо, при опасности спасаются бегством. Пищу добывают с поверхности земли и растений. К птицам этого типа близки болотные кулики: бекас, дупель, гаршнеп. Клюв у них длинный, мягкий, так как кормятся они, извлекая мелких животных из почвы. При опасности затаиваются. Летают хорошо, но на короткое расстояние.

Степно-пустынные птицы – сравнительно малочисленная экологическая группа, включающая из наших птиц дроф, рябков, жаворонков. Обитатели открытых пространств, часто с бедной разреженной растительностью. Хорошо выражена покровительственная окраска. Гнездятся только на земле, устраивая примитивные гнезда. В эту группу входят *бегающие птицы* – крупные и средней величины птицы на относительно длинных ногах, умеющие быстро бегать: дрофа, джек, стрепет. В связи с приспособлением к бегу по твердому грунту утратили задний палец. Шея длинная, глаза крупные, зрение острое: птицы своевременно замечают опасность и уходят. Затаиваются редко. Во внегнездовое время держатся стадами. Пищу склевывают с поверхности земли.

Водные птицы характеризуются плотным оперением, сильным развитием пуха, хорошо развитой копчиковой железой, плавательными перепонками на ногах. В эту экологическую группу из наших птиц входят чистиковые, чайки, трубконосые, гагары, поганки, веслоногие, гусеобразные. Характер и степень связи с водной средой, как и

морфологические приспособления, у этих птиц довольно разнообразны. В этой группе имеются следующие подгруппы.

Птицы-ныряльщики – в наибольшей степени приспособлены к жизни в воде. Сюда относятся чистиковые, гагары, поганки. В водоемах проводят большую часть жизни, с сушей связаны только в период гнездования. Пищу добывают исключительно в воде, в ее толще и на дне. Ныряют и плавают прекрасно. На суше передвигаются с трудом, летают плохо. Гнезда делают близко от воды.

Воздушно-водные птицы – большую часть жизни проводят в воздухе, высматривая в воде пищу (рыбу и других водных животных). К этому типу относятся чайки, крачки, трубконосые. Заметив добычу, бросаются за ней, слегка погружаясь в воду, и вновь поднимаются на крыло. Хорошо плавают, ноги снабжены перепонками, но не ныряют (за редким исключением). Клюв крепкий, удлиненный, у большинства несколько загнутый на конце. По суше ходят свободно.

Наземно-водные птицы наименее связаны с водой. Сюда относятся утки, лебеди, гуси. Гнездятся часто далеко от водоемов. Однако связь с водой неодинакова. Больше других с водой связаны нырковые утки, которые кормятся только на водоемах, хорошо ныряют, добывают пищу со значительной глубины. Летают сравнительно хорошо, но поднимаются в воздух с трудом. Менее связаны с водой настоящие или речные утки, которые часто кормятся на суше, а на водоемах предпочитают мелководные заросшие участки с травой и кустами. Ныряют плохо, летают хорошо. В наименьшей степени связаны с водой гуси. Хотя они гнездятся у водоемов, но в воду сходят редко и кормятся почти исключительно на суше.

Хищные птицы выделяются в самостоятельную экологическую группу. Они не связаны с каким-либо определенным местообитанием и встречаются в разнообразных условиях. Луни – прекрасные летуны с длинными крыльями и хвостом. Высматривают добычу не с парящего полета, а машущего. При охоте летают низко над землей. Добычу хватают на земле. Ястребы – преимущественно лесные хищники, специализированные к добыванию птиц, которых подстерегают, сидя в кроне деревьев или кустов. Бросаются на добычу из засады и ловят в воздухе. Короткие крылья и длинный хвост обеспечивают верткий полет среди ветвей и стволов, но не дают возможности длительно догонять добычу на открытых пространствах. Соколы – самые лучшие среди хищников летуны с длинными узкими крыльями и относительно коротким хвостом. Наиболее типичные представители – сапсан, кречет, чеглок, балобан – разыскивают добычу (птиц) в воздухе, догоняют ее часто на большом расстоянии и схватывают в воздухе. При этом сокол бросается на птицу сверху и, пролетая с громадной быстротой около нее по касательной, убивает выставленным когтем заднего пальца, обычно вспарывая у жертвы спину. Соколы населяют разнообразные угодья, но охотятся на открытых местах.

Падальщики – экологическая группа крупных птиц, приспособленных к длительному парению на больших высотах, во время которого высматривают лежащую на земле падаль. Живую добычу обычно не ловят, в связи с чем лапы слабые. Голова и шея полностью или в значительной мере оголены. Все виды – обитатели горных стран. Сарычи (канюки) и орлы обладают хорошей, но худшей, чем у грифов, способностью к парению. Питаются животными разной величины, которых высматривают с воздуха, а хватают на земле.

В целом, существуют и другие классификации жизненных форм наземных животных: по особенностям размножения; способам передвижения или добывания пищи; по приуроченности к определенным экологическим зонам, ландшафтам, ярусам.

4.4.2. Экологические группы наземных растений

У растений можно выделить несколько экологических групп исходя из их требований и адаптаций к степени влажности почвы, световому довольствию и температуре воздуха.

Высшие наземные растения, ведущие прикрепленный образ жизни, в большей степени, чем животные, зависят от обеспеченности субстрата и воздуха влагой.

По приуроченности к местообитаниям с *разными условиями увлажнения* и по выработке соответствующих приспособлений среди наземных растений различают три основные экологические группы: гигрофиты, мезофиты и ксерофиты. Условия водоснабжения существенно влияют на их внешний облик и внутреннюю структуру.

Гигрофиты – растения избыточно увлажненных местообитаний с высокой влажностью воздуха и почвы. Для них характерно отсутствие приспособлений, ограничивающих расход воды, и неспособность переносить даже незначительную ее потерю. Наиболее типичные гигрофиты – травянистые растения и эпифиты влажных тропических лесов и нижних ярусов сырых лесов в разных климатических зонах (кислица обыкновенная, недотрога обыкновенная и др.), прибрежные виды (калужница болотная, плакун-трава, рогоз, камыш, тростник), растения сырых и влажных лугов, болот (белокрыльник болотный, сабельник болотный, вахта трехлистная, осоки), некоторые культурные растения. Характерными структурными чертами гигрофитов являются тонкие листовые пластинки с небольшим числом широко открытых устьиц, рыхлое сложение тканей листа с крупными межклетниками, слабое развитие водопроводящей системы (ксилемы), тонкие слаборазветвленные корни, часто без корневых волосков. К физиологическим адаптациям гигрофитов следует отнести низкое осмотическое давление клеточного сока, незначительную водоудерживающую способность и, как следствие, высокую интенсивность транспирации, которая мало отличается от физического испарения. Избыточная влага удаляется также путем *гуттации* – выделения воды через специальные выделительные клетки, расположенные по краю листа. Избыточная влага затрудняет аэрацию, а следовательно, дыхание и всасывающую деятельность корней, поэтому удаление излишков влаги представляет собой борьбу растений за доступ воздуха.

Ксерофиты – растения сухих местообитаний, способные переносить продолжительную засуху, оставаясь физиологически активными. Это растения пустынь, сухих степей, саванн, сухих субтропиков, песчаных дюн и сухих, сильно нагреваемых склонов. Структурные и физиологические особенности ксерофитов нацелены на преодоление постоянного или временного недостатка влаги в почве или воздухе. Решение данной проблемы осуществляется тремя способами: 1) эффективным добыванием (всасыванием) воды; 2) экономным ее расходованием; 3) способностью переносить большие потери воды. Интенсивное добывание воды из почвы достигается ксерофитами благодаря хорошо развитой корневой системе. По общей массе корневые системы ксерофитов примерно в 10 раз, а иногда и в 300–400 раз превышают наземные части. Длина корней может достигать 10–15 м, а у саксаула черного – 30–40 м, что позволяет растениям использовать влагу глубоких почвенных горизонтов, а в отдельных случаях и грунтовых вод. Встречаются и поверхностные, хорошо развитые корневые системы, приспособленные к поглощению скудных атмосферных осадков, орошающих лишь верхние горизонты почвы.

Экономное расходование влаги ксерофитами обеспечивается тем, что листья у них мелкие, узкие, жесткие, с толстой кутикулой, с многослойной толстостенной эпидермой, с большим количеством механических тканей, поэтому даже при большой потере воды листья не теряют упругости и тургора. Клетки листа мелкие, плотно упакованы, благодаря чему сильно сокращается внутренняя испаряющая поверхность. Кроме того, у ксерофитов повышенное осмотическое давление клеточного сока, благодаря чему они могут весьма эффективно всасывать воду из почвы. К физиологическим адаптациям относится и высокая водоудерживающая способность клеток и тканей, обусловленная большой вязкостью и эластичностью цитоплазмы, значительной долей связанной воды в общем водном запасе и т.д. Это позволяет ксерофитам переносить глубокое обезвоживание тканей (до 75% всего водного запаса) без потери жизнеспособности. Кроме того, одной из биохимических основ засухоустойчивости растений является сохранение активности ферментов при глубоком обезвоживании. Ксерофиты с наиболее ярко выраженными кseроморфными чертами строения листьев, перечисленными выше, имеют своеобразный внешний облик, за что получили название *склерофиты*.

К группе ксерофитов относятся и *суккуленты* – растения с сочными мясистыми листьями или стеблями, содержащими сильно развитую водоносную ткань. Различают

листовые суккуленты (агавы, алоэ, молодило, очитки) и стеблевые, у которых листья редуцированы, а надземные части представлены мясистыми стеблями (кактусы, некоторые молочаи, стапелии и др.). Фотосинтез у стеблевых суккулентов осуществляется периферическим слоем паренхимы стебля, содержащим хлорофилл. Длительные засушливые периоды преодолеваются ими путем накопления воды в водоносных тканях, связывания ее коллоидами клеток, экономного расходования, которое обеспечивается защитой эпидермиса растений восковым налетом, погруженными в ткань листа или стебля немногочисленными днем закрытыми устьицами. В результате транспирация у суккулентов чрезвычайно мала: в пустынях кактусы из рода *Carnegia* транспирируют в сутки всего лишь 1–3 мг воды на 1 г сырой массы. Корневая система поверхностная, мало развитая, рассчитана на поглощение воды из верхних слоев почвы, увлажненных редко выпадающими дождями. В засуху корни могут отмирать, но после дождей быстро (за 2–4 дня) отрастают новые. Суккуленты приурочены главным образом к засушливым зонам Центральной Америки, Южной Африки, Средиземноморья.

Мезофиты занимают промежуточное положение между гигрофитами и ксерофитами. Они распространены в умеренно влажных зонах с умеренно теплым режимом и достаточно хорошей обеспеченностью минеральным питанием. К мезофитам относятся растения лугов, травянистого покрова лесов, лиственные деревья и кустарники из областей умеренно влажного климата, а также большинство культурных растений и сорняки. Для мезофитов характерна высокая экологическая пластичность, позволяющая им адаптироваться к меняющимся условиям внешней среды.

Специфичные пути регуляции водообмена позволили растениям занять самые различные по экологическим условиям участки суши. Многообразие способов приспособления лежит, таким образом, в основе распространения растений на Земле, где дефицит влаги является одной из главных проблем экологической адаптации.

По отношению к световому довольствию выделяют следующие экологические группы растений.

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

Тенелюбивые или **сциофиты** – растения нижних ярусов леса, глубоких оврагов. Они способны обитать в условиях значительного затенения, которое для них является нормой. Листья сциофитов располагаются горизонтально, обычно они имеют тёмно-зелёный цвет и более крупные размеры, по сравнению с гелиофитами. Клетки эпидермы крупные, но с более тонкими наружными стенками. Хлоропласты крупные, но число их в клетках невелико. Число устьиц на единицу площади меньше чем у гелиофитов. К тенелюбивым растениям умеренной климатического пояса принадлежат мхи, плауны, кислица обыкновенная, майник двулистный и др. Также к ним относятся многие растения нижнего яруса тропической зоны. Мхи, как растения самого низкого лесного яруса, могут жить при освещённости до 0,2 % от общей на поверхности лесного биоценоза, плауны – до 0,5 %, а цветковые могут нормально развиваться только при освещенности

не менее 1 % от общей. У сциофитов с меньшей интенсивностью протекают процессы дыхания и влагообмена. Интенсивность фотосинтеза быстро достигает максимума, но при значительном освещении начинает снижаться. Компенсационная точка располагается в условиях пониженной освещённости.

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

У лиственных теневыносливых древесных пород и кустарников (липы сердцевидной, дуба черешчатого, сирени обыкновенной и др.) листья, расположенные по окраине кроны, обладают структурой, сходной со структурой листьев гелиофитов. Подвергаясь большему световому воздействию, они имеют в своем составе более развитые хлоропласты, в них интенсивнее идет фотосинтез и сами они крупные. Такие листья называются *световые.* Листья, расположенные в глубине кроны, оказываются затененными, количество хлоропластов и общий размер у них оказываются меньшими. Это *теневые* листья, сходные по своему строению с листьями сциофитов. На рис. 4.13 показаны поперечные срезы светового и теневого листьев сирени. Заметно, что световой лист значительно более развит, чем теневой.

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

По степени чувствительности к *температуре воздуха* и *холодостойкости* выделяют несколько экологических групп растений. В экологии и физиологии в качестве одного из показателей устойчивости к холоду используется способность растения переносить низкую температуру в экспериментальных условиях в течение определенного срока. Накоплено много данных, позволяющих сравнивать растения различных по температурным условиям местообитаний. Однако эти данные не всегда строго сравнимы, поскольку температура, которую способно вынести растение, в числе прочих причин зависит и от продолжительности ее действия (так, небольшой холод порядка –3–5 °С умеренно теплолюбивое растение способно вынести в течение нескольких часов, но та же температура может оказаться губительной, если будет действовать несколько суток).

В большинстве экспериментальных работ принято охлаждение растений в течение суток или близкого срока.

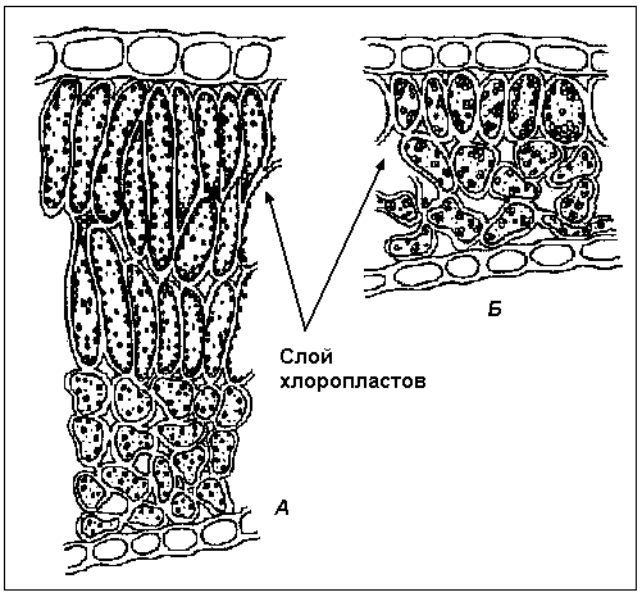

Рис. 4.13. Поперечный срез темнового (*А*) и светового (*Б*) листа сирени [Михайловская, 1977]

Холодостойкие растения – особая экологическая группа. Один из крайних примеров холодостойкости – так называемый криопланктон, особенности которого подробно были рассмотрены в разделе 3.6 этого пособия. Это снежные водоросли, живущие в поверхностных слоях снега и льда и при массовом размножении вызывающие его окрашивание («красный снег», «зеленый снег» и т.д.). В активных фазах они развиваются при 0 °С (летом на оттаявшей поверхности снега и льда). Пределы устойчивости к низким температурам от –36 °С у *Chlamydomonas nivalis* до –40, –60°С у *Pediastrutn boryanum, Hormidium flaccidum.* Столь же велика холодостойкость фитопланктона полярных морей, нередко зимующего в корке льда.

Большой холодостойкостью отличаются также альпийские карликовые кустарнички – *Rhododendron ferrugineum, Erica carnea* и др. (–28, –36 °С), хвойные древесные породы: так, для сосны *Pinus strobus* в Тирольских Альпах в экспериментах отмечена рекордная температура: –78 °С.

Нехолодостойкие растения – к этой группе относятся все те растения, которые серьезно повреждаются уже при температурах выше точки замерзания: водоросли теплых морей, некоторые грибы и многие листостебельные растения тропических дождевых лесов. Совсем небольшая холодостойкость у растений тропических и субтропических областей, где они не испытывают действия низких температур (за исключением высокогорий). Так, для водорослей тропических морей (особенно мелководных районов) нижняя температурная граница лежит в пределах 5–14 °С (вспомним, что для водорослей арктических морей верхняя граница составляет 16 °С. Саженцы тропических древесных пород гибнут при 3–5 °С. У многих тропических термофильных растений, например декоративных оранжерейных видов из родов *Gloxinia, Coleus, Achimenes* и др., понижение температуры до нескольких градусов выше нуля вызывает явления «простуды»: при отсутствии видимых повреждений через некоторое время останавливается рост, опадают листья, растения увядают, а затем и гибнут. Известно это явление и для теплолюбивых культурных растений (огурцов, томатов, фасоли). Очень невелика устойчивость к холоду у термофильных плесневых грибов из родов *Mucor, Thermoascus, Anixia* и др. Они гибнут за три дня при температуре 5–6 °С и даже температуру 15–17 °С не могут выносить дольше 15–20 дней.

Неморозостойкие растения хотя и переносят низкие температуры, но вымерзают, как только в тканях начинает образовываться лед. Неморозостойкие растения защищены от повреждения только средствами, замедляющими замерзание. В более холодное время года у них повышается концентрация осмотически активных веществ в клеточном соке и в протоплазме, а также переохлаждаемость, что предотвращает или замедляет образование льда при температурах примерно до –7 °С, а при постоянном переохлаждении и до более низких температур. В период вегетации все листостебельные растения являются неморозостойкими. В течение всего года чувствительны к образованию льда глубоководные водоросли холодных морей и некоторые пресноводные водоросли, тропические и субтропические древесные растения и различные виды из умеренно-теплых районов.

«Льдоустойчивые» растения в холодное время года переносят внеклеточное замерзание воды и связанное с ним обезвоживание. Устойчивыми к образованию льда становятся некоторые пресноводные водоросли и водоросли приливной зоны, наземные водоросли, мхи всех климатических зон (даже тропической) и многолетние наземные растения областей с холодной зимой. Некоторые водоросли, многие лишайники и различные древесные растения способны чрезвычайно сильно закаливаться – тогда они остаются без повреждений и после продолжительных суровых морозов, и их можно охлаждать даже до температуры жидкого азота.

Одна из первых классификаций экологических групп (жизненных форм) растений была сделана для растений датским ботаником К. Раункиером (1907). Она основанная на другом подходе. Все растения подразделяются по одному из признаков, имеющих большое приспособительное значение, – положению почек или верхушек побегов в течение неблагоприятного периода года по отношению к поверхности почвы или снежного покрова. При этом К. Раункиером были выделены 6 групп растений.

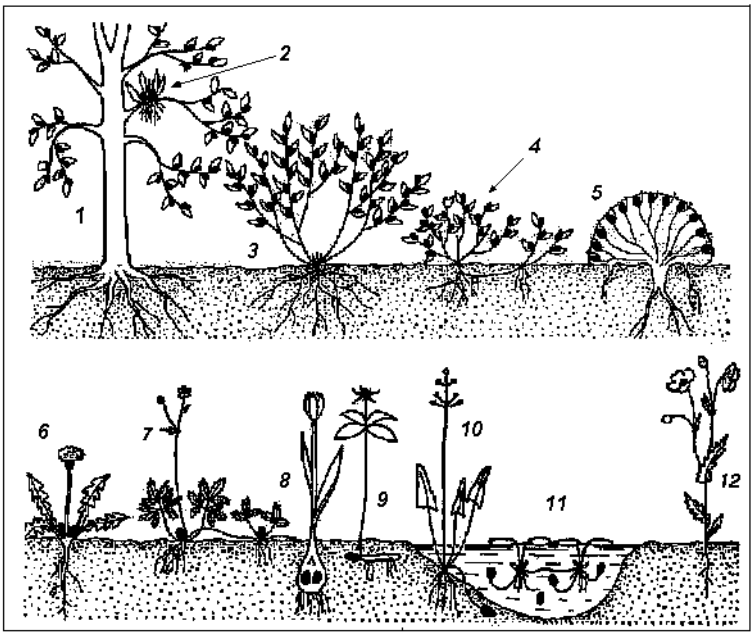

Рис. 4.14. Экологические группы растений по классификации К. Раункиера: *1–3* – фанерофиты; *4–5* – хамефиты; *6–7* – гемикриптофиты; *8–11* – криптофиты; *12* – терофиты

1. *Фанерофиты* – почки возобновления высоко над землей (деревья, кустарники, лианы). В качестве подгруппы фанерофитов выделяют *эпифитов.* Это воздушные растения, не имеющие корней в почве (мхи, лишайники и др.).

2. *Хамефиты* – почки возобновления не выше 20–30 см над землей (травянистые растения с побегами, уходящими зимой под снег и не отмирающими).

3. *Гемикриптофиты* – почки возобновления на поверхности почвы или в ее поверхностном слое, в подстилке (многие луговые растения).

4. *Криптофиты* – почки возобновления скрыты в почве или под водой, на подземных органах (клубневые или корневищные растения).

5. *Терофиты* – возобновление после неблагоприятного времени года только семенами (однолетние растения).

На рис. 4.14 представлены основные экологические группы растений К. Раункиера. Процентное распределение видов по жизненным формам К. Раункиер назвал биологическим (флористическим) спектром. Для разных зон и стран составлены биологические спектры, которые могут служить индикаторами климата.

Существует еще множество классификаций экологических групп растений, например по характеру подземных органов и способности к вегетативному размножению. Знание особенностей развития и адаптаций той или иной экологической группы растений позволяет решить многие практические задачи. Например, можно повысить урожайность культурных растений, обеспечивая для них необходимый уровень освещения, влажности и динамики термического режима. В особенности такой подход эффективен при выращивании растений на искусственных грунтах в теплицах.

4.4.3. Экологические группы грибов

В настоящее время грибы рассматриваются как особое царство живых организмов (*Fungi*), наравне с царствами животных и растений. Грибы, так же как и животные – гетеротрофы, т. е. не способны самостоятельно синтезировать органическое вещество. Грибы очень специфичны по своим требованиям к условиям роста и развития. Экологические группы грибов выделяются в основном по способам их гетеротрофного питания и по приуроченности к тому или иному типу субстрата.

По способам питания различают грибов-паразитов, питающиеся органическими веществами живых организмов (растений и животных), и грибов-сапротрофитов, живущих за счет мертвого органического материала. Рассмотрим основные экологические группы грибов на примерах *грибов-макромицетов*, т. е. обладающих значительными размерами своих плодовых тел, которые легко можно заметить невооруженным взглядом.

1. **Ксилотрофы –** это экологическая группа типичных древоразрушающих грибов обитающих в лесах в тканях деревьев. Для их развития необходимо значительное, более или менее постоянное количество влаги. Эту группу можно разделить на две подгруппы: *грибы-паразиты*, поселяющиеся на живой или отмрающей, еще не начавшей разлагаться древесине, и *грибы-сапротрофы*, поселяющиеся на мертвой неразложившейся или уже частично разложившейся древесине: сухостойные стволы, валеж, пни. Обычно грибы, входящие в эти подгруппы, последовательно сменяют друг друга на этом субстрате.

К ***грибам-паразитам***, поселяющимся на живой древесине, относятся ложный трутовик (*Phellinus igniarius*) и корневая губка (*Heterobasidion annosum*) из порядка афиллофоровых, опенок осенний (*Armillariella mellea*) из порядка трихоломовых и др. Опенок осенний и корневая губка – особенно опасные паразиты древесных пород. Нити грибницы (ризоморфы) опенка распространяются под корой деревьев, внедряясь в живую древесину. От одного ствола дерева ризоморфы опенка по почве и корням переходят к другому, и таким образом гриб может захватить большой участок леса. Чаще всего опенок осенний поражает леса с ослабленными деревьями, угнетенными неблагоприятными условиями. Развивается опенок и на мертвой древесине (пнях, поваленных стволах), активно разлагая ее. Корневая губка обитает на хвойных, изредка на лиственных породах, обычно на корнях, выступающих из земли, и в комлевой части ствола. Она вызывает пеструю гниль хвойных пород, приводя к массовому отмиранию деревьев. Эти два вида широко распространены по всей территории России.

Грибница ***грибов-сапротрофов*** обычно многолетняя, распространяется внутри ствола, а плодовые тела образуются на его поверхности. Некоторые виды поселяются на еще не разложившейся древесине и лишь начинают процесс ее разрушения. Сюда относятся виды большого семейства трутовых грибов (*Poriaceae*) из класса *базидиомицетов*, имеющие в основном многолетние копытообразные плодовые тела. На мертвых березах в лесу особенно часто встречаются деревянистые сероватые, копытообразные, многолетние плодовые тела настоящего трутовика (*Fomes fomentarius*) (рис. 4.15) и белые пробковые однолетние плодовые тела березового трутовика (*Piptoporus betulinus*). На древесине хвойных чаще встречаются довольно ярко окрашенные, многолетние плодовые тела трутовика окаймленного (*Fomitopsis pinicola*). Очень широко распространена дубовая губка.

Многочисленны виды грибов-сапротрофов, поселяющихся на полуразложившейся древесине. Сюда относятся в основном представители порядка афиллофоровых грибов: стереум жестковолосистый (*Stereum hirsutum*) из семейства стереовых (*Stereaceae*), широко распространенный щелелистник обыкновенный (*Schizophyllum commune*) из семейства

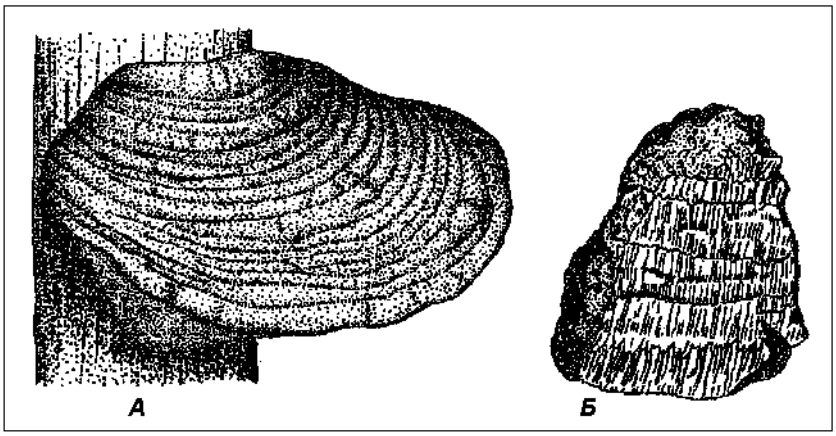

Рис. 4.15. Трутовый гриб *Fomes fomentarius*: *А* – внешний вид многолетнего плодового тела; *Б* – вид разрезанной шляпки с годичными кольцами

шизофилловых (*Schizophyllaceae*), обитающий в сосновых лесах съедобный вид рамария золотистая (*Ramaria aurea*) из семейства рогатиковых (*Clavariaceae*). Его желтый кустик сильно ветвится и внешне напоминает коралл. Из порядка агариковых группы *пластинчатых* на разлагающейся древесине (пнях, валежных стволах) обычны такие виды как гифолома (*Hypholoma*), фолиота, или чешуйчатка (*Pholiota*), летний опенок (*Kuehneromyces mutabilis*) – съедобный гриб, растущий большими группами с июня по сентябрь на полуразложившихся пнях. Обычны на древесине и виды рода вешенка (*Pleurotus*) из семейства вешенковых (*Pleurotaceae*).

Из класса *гастеромицетов* типичными обитателями полуразложившейся древесины являются представители порядка дождевиковых (*Lycoperdales*). Дождевик грушевидный (*Lycoperdon pyriforme*) растет большими группами на различных гнилушках.

2. **Почвенные сапротрофы –** составляют отдельную экологическую группу грибов, обитающих в почве. Это большая группа грибов-макромицетов, которые приурочены к различным растительным формациям и связаны в своем распространении с определенными физико-географическими зонами. Среди них можно выделить виды обитающие в лесных почвах и в почвах открытых пространств (луговые, степные пустынные и полупустынные).

Лесные почвенные сапротрофы обитают на лиственном опаде и в самой почве лесных сообществ. На опаде поселяются многочисленные виды родов негниючник (*Marasmius*), мицена (*Mycena*), коллибия, или денежка (*Collybia*), из семейства рядовковых (*Tricholomataceae*). У других видов грибница распространяется непосредственно в гумусном слое или проходит еще глубже в почву. Эти грибы питаются за счет уже разложившихся растительных остатков. Это виды родов кольцевик (*Stropharia*) из семейства строфариевых (*Strophariaceae*), говорушка (*Clitocybe*) из семейства рядовковых, сморчковые грибы (семейство *Helvellaceae* из класса *аскомицетов*) (рис. 4.16).

Почвенные сапротрофы открытых пространств представлены грибами, обитающими в зоне лугов умеренной климатической зоны, степей, пустынь и полупустынь. Для лугов характерны виды рода шампиньонов (*Agaricus*): шампиньон обыкновенный (*A. campester*), растущий большими группами и часто образующий огромные, в несколько десятков метров круги за счет концентрического роста мицелия и рассеяния спор – «ведьмины кольца»; шампиньон полевой (*Agaricus arvensis*); ядовитые грибы – шампиньон желтокожий (*A. xanthoderma*) и шампиньон пестрый (*A. melegris*). На лугах часто встречаются также крупные грибы-зонтики: гриб-зонтик белый (*Macrolepiota excoriata*), гриб-зонтик пестрый (*M. procera*). Типично луговой вид – луговой опенок (*Marasmius oreades*), также образующий большие кольца на лугах и на газонах парков и садов. Все перечисленные виды встречаются и в степях. На степных участках, подвергающихся кошению или выпасу, очень обильны, как и на лугах, шампиньон обыкновенный и шампиньон полевой.

В степях часты и обильны виды с мелкими плодовыми телами (из родов мицена – *Mycena*, галерина – *Galerina* и др.); видимо, это можно объяснить значительной засушливостью климата степной зоны. Однако здесь обитают и виды с крупными плодовыми телами (грибы-зонтики, шампиньоны), которые приспособились к плодоношению в засушливых условиях. Как правило, их грибница уходит на значительную глубину в гумусный слой почвы, благодаря чему они хорошо обеспечены влагой, а основной период их плодоношения приурочен к весне – началу лета, когда влажность и почвы, и воздуха еще значительна. В более влажной лесной полосе плодоношение у этих видов сдвинуто на более поздние месяцы. Так, шампиньон полевой (*Agaricus arvensis*)

Рис. 4.16. Лесной сморчок

в средней полосе европейской части России плодоносит в основном с июля по сентябрь, а в степной зоне его можно встретить в мае–июне.

Пустыни и полупустыни – это царство грибов ***гастеромицетов***. Шляпочные грибы из группы агариковых и сумчатые грибы из порядка пецицевых встречаются в этих зонах лишь отдельными видами и единичными экземплярами. Большинство видов этих порядков имеют здесь крупные плодовые тела, появляющиеся ранней весной, начиная с февраля, или поздней осенью, с конца сентября. Так, из видов порядка пецицевых весной в полынных полупустынях появляется иногда очень крупный сморчок степной (*Morchella steppicola*) с плодовыми телами до 2 кг веса и до 25 см высоты. Гастеромицеты пустынь и полупустынь широко представлены, главным образом, видами из порядков тулостомовых (*Tulostomatales*), подаксовых (*Podaxales*) и частично фаллюсовых (*Phallales*). В глинистых пустынях растут виды рода галеропсис (*Galeropsis*), баттареа веселковидная (*Battarea phalloides*), феллориния шишковатая. Последние два вида, а также феллориния геркулесовая (*Phellorinia herculeana*) могут расти и на солончаках. Баттареа веселковидная (как и шампиньон Бернара) обитает и на таких своеобразных пустынных почвах, как такыры, имеющие плотную, твердую корку на поверхности. Это единственные виды грибов, растущие на такырах и способные пробивать его корку.

У гастеромицетов имеется ряд особенностей, которые позволили им приспособиться к существованию в специфических условиях засушливых зон. Так, значительное число степных и пустынных представителей гастеромицетов, например, роды тулостома, баттареа, феллориния из порядка тулостомовых, роды монтанея и подаксис из порядка подаксовых образуют более или менее высокую ножку, превышающую в 2–6 раз диаметр спороносящей части и достигающую 30–42 см высоты. Такая ножка выносит спороносящую часть (глебу) на более или менее значительную высоту над поверхностью почвы, что является приспособлением для лучшего рассеивания спор в условиях открытых пространств. Другое приспособление к засушливым условиям – значительная толщина оболочки, хорошо защищающей основную спороносящую часть плодового тела от иссушающего действия ветров и высокой температуры. Этой же цели служит присутствующий у ряда видов из родов дисциседа и тулостома внутренний желатинозный слой оболочки. Все эти приспособления к засушливым условиям в той или иной степени выражены у большинства степных и особенно пустынных и полупустынных видов гастеромицетов.

У многих видов грибов, и особенно часто у гастеромицетов, встречается еще одно интересное приспособление к жизни в засушливых условиях песчаных пустынь: на ризоморфах и мицелиальных тяжах, идущих в глубокие слои почвы, у них образуются песчаные футляры. Выделяемые грибами вещества цементируют песок, и вокруг тяжей формируются мелкие капилляры, по которым вода из почвы поступает в грибницу и плодовые тела. Таким образом обеспечивается достаточный приток воды. Песчаные футляры есть у гастеромицетов Средней Азии, полупустынь Заволжья, южных сухих степей Украины (у видов рода дисциседа, тулостома, миценаструм, склеродерма). Образование футляров носит приспособительный характер, в других условиях у этих же видов они не встречаются.

3. **Микоризные грибы** или **симбиотрофы** составляют особую экологическую группу лесных почвенных грибов. *Микориза* – это симбиоз (тесное взаимовыгодное сотрудничество) корней высших растений с грибами. Образуется микориза у большинства растений (за исключением водных), как древесных, так и травянистых (особенно многолетних). При этом в непосредственный контакт с корнями высших растений вступает грибница, находящаяся в почве. По тому, как осуществляется этот контакт, различают три типа микориз: *эндотрофную*, *эктотрофную* и *эктоэндотрофную*.

Эндотрофная микориза характерна для большинства травянистых растений, и особенно для семейства орхидных. Грибные нити распространяются главным образом внутри тканей корня и относительно мало выходят наружу. Корни при этом несут нормальные корневые волоски. Для большинства видов орхидных такая микориза является облигатной, т. е. семена этих растений не могут прорастать и развиваться при отсутствии гриба. Поэтому комнатные орхидеи не приживаются, если в почве отсутствует грибница

определенных видов грибов. Для многих других травянистых растений присутствие гриба не столь обязательно. Травянистые растения вступают в микоризный симбиоз с микроскопическими грибами, не образующими крупных плодовых тел. При эндотрофной микоризе для высшего растения, вероятно, имеют большое значение вырабатываемые грибом биологически активные вещества типа витаминов. Отчасти гриб снабжает высшее растение азотистыми веществами, так как часть мицелия гриба, находящаяся в клетках корня, переваривается ими. Гриб, в свою очередь, получает от высшего растения органические вещества – углеводы.

Эктотрофная микориза отличается присутствием на корне наружного чехла из нитей мицелия гриба. От этого чехла в окружающую почву простираются свободные нити (гифы). Собственных корневых волосков корень при этом не имеет. Такая микориза характерна для древесных растений и редко встречается у травянистых.

Переходом между этими типами микориз является *эктоэндотрофная микориза*, распространенная в большей степени, чем чисто эктотрофная. Грибные гифы при такой микоризе густо оплетают корень снаружи и в то же время дают обильные ветви, проникающие внутрь корня. Такая микориза встречается у большинства древесных пород. В этой микоризе гриб получает от корня углеродное питание, так как сам, будучи гетеротрофом, не может синтезировать органические вещества из неорганических. Его наружные свободные гифы широко расходятся в почве от корня, заменяя последнему корневые волоски. Эти свободные гифы получают из почвы воду, минеральные соли, а также растворимые органические вещества (главным образом азотистые). Часть этих веществ поступает в корень, а часть используется самим грибом на построение грибницы и плодовых тел. Большинство древесных пород образует микоризу с грибницей шляпочных грибов – макромицетов из класса базидиомицетов, группы порядков гименомицеты. Почва в лесу, особенно вблизи корней деревьев, пронизана грибницей микоризных грибов, а на поверхности почвы появляются многочисленные плодовые тела этих грибов. Это подберезовик (*Leccinum scabrum*) (рис. 4.17*А*), подосиновик красный (*Leccinum aurantiacum*), рыжик настоящий (*Lactarius deliciosus*), многие виды сыроежек (род *Russula*) и многие другие шляпочные грибы, встречающиеся только в лесу.

В классе сумчатых грибов (аскомицетов) также есть небольшое число микоризных. Это в основном виды с подземными плодовыми телами, относящиеся к порядку трюфелевых (*Tuberales*). Черный, или настоящий, трюфель (*Tuber melanosporum*) растет в лесах вместе с дубом, буком, грабом на известковой щебнистой почве, в основном на юге Франции; на территории России он не встречается. Белый трюфель (*Choiromyces meandriformis*), распространенный на территории России, растет в лиственных лесах с березой, тополем, ильмом, липой, ивой, рябиной, боярышником. Для микоризных грибов такой симбиоз обязателен. Если их грибница и может развиваться без участия корней дерева, то плодовые тела в этом случае обычно не образуются. С этим связаны неудачи

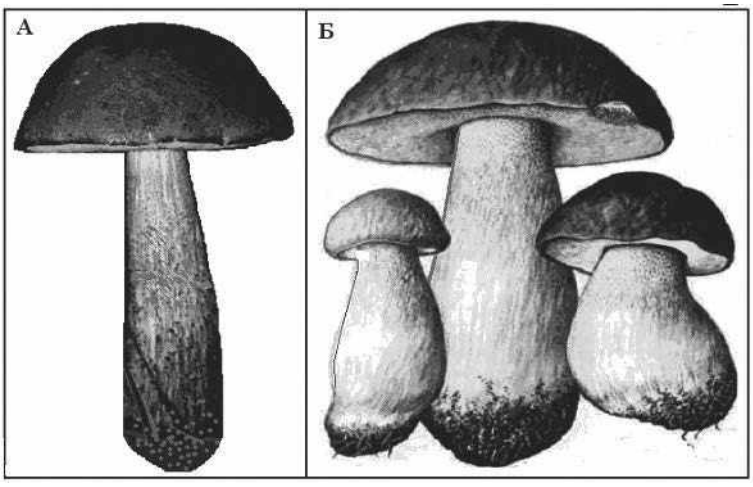

Рис. 4.17. Грибы-базидиомицеты: *А* – подберезовик; *Б* – белый гриб

попыток искусственного разведения наиболее ценных съедобных лесных грибов, таких, как белый гриб (*Boletus edulis*) (рис. 4.17*Б*). Он образует микоризу со многими породами деревьев: березой, дубом, грабом, буком, сосной, елью.

Некоторые виды грибов образуют микоризу только с одной определенной породой. Так, лиственничный масленок (*Suillus grevillei*) образует микоризу только с лиственницей. Для деревьев симбиоз с грибами тоже имеет значение: опыты на лесных полосах и лесопосадках показали, что без микоризы деревья развиваются хуже, отстают в росте, они ослаблены, больше подвержены заболеваниям.

В целом, установлено что до 80 % всех цветковых растений вступают во взаимовыгодный союз с почвенными грибами, тем самым значительно расширяя за счет их разветвленного мицелия свою корневую систему и получая тем самым возможность лучшего минерального питания. Особенно важна роль симбиотических микоризных грибов в снабжении растений фосфором. Предполагается также, что первые растения, начавшие осваивать сушу в силурийском периоде (риниофиты и псилофиты), вступали в союз с грибами, что способствовало распространению растений на весьма бедных первичных почвах и увеличению темпов их эволюции.

4. Весьма специфична экологическая группа **грибов-карбофилов**, растущих на старых кострищах или пожарищах. Грибы этой группы обладают слабой конкурентной способностью по сравнению с другими грибами и поэтому растут там, где еще нет других грибов. К карбофилам относятся, например, геопиксис угольный (*Geopyxis carbonaria*) из класса сумчатых или виды родов лиофиллюм (*Lyophyllum*) и чешуйчатка (*Pholiota*) из класса базидиомицетов. Так, чешуйчатка угольная (*Pholiota carbonaria*) – типичный обитатель старых кострищ.

5. Своеобразную экологическую группу составляют **грибы-микофилы**, поселяющиеся на других грибах, за счет которых они питаются. Особенно часто их можно встретить на плодовых телах макромицетов (агарковых и трутовых грибов) в виде белых, сероватых или другой окраски пленок, покрывающих поверхность шляпки или гименофор (т. е. слой пластинок или трубочек). Эти грибы относятся, в основном, к микроскопическим. Лишь некоторые из них образуют плодовые тела в виде шляпки на ножке. Например, на плодовых телах некоторых видов сыроежек (*Russula*) и млечников (*Lactarius*) можно встретить выросшие прямо на шляпках мелкие плодовые тела астерофоры паразитной (*Asterophora parasitica*) из семейства рядовковых (*Tricholomataceae*).

Перечисленными здесь основными экологическими группами грибов-макромицетов, конечно, не ограничивается все многообразие грибов. Но и на примере названных групп можно проследить, как тесно связаны грибы с другими организмами: с бактериальной микрофлорой почвы, без которой многие сапротрофные почвенные макромицеты не могут образовать плодовые тела (например, некоторые виды шампиньонов), с высшими растениями (микоризы), а также между собой – непосредственно, как шляпочные грибы и паразитирующие на них микофилы, или косвенно, поглощая продукты процесса разложения, осуществленного другими грибами.

Таким образом, грибы присутствуют во всех растительных сообществах, принимают активное участие в их жизни, находятся в тесной взаимосвязи со всеми населяющими их организмами, участвуют в общем круговороте веществ. Это одна из процветающих групп организмов на нашей планете – общее их видовое разнообразие оценивается более чем в 100 000 видов. В экосистемах, наравне с бактериями, многие грибы выполняют важнейшую функцию – обеспечивают разложение мертвого органического вещества. Тем самым создаются условия для формирования плодородного почвенного слоя.

Глава 5. Экологические особенности почвы

5.1. Почва как природное образование

Почва представляет собой относительно тонкий рыхлый поверхностный слой суши, находящийся в постоянном контакте и взаимодействии с атмосферой и гидросферой. Почва, или *педосфера*, представляет собой глобальную оболочку суши. Самым важным свойством почвы, которое отличает её от грунта, является плодородие, т. е. способность во многом обеспечивать рост и развитие растений и выработку ими первичного органического вещества, необходимого для существования любого биоценоза. Почва, в отличие от литосферы, представляет собой не просто совокупность минералов и горных пород, а является сложной трёхфазной системой, в которой твёрдые минеральные частицы окружены водой и воздухом. Она содержит множество полостей и капилляров, заполненных почвенными растворами, и поэтому в ней создаются самые разнообразные условия для жизни организмов. В почве содержится основной запас органических питательных веществ, что также способствует распространению в ней жизни. Количество почвенных обитателей огромно. На 1 м^2 богатой органикой почвы в слое глубиной 25 см могут обитать до 100 млрд особей простейших и бактерий, миллионы мельчайших червей коловраток и нематод, тысячи мелких членистоногих, сотни дождевых червей, грибов. Кроме того, в почве обитают многие виды мелких млекопитающих. В освещённых поверхностных слоях в каждом грамме почвы обитают сотни тысяч фотосинтезирующих мельчайших растений – водорослей, среди которых зелёные, сине-зелёные, диатомовые и др. Таким образом, живые организмы являются столь же характерным компонентом почвы, как и её минеральные составляющие.

Почва – основа живой природы суши. Наша планета Земля единственная из известных планет, которая имеет удивительную плодородный слой – почву. Как произошла почва? На этот вопрос впервые ответил великий русский ученый-энциклопедист М.В. Ломоносов в 1763 г. в знаменитом трактате «О слоях земли». В этом труде он замечает, что почва не первозданная материя, а произошла она от деятельности животных и растительных тел и их разложения с течением времени. В.В. Докучаев (1846–1903) в классических работах о почвах России впервые стал рассматривать почву как динамическую, а не как инертную среду. Он доказал, что почва – не мертвый слой, а населенный многочисленными организмами. Им было выявлено пять главных почвообразующих факторов, к которым относятся климат, материнская порода (геологическая основа), топография (рельеф), живые организмы и время.

По Г. Добровольскому (1979), «почвой следует называть поверхностный слой земного шара, обладающий плодородием, характеризующийся органо-минеральным составом и особым, только ему присущим профильным типом строения. Почва возникла и развивается в результате совокупного воздействия на горные породы воды, воздуха, солнечной энергии, растительных и животных организмов. Свойства почвы отражают местные особенности природных условий». Таким образом, свойства почвы в своей совокупности создают определенный экологический режим, основными показателями которого служат гидротермические факторы и аэрация. Известнейший отечественный учёный геохимик В.И. Вернадский, основатель современной концепции о биосфере Земли, ещё в 1920-х годах обосновал выделение почвы в особое *биокосное* природное тело, подчёркивая тем самым насыщенность её жизнью. Почва возникла на определённом этапе эволюции биосферы Земли и является её продуктом. Деятельность почвенных организмов направлена в основном на разложение грубого мертвого органического вещества. В результате сложных физико-химических процессов, происходящих при непосредственном участии обитателей почвы, образуются органо-минеральные соединения, которые уже доступны для непосредственного усвоения корнями растений и необходимы для синтеза органического вещества, для образования новой жизни. Поэтому роль почвы чрезвычайно велика.

По целому ряду экологических особенностей почва является средой, промежуточной между наземной и водной. С водной средой почву сближают характер изменчивости её температурного режима, низкое содержание кислорода в почвенном воздухе, насыщенность его водяным паром, присутствие солей и органических веществ в почвенных растворах, часто в высокой концентрации, возможность перемещаться в трёх измерениях. С воздушной средой почву сближают наличие почвенного воздуха, низкое содержание влаги в случае интенсивного солнечного излучения и значительные колебания температуры в приповерхностном слое. Промежуточные экологические свойства почвы как среды обитания животных дают возможность сделать заключение, что почва играла особую роль в эволюции животного мира. Например, для многих групп членистоногих в процессе исторического развития почва явилась средой, через которую типично водные организмы смогли перейти к наземному образу жизни и заселить сушу.

Климатические условия оказывают косвенное влияние на такие факторы почвообразования, как почвообразующие породы, растительный и животный мир и др. С климатом связано распространение основных типов почв. Рельеф – один из факторов перераспределения по земной поверхности тепла и воды. С изменением высоты местности меняются водный и тепловой режимы почвы. Рельефом обусловлена поясность почвенного покрова в горах. С особенностями рельефа связан характер влияния на почву грунтовых, талых и дождевых вод, миграция водорастворимых веществ.

Биологическая взаимосвязь между почвой и человеком осуществляется главным образом путем обмена веществ. Почва является как бы поставщиком минеральных веществ, необходимых для цикла обмена веществ, для роста растений, потребляемых человеком и травоядными животными, съедаемыми плотоядными животными. Таким образом, почва обеспечивает пищей многих представителей растительного и животного мира. Следовательно, ухудшение качества почвы, понижение ее биологической ценности, способности к самоочищению вызывает биологическую цепную реакцию, которая в случае продолжительного вредного воздействия может привести к самым различным расстройствам здоровья у населения. Более того, в случае замедления процессов минерализации образующиеся при распаде веществ нитраты, азот, фосфор, калий и т.д. могут попадать в используемые для питьевых нужд подземные воды и явиться причиной серьезных заболеваний (например, нитраты могут вызвать метгемоглобинемию, в первую очередь у детой грудного возраста). Потребление подземной воды из бедной йодом почвы и грунта может стать причиной нарушения нормальной деятельности щитовидной железы человека и эндемического зоба и т.д. Качество природной воды во многом зависит от состояния почвы. Это в особенности относится к подземным водам, биологическая ценность которых существенно определяется свойствами грунтов и почвы, способностью к самоочищению последней, ее фильтрационной способностью, составом ее макрофлоры, микрофауны и т.д. Прямое влияние почвы на качество поверхностных вод оказывается после выпадения интенсивных атмосферных осадков. Из почвы смываются в открытые водоемы (реки, озера) различные загрязняющие вещества, в том числе искусственные удобрения (азотные, фосфатные), пестициды, гербициды. В районах карстовых, трещиноватых отложений загрязняющие вещества могут проникнуть через щели в глубоко расположенные подземные воды.

Несоответствующая очистка сточных вод также может стать причиной вредного биологического действия на почву и в конечном итоге привести к ее деградации. Поэтому охрана почвы в населенных пунктах представляет собой одно из основных требований охраны окружающей среды в целом.

Главная функция почвы – это обеспечение жизни на Земле. Это определяется тем, что именно в почве концентрируются необходимые организмам биогенные элементы в доступных им формам химических соединений. Кроме того, почва обладает способностью аккумулировать необходимые для жизнедеятельности продуцентов биогеоценозов запасов воды, также в доступной им форме, равномерно обеспечивая их водой в течение всего периода вегетации. Наконец, почва служит оптимальной средой для укоренения наземных растений, обитания наземных беспозвоночных и позвоночных животных, разнообразных микроорганизмов.

5.2. Физико-химические свойства почвы

Морфология почв – сумма внешних признаков, которые являются результатом процессов формирования и поэтому отражают происхождение (генезис) почв, историю их развития, их физические и химические свойства. В качестве основных морфологических признаков почвы выделяют: почвенный профиль, окраску и цвет почв, почвенную структуру, гранулометрический (механический) состав почв, сложение почв, новообразования и включения. Многие морфологические признаки почв доступны простому визуальному наблюдению, но для более точного их анализа используют специальные приборы. Среди них – измерители мощности почв, сложные поляризационные микроскопы, применяемые для изучения микроскопических морфологических признаков, и т.д.

Почвенный профиль. При рассмотрении достаточно глубокого почвенного разреза можно увидеть, что почвенная толща имеет слоистое строение. Это обусловлено разделением почвенной толщи на почвенные горизонты, каждый из которых более или менее однороден по механическому, минералогическому, химическому составу, физическим свойствам, структуре, цвету и другим признакам. Почвенные горизонты обособляются постепенно в процессе формирования почвы, отсюда их другое название – «генетические» горизонты. Однако даже в окончательно сформированных почвах горизонты, как правило, не имеют резкой границы и постепенно переходят один в другой. Совокупность генетических горизонтов образует почвенный профиль.

Принцип расчленения почвенной толщи на генетические горизонты установлен впервые В.В. Докучаевым, им же были введены для них первые буквенные обозначения. В различных типах почв генетические горизонты существенно отличаются, однако в первом приближении выделяют два типа строения почвенного профиля – автоморфный и гидроморфный.

Автоморфные почвы – это почвы, формирование которых проходит в условиях хорошо дренируемых водоразделов, т. е. под влиянием атмосферной влаги, систематические нисходящие токи которой обусловливают перемещение химических элементов сверху вниз. Режим увлажнения почвы в этих условиях может быть как промывным, так и непромывным. Грунтовые воды расположены относительно глубоко. Строение профиля автоморфных почв схематически изображено на рис. 5.1.

Основными генетическими горизонтами почвенного профиля этого типа являются следующие. *Перегнойно-аккумулятивная часть профиля*. Здесь преобразуется отмершее органическое вещество, систематически накапливаются почвенный перегной и гумус и аккумулируются зольные элементы, необходимые для нормального питания растений. В перегнойно-аккумулятивной части профиля идут не только процессы накопления: часть химических элементов в виде подвижных, как органических, так и неорганических, соединений выносится за пределы гумусового горизонта, однако в целом преобладает тенденция к накоплению. Цвет этой части профиля меняется от черного, бурого и коричневого до светло-серого, что обусловлено составом и количеством гумуса. Мощность этой части профиля меняется в различных почвах от нескольких сантиметров до 1 м. В эту часть профиля входят следующие горизонты:

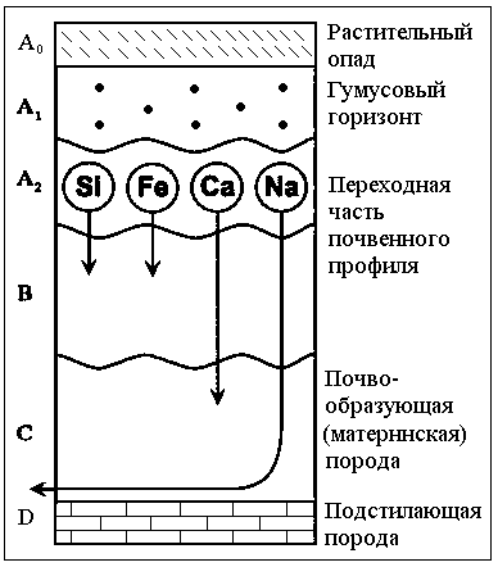

Рис. 5.1. Почвенный профиль автоморфных почв

Горизонт $\mathbf{A_0}$ **(0)** – самая верхняя часть почвенного профиля. Это легкая подстилка (степной войлок), представляющая собой опад растений на различных стадиях разложения – от свежего до почти разложившегося.

Горизонт $\mathbf{A_1}$ **(A)** – верхний темный горизонт почвы, содержащий наибольшее количество

органического вещества (в том числе, и наибольшее количество гумифицированного органического вещества). Этот горизонт еще называют гумусовым горизонтом.

В случае значительного регулярного увлажнения почвы в состав перегнойно-аккумулятивной части профиля может входить также поверхностный горизонт **Ат** (оторфованная подстилка), состоящий из насыщенного водой торфа.

Переходная часть профиля представляет собой постепенный переход от гумусового горизонта к почвообразующей породе, здесь происходят различные, часто противоположно-направленные процессы. Для верхнего горизонта переходной части профиля характерно вымывание подвижных соединений в более низкие почвенные горизонты, в некоторых почвах очень сильное (например, в подзолистых). В этом случае обособляется самостоятельный горизонт вымывания **A_2 (E)**, откуда вынесены все более или менее подвижные соединения. Горизонт вымывания также называют *элювиальным* горизонтом, он резко выделяется в почвенном профиле своим внешним видом. Вследствие вымывания у него белесая, напоминающая цвет золы окраска, он бесструктурный или слойный, рыхлый. Элювиальный горизонт обеднен илистыми частицами, гумусом и другими соединениями частицами за счет вымывания их в нижележащие слои и относительно обогащен остаточным кремнеземом. В нижней половине переходной части профиля преобладает вмывание, т. е. выпадение (осаждение) соединений тех химических элементов и мелких частиц, которые были вымыты из верхней части почвенной толщи. Глубина перемещения частиц и соединений в разных условиях различна, однако, в общем, более растворимые соединения мигрируют глубже, чем менее растворимые, поэтому понятие горизонта вмывания несколько неопределенно. Горизонт вмывания называют также *иллювиальным* горизонтом, для него характерно накопление глины, окислов железа, алюминия и марганца. Этот горизонт четко выделяется своей бурой, охристо-бурой или красновато-бурой окраской, оструктуренностью и большей (по сравнению с другими почвенными горизонтами) плотностью. Иллювиальный горизонт обозначают символом **(B)**.

В почвах, где не наблюдаются существенные перемещения веществ, в почвенной толще нет обособления элювиального и иллювиального горизонтов. В таких почвах символом **(B)** обозначают переходный слой между гумусовым горизонтом и почвообразующей породой, характеризуемый постепенным ослаблением процессов аккумуляции гумуса, разложения первичных минералов, он может подразделяться на **B_1** – горизонт с преобладанием гумусовой окраски, **B_2** – подгоризонт с более слабой и неравномерной гумусовой окраской и **B_3** – подгоризонт окончания гумусовых затеков.

Горизонт **$B_к$** – максимальная аккумуляция карбонатов, обычно располагается в средней или нижней части профиля и характеризуется видимыми вторичными выделениями карбонатов в виде налетов, прожилок, псевдомицелия, белоглазки, редких конкреций.

Горизонт **G** – глеевый, характерен для почв с постоянно избыточным увлажнением, которое вызывает восстановительные процессы в почве и придает горизонту характерные черты – сизую, серовато-голубую или грязно-белую окраску, наличие ржавых и охристых пятен, слитость, вязкость и т.д.

Ниже переходной части профиля залегает материнская (почвообразующая) горная порода, на которой сформировалась данная почва. В почвоведении эта порода обозначается как горизонт **C**, она уже не затронута специфическими процессами почвообразования (аккумуляцией гумуса, выносом элементов и т.д.), однако верхняя часть горизонта несет следы почвообразования в виде соединений, привнесенных сюда из верхней части почвенного профиля.

Горизонт **D (R)** – подстилающая порода, залегающая ниже материнской (почвообразующей) горной породы и отличающаяся от нее своими свойствами. Для данного горизонта не свойственно влияние почвообразовательных процессов. Подстилающей породой часто является кристаллический магматический фундамент континентов, состоящий из гранитов, базальтов, габбро.

Гидроморфные почвы – это почвы, формирование которых происходит в условиях близкого расположения грунтовых вод. В этом случае процесс почвообразования идет под воздействием грунтовых вод, которые периодически или постоянно обогащают

почвенную толщу определенным химическими элементами и создают специфическую геохимическую обстановку. Режим почвенной влаги в этих условиях соответствует застойному. При близком залегании грунтовых вод и капиллярном их подъеме в почвенную толщу различные соединения выпадают примерно в той же последовательности, как и при нисходящем движении вод. Однако, в то время как при нисходящем движении ближе к поверхности расположены менее растворимые соединения, при восходящем движении грунтовых вод картина обратная – более растворимые соединения находятся близко к поверхности или располагаются непосредственно на ней.

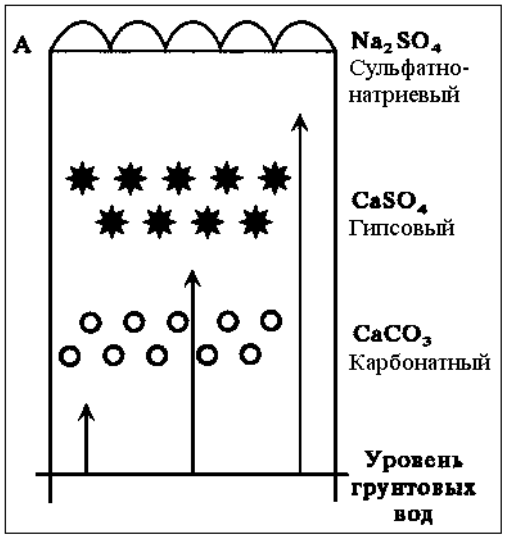

Рис. 5.2. Почвенный профиль гидроморфных почв

Почвенный профиль гидроморфных почв состоит, во-первых, из более или менее выраженной перегнойно-аккумулятивной части, и во-вторых, из системы минерально-аккумулятивных горизонтов, каждый из которых называется по слагающему его соединению. На рис. 5.2 выделяется (снизу вверх) карбонатный, гипсовый и сульфатно-натриевый горизонты.

Помимо двух основных типов строения почвенного профиля – автоморфного и гидроморфного, в природе встречаются многочисленные случаи переходного строения, это объясняется сменой условий автоморфного и гидроморфного почвообразования. Выделяются соответствующие переходные горизонты, для которых используются двойные обозначения, например, $\mathbf{A_1A_2}$ – горизонт, прокрашенный гумусом и имеющий признаки оподзоленности (вымывания элементов), $\mathbf{A_2B}$ – горизонт, имеющий черты элювиального горизонта $\mathbf{A_2}$ и иллювиального **B,** $\mathbf{A_1C}$ – переходный горизонт от гумусового к материнской породе и т.д. Второстепенные признаки обозначаются индексом с дополнительной малой буквой, например $\mathbf{B_g}$ – иллювиальный горизонт с пятнами оглеения, $\mathbf{C_k}$ – карбонатная почвообразующая порода и т.д. Кроме обозначения горизонта индексом, почвоведы обязательно используют и словесные названия этих горизонтов: гумусовый, подзолистый, глеевый, торфянистый, солонцовый, иллювиально-гумусовый, погребенный и т.д. Обычно переход между генетическими горизонтами постепенный, поэтому граница между горизонтами, в известной мере, условна и представлена не линией, а некоторой переходной полосой. Иногда переход между горизонтами четкий, но граница при этом бывает не обязательно ровной. В этом случае масса верхнего горизонта в виде языков и потеков заходит в пределы нижерасположенного генетического горизонта. Учет плотности почв значительно облегчает выделение горизонтов и установление их границ.

Приведенная система выделения почвенных горизонтов и их буквенных обозначений является наиболее распространенной в России, однако кроме нее есть много других подобных систем.

Окраска и цвет почвы – наиболее выразительные морфологические признаки, по которым выделяются генетические горизонты в профиле и устанавливаются их границы. Эти признаки характеризуют тип почвообразования и состав почвообразующих пород. Понятия цвет и окраска в почвоведении различаются. Термин «окраска» – более общий и характеризует изменения (неоднородность, пятнистость) цветовых характеристик горизонта. Термин «цвет» – колористическое понятие, относится непосредственно к сочетанию тонов, интенсивности и другим хроматическим параметрам. Многие почвы получили свое название по преобладающему цвету: черноземы, красноземы, сероземы и т.д. Окраска отдельного почвенного горизонта может быть однородной и неоднородной. Однородная окраска – весь горизонт однообразно окрашен в какой-либо цвет, часто осветляется к нижней границе. Неоднородная окраска – горизонт окрашен в различные цвета, при этом форма участков разного цвета может быть различной (пятна, полосы,

мраморовидность). Окраска почвенной массы никогда не бывает «чистой» (монотонной), а сопровождается дополнительными тонами, придающими ей тот или иной оттенок. Цвет почвы зависит от наличия в почве того или иного количества красящих веществ. Верхние горизонты окрашены гумусом в темные цвета (серые и коричневые). Чем больше гумуса содержит почва, тем темнее ее цвет. Железо и марганец придают почве бурые, охристые, красные тона. Белесые, белые тона предполагают наличие процессов оподзоливания (вымывания продуктов разложения минеральной части почв). Белый цвет может быть признаком осолодения, засоления, окарбоначивания, т. е. присутствия в почве кремнезема, каолина, углекислого кальция и магния, гипса и других солей. Синие (сизые) и зеленые цвета всегда связаны с переувлажнением почв и с присутствием специфических минералов, содержащих закись железа. Цвет нижних горизонтов почвенного профиля в основном определяется окраской почвообразующих пород, их составом и степенью выветривания. Наиболее характерны различные оттенки коричнево-бурого цвета, обусловленные окраской плейстоценовых отложений – широко распространенных почвообразующих пород. Цвет почвы в значительной степени зависит от степени влажности и источника освещения, поэтому окончательное определение цвета принято делать по образцам в сухом состоянии при рассеянном дневном освещении.

Структурность почв – это способность почвы естественно распадаться на отдельности (агрегаты), состоящие из склеенных перегноем и иловатыми частицами механических элементов почвы. Форма структурных отдельностей, их размер и прочность четко отражают характер процессов, протекающих в почве. Структура почвы оказывает влияние на аэрацию почвы и ее водопроницаемость, определяет устойчивость почвы против эрозии. На образование почвенной структуры оказывают влияние: корневая система травянистой растительности, деятельность почвенной фауны, а также различные физические процессы: увлажнение и высыхание, замерзание и оттаивание, нагревание и охлаждение. Главными клеющими веществами почв при их оструктуривании являются: гумус, глинистое вещество, гидроксиды железа и алюминия. Поэтому песчаные почвы, лишенные глинистых частиц и содержащие мало гумусовых веществ, бесструктурны. Важную роль структурообразования в гумусовом горизонте играют травянистые растения, создающие своей корневой системой комковатую структуру.

По форме структурные отдельности подразделяют на 3 основных типа:

– кубовидный (отдельности имеют одинаковые размеры по всем трем измерениям и обычно представлены неправильными многогранниками);

– призмовидный (преобладает одно из трех измерений, в силу чего отдельность более или менее вытянута вверх);

– плитовидный (отдельность уплощена по высоте и развита по двум другим измерениям).

В нашей стране используют классификацию структурных отдельностей по форме, размеру и характеру поверхности, разработанную в 1927 г. С.А. Захаровым. Название структуры почвы дается по преобладающим отдельностям. Каждому типу почв и каждому генетическому горизонту соответствуют определенные типы почвенных структур. Например, для гумусовых горизонтов характерна зернистая, комковато-зернистая, порошисто-комковатая структура; для элювиальных горизонтов – плитчатая, листоватая, чешуйчатая, пластинчатая; для иллювиальных – столбчатая, призматическая, ореховатая, глыбистая и т.д. (рис. 5.3).

В полевых условиях для определения структуры почв из исследуемого горизонта ножом вырезают небольшой образец грунта и подбрасывают его несколько раз на ладони до тех пор, пока он не распадется на структурные отдельности. Их рассматривают и определяют степень их однородности, размер, форму, характер поверхности. Изменение условий почвообразования отражается на структуре гумусового горизонта. Прочность структурного пахотного горизонта важна для земледелия.

Большое значение для агрономической характеристики почвы имеет водопрочность структуры почвы, т. е. образование прочных, не размываемых в воде отдельностей. Почвы, обладающие водопрочной структурой, имеют благоприятный для развития растений

водно-воздушный режим, механические свойства и т.д. Почвы, не имеющие такой структуры, быстро заплывают, становятся непроницаемыми для воды и воздуха, а при высыхании растрескиваются на крупные глыбы.

Гранулометрический (механический) состав почв. Гранулометрическим (механическим) составом почвы называется весовое соотношение в почве частиц разного размера. Под частицами разного размера подразумеваются группы частиц, диаметр которых лежит в определенных пределах. Каждая из таких групп называется гранулометрической (механической) фракцией почвы. Группировка механических элементов по размерам называется классификацией механических элементов. В нашей стране применяется классификация Н.А. Качинского (1965) (табл. 5.1).

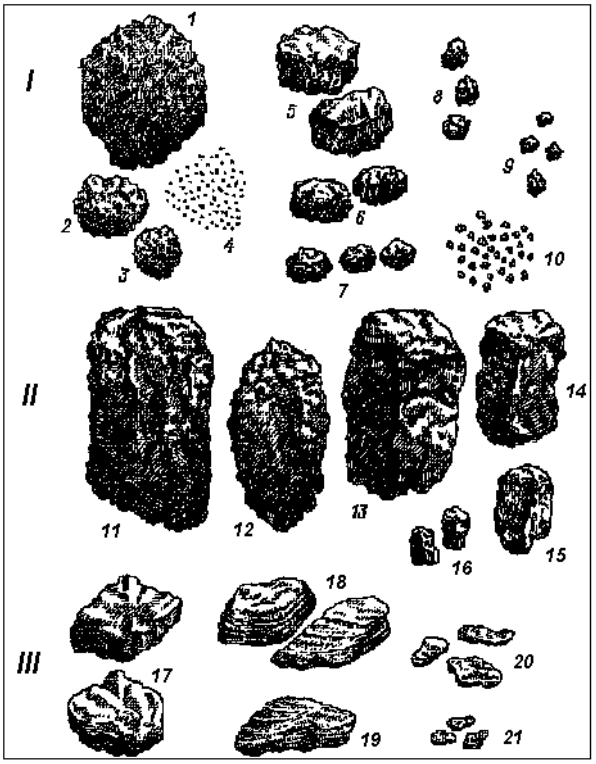

Рис. 5.3. Типичные структурные элементы почв. *I тип*: *1* – крупнокомковатая, *2* – среднекомковатая, *3* – мелкокомковатая, *4* – пылеватая, *5* – крупноореховатая, *6* – ореховатая, *7* – мелкоореховатая, *8* – крупнозернистая, *9* – зернистая, *10* – порошистая. *II тип*: *11* – столбчатая, *12* – столбовидная, *13* – крупнопризматическая, *14* – призматическая, *15* – мелкопризматическая, *16* – тонкопризматическая. *III тип*: *17* – сланцеватая, *18* – пластинчатая, *19* – листовая, *20* – грубочешуйчатая, *21* – мелкочешуйчатая

В основу разделения механических фракций положены различия, главным образом, в водно-физических свойствах частиц. Так, каменистая часть почвы ($d > 1$ мм) с точки зрения водно-физических свойств не активна, инертна; она не способна удерживать влагу. Песок (d = 1,0 – 0,05 мм) обладает слабой водоудерживающей способностью. Пыль (d = = 0,05 – 0,001 мм) очень хорошо удерживает воду и обладает хорошей водоподъемной способностью; ил ($d < 0{,}001$ мм) имеет плохую водопроницаемость и меньшую, чем у пылеватых частиц, водоподъемную способность.

Табл. 5.1. Классификация механических элементов почв

Класс	Название механических элементов	Диаметр механических элементов, мм
Физический песок (> 0,01 мм)	Камни	> 3
	Гравий	3–1
	Песок крупный	1–0,5
	Песок средний	0,5–0,25
	Песок мелкий	0,25–0,05
	Пыль крупная	0,05–0,01
Физическая глина (< 0,01 мм)	Пыль средняя	0,01–0,005
	Пыль мелкая	0,005–0,001
	Ил грубый	0,001–0,0005
	Ил тонкий	0,0005–0,0001
	Коллоиды	< 0,0001

В почвоведении принята классификация почв по механическому составу, разработанная Н.А. Качинским, по которой все почвы подразделяются в зависимости от содержания в них физической глины, т. е. частиц, диаметр которых менее 0,01 мм. Для каждого типа почвообразования нормы содержания физической глины не одинаковы (табл. 5.2).

Механический состав почвы является важной характеристикой, необходимой для определения производственной ценности почвы, ее плодородия, способов обработки и т.д. От механического состава зависят почти все физические и физико-механические

свойства почвы: влагоемкость, водопроницаемость, порозность, воздушный и тепловой режим и др. В полевых условиях определение механического состава производится по степени пластичности – на ощупь. При известном навыке можно достаточно четко разделять почвы на глинистые, суглинистые, супесчаные и песчаные.

Табл. 5.2. Классификация почв по механическому составу

Название почвы по механическому составу	Содержание физической глины (частиц с $d < 0{,}01$ мм), %		
	Тип почвообразования		
	Подзолистый	Степной, красноземы и желтоземы	Солонцы и сильно солонцеватые почвы
Песок рыхлый	0–5	0–5	0,5
Песок связный	5–10	5–10	5–10
Супесь	10–20	10–20	10–15
Суглинок легкий	20–30	20–30	15–20
Суглинок средний	30–40	30–45	20–30
Суглинок тяжелый	40–50	45–60	30–40
Глина легкая	50–65	60–75	40–50
Глина средняя	65–80	75–85	50–65
Глина тяжелая	> 80	> 85	> 65

Песчаные почвы – бесструктурны, не обладают связностью, сыпучи, при большом увлажнении можно скатать в шарик.

Супесчаные почвы – в сухом состоянии сыпучи, бесструктурны, во влажном состоянии легко скатываются в шар, но «шнура» или «колбаски» не образуют.

Суглинистые почвы – в сухом состоянии легко втираются в кожу, во влажном состоянии пластичны и легко раскатываются в «шнур» или «колбаску». Чем тоньше «шнур» или «колбаска», тем данная почва ближе к глине.

Глинистые – в сухом состоянии при растирании на ладони дают тонкий однородный порошок (пудру), хорошо втирающийся в кожу, во влажном состоянии раскатываются в длинный, тонкий шнур, легко сворачиваемый в кольцо без трещин.

Окончательное название почвы по механическому составу производится в лаборатории при помощи специального анализа, и на основании этого дается название почвы.

Сложение почвы. Под сложением почвы понимают внешнее выражение степени и характера ее плотности и порозности. Сложение оказывает большое влияние на сопротивление почвы почвообрабатывающим орудиям, на ее водопроницаемость и в значительной степени на глубину проникновения в нее корней растений. Почвенные частички и структурные элементы, входящие в состав почвы, прилегают друг к другу не всеми своими плоскостями, а лишь отдельными точками или гранями, вследствие чего сама почва приобретает характер пористого тела, пронизанного целой системой трещин, пор, ячеек, пустот. Общий объем всех этих воздушных пор, полостей, трещин и пр. в определенном объеме почвы называют порозностью или скважностью почвы. Суммарный объем почвенных пор составляет от 25 до 60 % объема почвы. На порозность почвы большое влияние оказывает, прежде всего, структурное строение почвы: чем почвы структурнее, тем общая порозность больше. Заметное влияние на порозность почв оказывает также органическое вещество почв: чем органического вещества больше, тем больше порозность (так, например, порозность песка около 30 %, а торфа – около 85 %). Данная характеристика заметно меняется в зависимости от глубины почвенного слоя: в верхних слоях она больше, в нижних – меньше. Объясняется это большим содержанием гумуса и лучшей структурой верхних горизонтов, большим воздействием на верхние слои почвы корней растений и роющих животных, а также меньшим давлением вышележащих слоев.

Плотность почвы – это интегрированная плотность всех компонентов ее твердой фазы – различных минералов и органических веществ.

Далее представлены степени плотности почв в сухом состоянии.

Рассыпчатое сложение – почва обладает сыпучестью, отдельные частицы не сцементированы между собой.

Рыхлое сложение – лопата легко входит в почву на полный «штык», почва хорошо оструктурена, но структурные агрегаты плохо сцементированы между собой.

Уплотненное сложение – лопата легко входит в почву на «полштыка», нож легко входит в стенку разреза, почва рассыпается на структурные и механические составляющие, во влажном состоянии обладает слабой связанностью.

Плотное сложение – лопата или нож с трудом входят в почву на глубину 4–5 см, почва с трудом разламывается руками; в сухом состоянии монолитна, выбивается крупными глыбами, во влажном состоянии – вязкая масса.

Очень плотное (*слитое*) *сложение* – почти не поддается копанию лопатой (входит в почву не глубже 1 см), нужны лом, кирка. В сухом состоянии монолитна, крупноглыбиста, нож не входит в стенку разреза, во влажном состоянии очень вязкая и упругая.

Сложение почв зависит от ее механического и химического состава и от ее влажности. Это свойство имеет большое практическое значение в сельском хозяйстве и характеризует ее с точки зрения трудности обработки. В пределах почвенного профиля сложение почвы (т. е. ее плотность и порозность) может сильно изменяться. Верхнему гумусово-аккумулятивному горизонту чаще всего бывает присуще рыхлое сложение и большая меж- и внутриструктурная порозность. Сложение иллювиального горизонта, как правило, более плотное, трещиноватое. В плотной почве затруднена жизнедеятельность почвенных организмов в силу затрудненности передвижения, нехватки кислорода и влаги.

Влажность и аэрация. Водный и воздушный режим почвы зависит от вида почвы и содержания в ней гумуса. В рыхлой почве пористость верхнего слоя (до 70 см) составляет 20–30 %; воды мало – 10–20 %, ее содержание увеличивается только на большой глубине. Обратное соотношение наблюдается у тяжелых почв. Вода заполняет в них практически все поры. Только верхний горизонт глубиной 30 см обеспечен воздухом (не более 15 %). Большая примесь как глинистых, так и песчаных частиц снижает качество почвы. Песчаные (легкие) почвы имеют малую влагоемкость. Они слишком быстро высыхают. Глинистые (тяжелые) почвы содержат слишком мало воздуха, поэтому они плохо прогреваются и таким образом задерживают рост растений и деятельность почвенных организмов. Наилучшие условия для роста растений имеют пылеватые суглинки и суглинки, их водные и воздушные режимы оптимальны. Различают физическую и физиологическую сухость почвы. При физической сухости почва испытывает недостаток влаги. Это происходит при атмосферной засухе, когда поступление воды резко сокращается, что обычно наблюдается в местах с сухим климатом, где почва увлажняется только за счет атмосферных осадков. Физиологическая сухость почвы – явление более сложное. Она возникает в результате физиологической недоступности физически доступной воды. Растения при физиологической сухости страдают даже на влажных почвах, когда низкая температура почвенного покрова или другие неблагоприятные условия препятствуют нормальному функционированию корневой системы. Например, на сфагновых болотах, несмотря на большое количество влаги, вода оказывается недоступной для многих растений из-за высокой кислотности почвы, плохой аэрации ее и наличия токсических веществ, которые нарушают нормальную физиологическую функцию корневой системы. Физиологически сухими являются и сильно засоленные почвы. Из-за высокого осмотического давления почвенного раствора вода засоленных почв для многих растений оказывается недоступной.

Хорошо увлажненная почва легко прогревается и медленно остывает. Однако на её поверхности изменчивость температуры может быть выражена даже более резко, чем в приземном слое воздуха, так как воздух нагревается и охлаждается именно от поверхности почвы. Суточные колебания температуры затрагивают слои почвы до глубины в 1 м, а сезонные могут распространяться и глубже. При этом наблюдается закономерное снижение амплитуд колебаний, но период остается постоянным. Если учесть, что зимой температура почвы с глубиной повышается, а летом, наоборот, падает, то легко представить сезонные вертикальные миграции почвенных обитателей, которые вызываются изменением условии среды. Естественно, зимой почвенные животные находятся глубже, чем летом.

По физическому состоянию, подвижности, доступности и значению для растений почвенную воду подразделяют на гравитационную, гигроскопическую и капиллярную.

Гравитационная вода – подвижная вода, является основной разновидностью свободной воды, которая заполняет широкие промежутки между частицами почвы и просачивается вниз сквозь почву под действием силы тяжести, пока не достигнет грунтовых вод. Растения легко усваивают гравитационную воду, когда она находится в зоне корневой системы. С этой точки зрения для растений весьма важен полив почвы, смачивание ее водой.

Гигроскопическая вода – эта та почвенная влага, которая удерживается вокруг отдельных коллоидных частиц в виде тонкой прочной связанной пленки. Она адсорбируется за счет водородных связей на поверхности глины и кварца или на катионах, связанных с глинистыми минералами и гумусом. Гигроскопическая вода высвобождается только при температуре 105–110 °С и физиологически, практически, не доступна растениям. Количество гигроскопической воды зависит содержания в почве коллоидных частиц. В глинистых почвах её содержится около 15 %, в песчаных около 5 % от массы почвы. Она образует так называемый мертвый запас воды в почве.

По мере того как накапливаются слои воды вокруг почвенных частиц, она начинает заполнять сначала узкие поры между этими частицами, а затем все более широкие поры. Гигроскопическая вода постепенно переходит в капиллярную, удерживающуюся вокруг почвенных частиц силами поверхностного натяжения. Капиллярная вода может подниматься по узким порам и канальцам от уровня грунтовых вод, благодаря высокому поверхностному натяжению. Растения легко поглощают капиллярную воду, играющую наибольшую роль в регулярном снабжении их водой. Капиллярная вода в отличие от гигроскопической влаги, легко испаряется. Тонкоструктурные почвы, например, глины, удерживают больше капиллярной воды, чем грубоструктурные, такие как пески.

Помимо перечисленных форм воды в почве содержится парообразная влага, занимающая все свободные от воды поры. Содержание влаги в почве зависит от её структуры и времени года. Если содержание гравитационной влаги велико, то режим почвы напоминает режим непроточного мелководного водоёма. В сухой почве присутствует только капиллярная влага, и условия приближаются к наземным. Однако даже в самых сухих почвах воздух всегда имеет более высокую влажность, чем на поверхности, что положительно сказывается на жизни почвенных организмов.

Состав почвенного воздуха также подвержен изменчивости. По мере возрастания глубины уменьшается содержание кислорода и возрастает концентрация углекислого газа, т. е. имеет место аналогичная тенденция, что и в водоёмах, в силу сходства процессов, определяющих концентрации этих газов в каждой из сред. В связи с идущими в почве процессами разложения органических веществ, в глубинных слоях почвы может быть высока концентрация токсичных газов, таких как сероводород, аммиак и метан. При переувлажнении почвы, когда водой заполняются все её капилляры и полости, что, например, часто имеет место в тундре в конце весны, могут возникать условия дефицита кислорода, и разложение органики приостанавливается.

Химические свойства почв. Химизм почв определяется как минеральным составом, так и содержащимся органическим веществом. Большая часть минеральных компонентов представлена в почве кристаллических структур – устойчивыми продуктами выветривания материнской породы. Песок и алеврит состоят главным образом из кварца (SiO_2), называемого также кремнеземом. Кремнезем служит источником силикат-ионов (SiO_4^{4-}), которые обычно соединяются с катионами, особенно с катионами алюминия (Al^{3+}) и железа (Fe^{3+}, Fe^{2+}), и образуют электронейтральные кристаллы. Силикаты являются преобладающими почвенными минералами. Значительную роль в удержании воды и питательных веществ играет особенно многочисленная и важная группа илистых минералов. Большинство их встречается в виде мельчайших плоских кристаллов, часто шестиугольной формы, образующих в воде коллоидную суспензию. В связи с очень малыми размерами частиц почвенные коллоиды имеют огромную суммарную поверхность – на 1 $см^3$ почвы около 6 тыс. $м^2$, или более половины гектара! Этим объясняется их большая способность к физической адсорбции – поглощению и удержанию воды, растворенных

в ней питательных веществ на своей поверхности. Физическая адсорбция определяет поглотительную способность почвы. Данная часть почвы (коллоиды и тончайшие частицы ила) получила название *почвенного поглощающего комплекса.*

Для почвы характерна биогенная аккумуляция химических элементов под влиянием растительности, которая отсутствует в коре выветривания. Подвижность ряда элементов фосфора, калия, кремния и др. в процессах выветривания и биогенной аккумуляции различна. Химизм почвенного раствора является для почвенных организмов экологическим фактором первостепенной важности. Так, на рост растений оказывает значительное влияние реакция почвенного раствора (*pH*), связанная с содержанием в почве кислот (угольной кислоты, фульвокислот в глеево-подзолистых почвах) или щелочей (сода в солонцах), которая сильно зависит и от состава ионов, входящих в почвенный поглощающий комплекс. Обилие ионов водорода или алюминия вызывает кислую реакцию, ионов натрия – щелочную. Высокой кислотностью отличаются подзолистые и болотные почвы, щелочностью – солонцы. Черноземы имеют реакцию, близкую к нейтральной.

Растения неодинаково относятся к кислотности почвы. Так, при различной реакции среда в горизонтах почвы может вызвать неравномерное развитие корневой системы у клевера. Растения, предпочитающие кислые почвы с небольшим значением *pH* (3,5–4,5 ед.), называют *ацидофилами* (вереск, белоус, щавелек малый и др.), растения же щелочных почв pH (7,0–7,5 ед.) (мать-и-мачеха, горчица полевая и др.) относят к *базифилами* (базофилам), а растения почв с нейтральной реакцией – *нейтрофилам* (лисохвост луговой, овсяница луговая и др.).

Содержание азота в почвах (N) колеблется от 0,07 % до 0,5 %. Почвенный азот находится в основном в недоступной для растений органической форме. На долю минерального азота приходится только 1–2 % его общего количества. Под влиянием микробиологических процессов органические формы азота переводятся в доступные для растений минеральные формы. Разные виды растений неодинаково относятся к содержанию доступного азота в почве. Особенно требовательные к повышенному содержанию азота в почве растения называют *нитрофилами* (пастушья сумка, яснотка белая, крапива двудомная и др.). Обычно они поселяются там, где есть дополнительные источники органических отходов, а, следовательно, и азотного питания. Например, на пастбищах пятнами разрастаются нитрофильные травы (крапива, щирица и др.)

Содержание фосфора (P_2O_5) во многих почвах составляет 0,03–0,25 %. Около половины его находится в минеральной форме, а половина – в форме органических соединений. В слабоокультуренных торфяных почвах на фосфор в органической форме приходится до 70 %. Некоторое количество его содержится в поглощенном почвенными коллоидами состоянии. Значительная часть минеральных форм фосфора в кислых подзолистых почвах и красноземах находится в труднодоступных для растений фосфатах железа и алюминия. В нейтральных почвах, например в черноземах, минеральный фосфор представлен более доступными для растений фосфатами кальция и магния.

На долю калия (K_2O) в почве приходится от 0,6 до 3 % от массы почвы. Больше калия содержится в глинистых и суглинистых почвах, а в почвах легкого механического состава (песчаных и супесчаных) его значительно меньше. Количество обменного калия в пахотном слое составляет, кг/га: в подзолистых почвах – 150–300, черноземах – 400–900, сероземах – 600–1500. В отличие от азота и фосфора калий не образует в растениях прочные органические комплексы. Поэтому количество его в органическом веществе почвы незначительно.

Содержание кальция (CaO) в почвах обычно колеблется от 0,2 до 2 % и более от их массы. Он представлен силикатами, карбонатами, гипсом, фосфатами и другими соединениями. Часть кальция находится в поглощенном состоянии. Наиболее богаты обменным кальцием черноземы. Наименьшее количество его встречается в подзолистых почвах, что связано с их кислотностью. Кальций – важнейший элемент, не только входит в число необходимых для минерального питания растений, но и является важной составной частью почвы. Растения карбонатных почв, содержащих более 3 % карбонатов и вскипающих с поверхности, называют *кальциефилами* (венерин башмачок). Из деревьев

кальциефильны лиственница сибирская, бук, ясень. Растения, избегающие почв с большим содержанием извести, называют кальцефобами. Это сфагновые мхи, болотные, вересковые. Среди древесных пород – береза бородавчатая, каштан.

Содержание магния (MgO) составляет от 0,4 до 4 % и более от массы почвы и зависит от состава материнской породы. В почвах, образовавшихся на суглинках и глинах, больше магния, чем в почвах, возникших на песках. Около 90–95 % магния в почве входит в состав различных минералов, главным образом силикатов и алюмосиликатов, которые трудно растворяются в воде, поэтому содержащийся в них магний не может быть непосредственно использован растениями. Около 5–10 % магния находится в поглощенном (обменном) состоянии. Обменный магний, как и обменный калий, играет важнейшую роль в питании растений, пополняя количество магния в почвенном растворе по мере потребления его растениями. Незначительная часть магния в почве встречается в форме органических веществ, после разложения которых он становится доступным для растений.

Наиболее богаты магнием черноземы, каштановые почвы и сероземы. Меньше магния в песчаных, супесчаных и некоторых торфяных почвах. Содержание серы (SO_3) колеблется от 0,1 до 0,5 % от массы почвы. Сера в почве представлена органическими соединениями (80–90 %), где она находится в восстановленной форме, и минеральными соединениями с кальцием, железом, калием, натрием (10–20), являющимися источником питания растений. Процесс окисления серы, входящей в состав гумуса и органических остатков, происходит под влиянием аэробных бактерий (сульфофикация). В большинстве почв количество серы достаточно для растений, однако в малогумусных подзолистых песчаных почвах ее немного, поэтому сульфатные формы удобрений здесь более эффективны, чем хлоридные. Серу в почву вносят также с органическими удобрениями, с простым суперфосфатом.

Содержание железа (Fe_2O_3) в почвах колеблется от 1 до 11 %. В легких по механическому составу почвах его меньше, чем в тяжелых. Железо в почве находится в форме ферроалюмосиликатов, окиси и закиси железа и их гидратов. Недостаток железа для растений чаще всего проявляется на карбонатных или сильно известкованных почвах, где оно находится в труднодоступном состоянии. Для почвенного питания растений исключительно важен солевой режим почвы, характеризующийся содержанием и доступностью в почвенном растворе солей элементов, необходимых для жизнедеятельности растений (азота, калия, фосфора, кальция, серы, железа и др.). Такие элементы, как железо, алюминий, обычно содержатся в почве в достаточных количествах для питания растений, другие – азот, фосфор, калий – потребляются растениями в небольших дозах, часто оказываются в недостатке. Для нормального течения многих физиологических процессов растения существенное значение имеет обеспеченность почвы микроэлементами – медью, бором, марганцем, цинком и другими. Четвертая часть всех почв нашей планеты в той или иной мере засолена. Избыток солей в почвенном растворе токсичен для большинства растений. Наиболее вредны легкорастворимые соли, без труда проникающие в цитоплазму: NaCl, $MgCl_2$, $CaCl_2$. Менее токсичны труднорастворимые соли: $CaSO_4$, $MgSO_4$, $CaCO_3$. Среди разных типов засоленных почв основные – солончаки и солонцы, имеющие неодинаковый солевой и водный режимы. Солончаки – это почвы, постоянно и сильно увлажненные солеными водами вплоть до поверхности, например, вокруг горько-соленых озер. Концентрация солей в почвенном растворе достигает нескольких десятков процентов. Ионы натрия находятся не только в растворе, но и насыщают коллоиды почвенного поглощающего комплекса. Летом с поверхности солончаки высыхают, покрываясь корочкой солей. Солонцы с поверхности не засолены, верхний слой выщелоченный, бесструктурный. Нижние горизонты уплотнены и насыщены ионами натрия, при высыхании растрескиваются на столбы, глыбы и т.д. Водный режим характеризуется резкими изменениями: весной из-за водонепроницаемости часто наблюдается поверхностное застаивание влаги, летом – сильное пересыхание. Есть ряд промежуточных типов почв: солончаковатые солонцы, солонцеватые, солончаковатые и т.д.

Растения, приспособившиеся к произрастанию с высоким содержанием солей, называют *галофитами*. Галофиты имеют высокое осмотическое давление, позволяющие

им использовать почвенные растворы, так как сосущая сила корней превосходит сосущую силу почвенного раствора. Типичными галофитами являются солерос европейский, сарсазан шишковатый (*Halocnemum strobilaccum Pall.*). На рис. 5.4 показано сообщество галофитов с доминированием сарсазана шишковатого на солончаковых почвах, сформировавшихся после частичного высыхания Витязевского лимана в 2009 г. (пос. Витязево, Анапский район).

Итак, мы видим, что изменчивость в пространстве и во времени факторов почвообразования, а, следовательно, и процессов, происходивших в почве, обусловливает большое разнообразие их в природе. При этом каждому типу почв соответствуют определенные типы растительных сообществ. Большую роль в формировании почвы играет рельеф. На одинаковых и одновозрастных формах рельефа образуются близкие и однотипные почвы. На местности с расчлененным рельефом, неодинаковым уровнем грунтовых вод наблюдаются различия в климате, режиме тепла, скорости испарения поверхностной влаги и в распределении атмосферных осадков. Все это существенно влияет на физические и химические свойства почв, а также и на характер растительного покрова и животного мира.

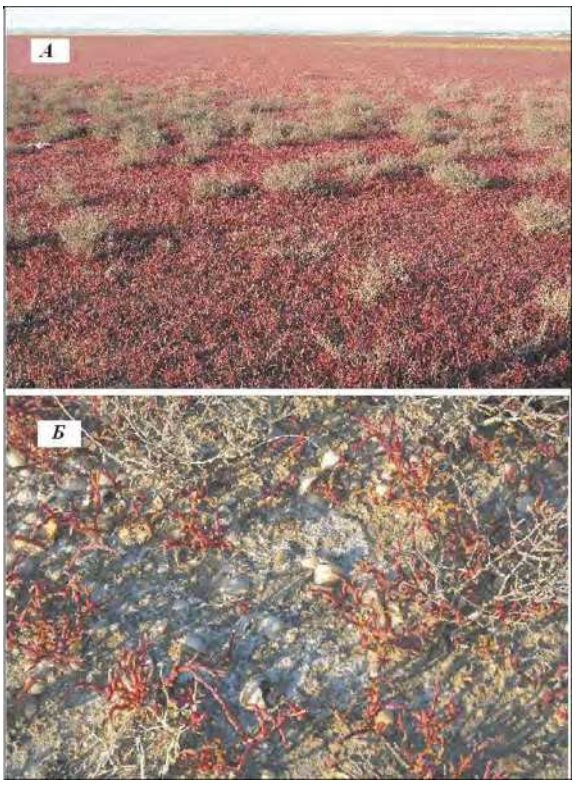

Рис. 5.4. Сообщество галофитов на солончаковых почвах побережья Витязевского лимана Краснодарского края (Анапский район): *А* – занятое галофитами бывшее дно лимана, после частичного его высыхания; *Б* – раковины моллюсков и выступы соли на почве как свидетельство ранее существовавшей здесь солоновато-водной экосистемы

5.3. Органическое вещество почвы

Каждому типу почв соответствует определенный животный мир и определенная растительность. Отмирающие или уже отмершие организмы или их части накапливаются на поверхности и внутри почвы, образуя органическое вещество. Совокупность живущих в почве организмов называют *эдафоном*.

Наиболее многочисленны в почве различные микроорганизмы, среди которых бактерии, простейшие и низшие грибы. Но несмотря то, что их число в 1 дм^3 почвы измеряется миллионами, в общей массе они составляют в среднем только 5 % суммарного количества органических соединений. Гумусообразование начинается разрушением и измельчением растительной массы и мертвого животного вещества. Этот процесс осуществляется при обязательном участии грибов и бактерий, а также насекомых и млекопитающих. К животным-гумусообразователям принадлежат:

– фитофаги, питающиеся тканями живых растений;
– сапрофаги, потребляющие мертвые вещества растений;
– некрофаги, питающиеся трупами животных;
– хищники, поедающие живых животных;
– копрофаги, уничтожающие экскременты животных.

Большую роль в разрыхлении почвы, механическом перемещении органического и минерального вещества играют подвижные почвенные животные (дождевые черви, грызуны и др.). Все они составляют сложную систему, получившую название *сапрофильного комплекса* животных.

Таким образом, в круговороте веществ в почве растения синтезируют органическое вещество, животные производят механическое и биохимическое разрушение его и тем самым подготавливают его для гумусообразования. Микроорганизмы синтезируют почвенный гумус и затем разлагают его. Гумус различают по виду, форме и характеру составляющих его элементов (табл. 5.3).

Табл. 5.3. Важнейшие формы гумуса [Франц, 1960]

Форма гумуса	*pH*	C/N	Минерализация или гумификация
Грубый гумус	3,5–4,5	30–40	Медленная
Модер	4–5	20–25	Средняя
Муль	5,5–7	10–20	Быстрая

В качестве разновидностей гумуса различают гумус питательный и устойчивый. Питательный гумус легко перерабатывается и служит микроорганизмам источником питания, а устойчивый гумус с трудом поддается переработке и выполняет, прежде всего, физические и химические функции, контролируя баланс питательного вещества, количество воды и воздуха в почве. Таким образом, гумус служит основным поставщиком и резервом элементов питания растений. Темный цвет гумуса способствует лучшему прогреванию почвы, а его высокая влагоемкость – удержанию воды почвой. Гумус прочно склеивает минеральные частицы, образуя комочки, улучшающие структуру почвы. Данные свойства благоприятствуют условиям роста растений на почвах, богатых гумусом. Чрезвычайно своеобразны экологические условия для растений, произрастающих на торфе (торфяные болота), – особой разновидностью почвенного субстрата, образовавшегося в результате неполного распада растительных остатков в условиях повышенной влажности и затрудненного доступа воздуха. Растения, произрастающие на торфяных болотах, называют *оксилофитами*.

Мощность гумусового слоя и содержание гумуса в почве являются одним из важнейших показателей уровня плодородия почв. В подзолистых почвах северных районов России содержится 1–3 % гумуса, в более плодородных почвах лесостепной зоны – 4–6 %. Наиболее богаты гумусом черноземы (обыкновенные – 7–8 %, тучные – 8–12 %). Так, чернозем обыкновенный тучный глинистый содержит до 70 % физической глины, богат карбонатами. Формирующиеся на глине обыкновенные черноземы имеют гумусовый горизонт глубиной 60–70 см, содержание гумуса нередко превышает 10 %. Количество гумуса в метровом слое достигает 60 700 т/га, иногда до 800 т/га. Эти черноземы имеют хорошо выраженную водопрочную комковато-зернистую структуру. В России черноземы различных типов расположены на территории Краснодарского и Ставропольского краев, встречаются в Саратовской и Курганской областях.

Для того чтобы формировался гумус того или иного типа, необходим достаточный дренаж почвы. В условиях переувлажнения разложение идет очень медленно, т. к. нехватка кислорода ограничивает рост аэробных микроорганизмов. При этом растительные и животные остатки сохраняют свою структуру и, постепенно спрессовываясь, образуют торф, который может накапливаться вплоть до больших глубин. В условиях сезонной нехватки влаги, например жарким летом в степях Краснодарского края, активность почвенных сапротрофов также снижена, что приводит к накоплению в почве мертвого органического вещества слабой степени разложения, в первую очередь корневищ двулетних злаков. Накопление подобного органического материала приводит к формированию уникальной структуры местного чернозема и обеспечивает его высокое плодородие в периоды лучшей увлажненности.

В зависимости от требований к содержанию в почве органических и минеральных питательных веществ различают *олиготрофные* растения, которым для нормального существования требуется малое количество питательных веществ (например, сосна обыкновенная, произрастающая на бедных песчаных почвах), *эвтрофные* растения, нуждающиеся в значительно более богатых почвах (дуб, бук, сныть обыкновенная и др.) и *мезотрофные*, требующие умеренного количества органоминеральных соединений (ель обыкновенная).

5.4. Экологические группы обитателей почвы

Количество организмов в почве и их таксономическое разнообразие весьма велико. Растения, животные и микроорганизмы, обитающие в почве, находятся в постоянном взаимодействии друг с другом и со средой обитания. В среднем почва содержит 2–3 кг/м^2 живых растений и животных или 20–30 т/га. При этом в умеренном климатическом поясе на 1 га корни растений составляют 15 т, насекомые – 1 т, дождевые черви – 500 кг, нематоды – 50, ракообразные – 40, улитки, слизни – 20, змеи, грызуны – 20 кг, бактерии – 3 т, грибы – 3 т, актиномицеты – 1,5 т, простейшие – 100 кг, водоросли – 100 кг.

Несмотря на неоднородность экологических условий в почве, она выступает как достаточно стабильная среда, особенно для подвижных организмов. Значительный градиент температур и влажности в почвенном профиле позволяет почвенным животным путем незначительных перемещений обеспечить себе подходящую экологическую среду обитания.

Особое значение имеет огромная суммарная поверхность почвенных частиц, потому что на них адсорбируется подавляющая часть микроорганизмов. Сложность почвенной среды создает большое разнообразие условий для самых разных функциональных групп: аэробов, анаэробов, потребителей органических и минеральных соединений. Для распределения микроорганизмов в почве характерна мелкая очаговость, поскольку на протяжении нескольких миллиметров могут сменяться разные экологические зоны.

По степени связи с почвой, как средой обитания животных, объединяют в три основные экологические группы:

Геобионты – животные, постоянно обитающие в почве. Весь цикл их развития протекает в почвенной среде. Геобионтами являются дождевые черви (*Lymbricidae*), многие первично-бескрылые насекомые (*Apterydota*).

Геофилы – животные, часть цикла развития которых (чаще одна из фаз) обязательно проходит в почве. К этой группе принадлежит большинство насекомых: саранчовые (*Acridoidea*), ряд жуков (*Staphylinidae, Carabidae, Elateridae*), комары-долгоножки (*Tipulidae*). Их личинки развиваются в почве. Во взрослом же состоянии – это типичные наземные обитатели. К геофилам принадлежат и насекомые, которые в почве находятся в фазе куколки.

Геоксены – животные, иногда посещающие почву для временного укрытия или убежища. К геоксенам из насекомых относятся тараканновые (*Blattodea*), многие полужесткокрылые (*Hemiptera*), некоторые развивающиеся вне почвы жуки. Сюда же относятся грызуны и другие млекопитающие, живущие в норах.

Вместе с тем приведенная классификация не отражает роли животных в почвообразовательных процессах, так как в каждой группе есть организмы, активно передвигающиеся и питающиеся в почве и пассивные, которые пребывают в почве в период отдельных фаз развития (личинки, куколки или яйца насекомых). Поэтому почвенных обитателей в зависимости от их размеров и степени подвижности также можно подразделить на следующие экологические группы.

Микробиотип, микробиота – это почвенные микроорганизмы, составляющие основное звено детритной пищевой цепи, представляют собой как бы промежуточное звено между растительными остатками и почвенными животными. К данным микроорганизмам относятся, прежде всего, зеленые (*Chlorophyta*) и сине-зеленые (*Cyanophyta*) водоросли, бактерии (*Bacteria*), грибы (*Fungi*) и простейшие (*Protozoa*). По существу, можно сказать, что это водные организмы, а почва для них – это система микроводоемов. Они живут в почвенных порах, заполненных гравитационной или капиллярной водой, как и микроорганизмы, часть жизни могут находиться в адсорбированном состоянии на поверхности частиц в тонких прослойках пленочной влаги. Многие из этих видов обитают и в обычных водоемах. Вместе с тем почвенные формы обычно мельче пресноводных и, кроме того, отличаются способностью значительное время находиться в инцистированном состоянии, пережидая неблагоприятные периоды. Так, пресноводные амебы имеют размеры 50–100 мкм, почвенные – 10–15 мкм. Жгутиковые не превышают 2–5 мкм.

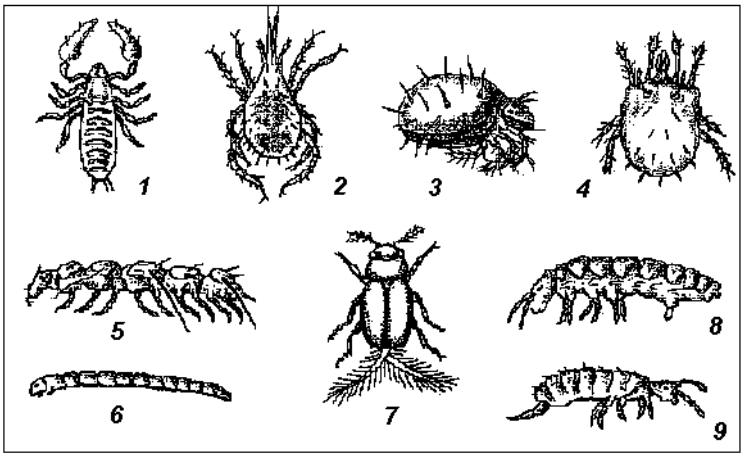

Рис. 5.5. Мезофауна почвы [W. Dunger,1974]: *1* – лжескорпион; *2* – гамазовый клещ; *3 – 4* – панцирные клещи; *5* – многоножка-пауропода; *6* – личинка комара-хирономиды; *7* – жук из семейства *Ptiliidae*; *8 – 9* – коллемболы

Почвенные инфузории также имеют мелкие размеры и могут в значительной степени менять форму тела.

Мезобиотип, мезобиота – это совокупность сравнительно мелких, легко извлекающихся из почвы, подвижных животных. К животным мезобиоты относятся почвенные нематоды (*Nematoda*), мелкие личинки насекомых, клещи (*Oribatee*), ногохвостки (*Collembola*) и др. (рис. 5.5). Эта группа весьма многочисленна – от десятков и сотен тысяч до миллионов особей на 1 м^2 почвы. Питаются в основном детритом и бактериями. Клещи и насекомые нередко являются хищниками. Отдельные виды нематод паразитируют в корнях растений, зачастую сильно их повреждая. Для данной группы животных почва представляется как система мелких пещер. У них нет специальных приспособлений к рытью. Они ползают по стенкам почвенных полостей при помощи конечностей, или червеобразно извиваясь. Насыщенный водяными парами почвенный воздух позволяет им дышать через покровы тела. Многие виды животных этой группы не имеют трахейной системы и весьма чувствительны к высыханию. Средством спасения от колебаний влажности воздуха для них является передвижение вглубь. Более крупные животные имеют некоторые приспособления, которые позволяют переносить временное снижение влажности почвенного воздуха: защитные чешуйки на теле, частичную непроницаемость покровов, сплошной толстенный панцирь.

Периоды затопления почвы водой животные переживают, как правило, в пузырьках воздуха. Воздух задерживается вокруг их тела из-за несмачиваемости покровов, снабженных у большинства из них волосками, чешуйками и т.д. Пузырек воздуха служит для мелкого животного своеобразной «физической жаброй». Дыхание осуществляется за счет кислорода, диффундирующего в воздушную прослойку из окружающей среды. Животные мезо- и микробиотипов способны переносить зимнее промерзание почвы, что является особенно важным, так как большинство из них не может уходить вниз из слоев, подвергающихся воздействию отрицательных температур.

Макробиотип, макробиота – это крупные почвенные животные, с размерами тела от 2 до 20 мм. К данной группе относятся личинки насекомых, многоножки, энхитреиды, дождевые черви и др. (рис. 5.6). Почва для них является плотной средой, оказывающей значительное механическое сопротивление при движении. Они передвигаются в почве, расширяя естественные скважины путем раздвижения почвенных частиц либо роя новые ходы. Оба способа передвижения накладывают отпечаток на внешнее строение животных. У многих видов развиты приспособления к экологически более выгодному типу передвижения в почве – рытью с закупориванием за собой хода.

Газообмен большинства видов данной группы осуществляется при помощи специализированных органов дыхания, но наряду с этим дополняется газообменом через покровы. У дождевых червей и энхитреид отмечается исключительно кожное дыхание.

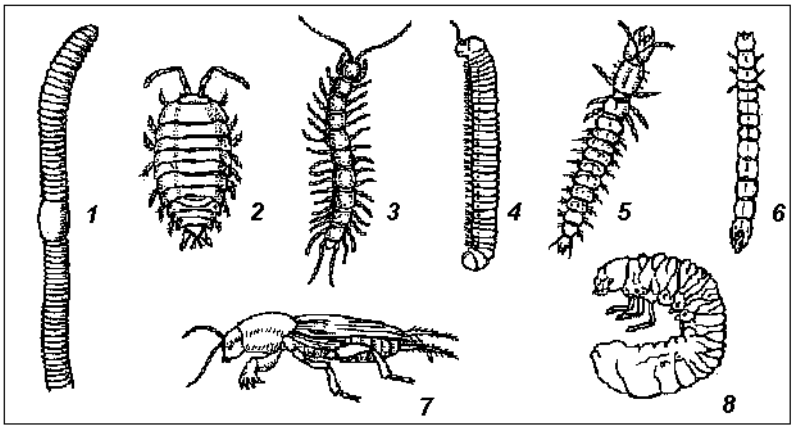

Рис. 5.6. Макрофауна почвы [W. Dunger, 1974]: *1* – дождевой червь; *2* – мокрица; *3* – губоногая; *4* – двупарноногая многоножка; *5* – личинка жужелицы; *6* – личинка щелкуна; *7* – медведка; *8* – личинка хруща

Роющие животные могут уходить из слоев, где возникает неблагоприятная обстановка. К зиме и в засуху они концентрируются в более глубоких слоях, большей частью в нескольких десятках сантиметров от поверхности.

Мегабиотип, *мегабиота* – это крупные землерои, главным образом из числа млекопитающих. Многие из них проводят в почве всю жизнь (златокроты в Африке, слепушонки, цокоры, кроты Евразии, сумчатые кроты Австралии, слепыши и т.п.). Они прокладывают в почве целые системы ходов и нор. Приспособленность к роющему подземному образу жизни находит отражение во внешнем облике и анатомических особенностях этих животных: у них недоразвиты глаза, компактное тело с короткой шеей, короткий густой мех, сильные компактные конечности с крепкими когтями.

Помимо постоянных обитателей почвы среди крупных животных нередко выделяют отдельную экологическую группу обитателей нор. К данной группе животных относятся барсуки, сурки, суслики, тушканчики и др.

Они кормятся на поверхности, однако размножаются, зимуют, отдыхают, спасаются от опасности в почве. Ряд других животных использует их норы, находя в них благоприятный микроклимат и укрытие от врагов. Обитатели нор, или норники, имеют черты строения, характерные для наземных животных, но в то же время обладают рядом приспособлений, связанных с роющим образом жизни. Так, для барсуков характерными чертами являются длинные когти и сильная мускулатура на передних конечностях, узкая голова, небольшие ушные раковины.

К особой группе *псаммофилов* относят животных, заселяющих сыпучие подвижные пески. К типичным псаммофилам относятся мраморные хрущи из рода *Polyphylla*, личинки муравьиных львов (*Myrmeleonida*) и скакунов (*Cicindelinae*), большое количество перепончатокрылых (*Hymenoptera*). Почвенные животные, обитающие в подвижных песках, имеют специфические приспособления, которые обеспечивают им передвижение в рыхлом грунте. Как правило, это «минирующие» животные, раздвигающие частицы песка. У позвоночных псаммофилов конечности нередко устроены в форме своеобразных «песчаных лыж», облегчающих передвижение по рыхлому грунту. Например, у тонкопалого суслика и гребнепалого тушканчика пальцы покрыты длинными волосами и роговыми выростами.

В состав мегафауны почвы входят также крупные малощетинковые черви – олигохеты, в особенности представители семейства *Megascolecidae*, обитающие в тропической зоне Южного полушария. Самый крупный из них – австралийский червь *Megascolides australis* может достигать в длину 3 м.

Свойства почвы и рельефа местности оказывают значительное, а иногда и определяющее влияние на условия обитания наземных организмов, в первую очередь растений. Свойства земной поверхности, оказывающие экологическое воздействие на её обитателей, относят в особую группу *эдафических факторов среды* (от греч. «эдафос» – основание,

почва). В почве сосредоточены корневые системы наземных растений. Тип корневой системы зависит от гидротермического режима, аэрации, механического состава и структуры почвы. Например, берёза и лиственница, произрастающие в районах с многолетней мерзлотой, имеют приповерхностные корневые системы, которые распространяются в основном вширь. В тех же районах, где многолетней мерзлоты нет, корневые системы этих же растений проникают в почву на значительно большую глубину. Корни многих растений степей могут доставать воду с глубины более 3 м, однако у них хорошо развита также и поверхностная корневая система, функция которой заключается в извлечении органических и минеральных веществ. В условиях переувлажнённой почвы с низким содержанием кислорода, например в бассейне крупнейшей по водности реки мира – Амазонки, формируются сообщества так называемых мангровых растений, у которых развиты специальные надземные дыхательные корни – *пневматофоры*. На рис. 5.7 представлены типы корневых систем растений произрастающих на почвах с различным механическим составом и увлажнением.

Отдельные виды растений адаптированы к преимущественному произрастанию на каменистых почвах – их выделяют в экологическую группу *петрофитов*, а обитателей сыпучих песков относят к группе *псаммофитов*. Растения сыпучих песков во всех климатических зонах имеют общие особенности морфологии и биологии. Сыпучие пески встречаются и во влажном климате, например, песчаные дюны по берегам северных морей, пески обсыхающего речного ложа по берегам крупных рек и т.д. Здесь растут типичные псаммофиты, такие как волоснец песчаный, овсяница песчаная, ива-шелюга. На увлажненных, преимущественно глинистых почвах обитают такие растения, как мать-и-мачеха, хвощ полевой, мята полевая и др. Растения, обитающие на камнях, скалах, каменистых осыпях, в жизни которых преобладающую роль играют физические свойства субстрата, относят к *литофитам*. К этой группе принадлежат, прежде всего, первые после микроорганизмов поселенцы на скальных поверхностях и разрушающихся горных породах: автотрофные водоросли, накипные лишайники, плотно прирастающие к субстрату и окрашивающие скалы в разные цвета. Со временем на поверхности

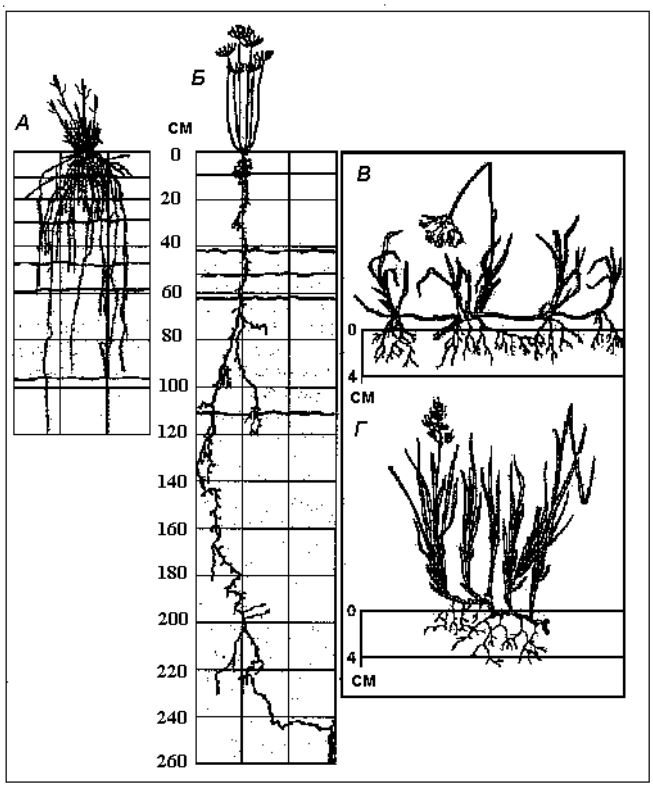

Рис. 5.7. Корневые системы растений в разных условиях водоснабжения [Шалыт, 1950; Тихомиров, 1963]: *А – Festuca sulcata*; *Б – Euphorbia gerardina* (на черноземах в заповеднике Аскания-Нова – юго-восток Украины); *В – Eriophorum scheuchzeri*; *Г – Hierochloe alpina* (из тундры Таймыра)

и особенно в трещинах камней накапливаются в виде слоя органические остатки, на которых поселяются мхи. Под моховым покровом образуется примитивный слой почвы, на котором поселяются литофиты из высших растений. Их называют растениями щелей, или *хасмофитами*. Среди них виды рода камнеломка, кустарники и древесные породы (можжевельник, сосна и др.).

В целом, почвенный покров суши по совокупности своих свойств является продуктом биосферы Земли. Без живого вещества почва невозможна, но и высшие растения без почвы не могли бы существовать. Первичной почвой к моменту выхода растений на сушу около 450 млн лет назад являлся, по-видимому, органно-минеральный материал прибрежной морской зоны, выброшенный на берег или накапливающийся в мелководных бухтах и заливах. Используя почвенные компоненты морского происхождения, первичные растения (псилофиты и риниофиты) смогли выжить, обитая в мелководных водоемах и формируя надводные воздушные ткани. Важную роль в успехе закрепления растений на суше сыграл их симбиоз с грибами. Главным движущим стимулом к освоению суши явилось наличие в воздухе значительно более высокой (в 10–15 раз), по сравнению с водной средой, концентрации кислорода как энергетического фактора. Постепенно по мере развития адаптаций к типично наземно-воздушному образу жизни и совершенствования систем размножения организмов происходило накопление органического вещества, произведенного на суше. Достаточно плодородная почва определила в дальнейшем развитие высших растений, наземных крупных травоядных животных и хищников.

Свойства конкретной почвы отражают в полной мере всю совокупность климатических, гидрологических, литологических и биологических особенностей данной местности. Загрязнение и деградация почв способны в весьма скором времени привести к полному уничтожению всех компонентов биоценоза. Поэтому почвы, в особенности наиболее плодородные, должны подлежать обязательной охране, а эксплуатация их биопродуктивного потенциала должна основываться на принципах рационального природопользования.

Глава 6. Популяции

6.1. Популяция как форма существования вида

Под популяцией понимают исторически сложившуюся естественную совокупность особей живых организмов одного вида, связанных генетически, населяющих общие места обитания и имеющие сходные адаптации к условиям среды. Слово «популяция» происходит из французского языка и означает «народ, население». Каждая популяция является составной частью биотического сообщества, состоящего из множества видов. Члены одной популяции способны оказывать друг на друга не меньшее воздействие, чем факторы неживой природы или организмы других видов. Для популяции характерны взаимовыгодные и конкурентные отношения между особями. Популяция есть форма существования вида и элементарная единица эволюции.

Рассмотрение популяций обычно проводят с двух главных позиций. Во-первых, популяция является формой жизни конкретного вида организмов в условиях среды их обитания. В этом случае осуществляется важнейшая функция популяции – обеспечение выживания организмов составляющего ее вида и воспроизведение вида в данных условиях. Данная функция обеспечивается ориентированными адаптациями (приспособительными изменениями) отдельных особей вида, имеющих морфологическую общность, а также сформированными закономерными взаимоотношениями между членами популяции. Все это поддерживает и регулирует возможности размножения (воспроизводство) особей вида. Процесс этот носит непрерывный характер, выражающийся в смене отдельных индивидов внутри популяции, поэтому при оптимальных условиях жизнедеятельности существование популяции может продолжаться весьма продолжительное время.

Во-вторых, популяция, являясь структурной единицей биогеоценоза (экосистемы), выполняет одну из главнейших его функций, а именно ее члены участвуют в биологическом круговороте веществ в природе. Устойчивая реализация функции участия в процессах продукции и разложения органических веществ определяется специфическими механизмами поддержания численности популяции, которые определяют возможность длительного существования популяции как системы при изменяющихся факторах среды обитания.

В целом, популяции обладают всеми признаками самостоятельной функционирующей биологической системы. Популяция имеет пространственное расположение входящих в нее элементов, они структурированы, что позволяет оптимально использовать ресурсы среды, а также создает условия для бесперебойного осуществления внутрипопуляционных взаимоотношений. Особи в популяциях находятся в состоянии постоянного обмена информацией, что представляет собой специфический механизм взаимодействия живых организмов. Обмен информацией может происходить за счет химических и различных физических взаимодействий между особями. Например, лесные муравьи обмениваются между собой информацией, выделяя специфические вещества – феромоны, ощущение которых означает определенный сигнал к действию. Киты ориентируются в морской толще и в стае, генерируя ультразвуковые колебания, слоны с целью коммуникации между стадами способны испускать инфразвуки.

Следует отметить чрезвычайно важную особенность функционирования популяции: взаимодействие особей со средой осуществляется через физиологические реакции, причем эти реакции исключительно индивидуальны, но направленность их такова, что, в целом, они реализуют общепопуляционные функции. Как утверждает И.А. Шилов (2000), «физиология отдельных организмов в составе популяции как бы решает двойную задачу: физиологические процессы обеспечивают, с одной стороны, жизнь и адаптацию самой особи, а с другой – устойчивое поддержание функций целостной популяции».

Популяции обладают рядом свойств, которые не присущи отдельно взятой особи или просто группе особей. К основным характеристикам популяции относятся: численность, плотность, рождаемость, смертность, относительный и абсолютный прирост.

Численность популяции не должна быть ниже определенного предела, при достижении которого популяция прекращает свое воспроизведение. Такая минимальная численность популяции называется *критической*. При определении критической численности нужно учитывать не всех особей, а только тех, которые принимают участие в размножении – это *эффективная численность* популяций. Любая популяция способна устойчиво существовать длительное время, если ее численность находится на оптимальном уровне – она должна быть выше критической, но при этом не чрезмерной. Численность популяций может измеряться сотнями, тысячами, и даже миллионами особей. У большинства крупных млекопитающих и человека критическая численность популяций составляет около 200 особей. При снижении численности популяции ниже критического уровня через несколько поколений за счет близкородственного скрещивания резко возрастает частота негативных генетических изменений и популяция вырождается.

В стабильных по численности популяциях число особей, оставляющих потомство, должно быть равно числу таких особей в предыдущих поколениях. Для управления численностью популяций необходимо знать их основные характеристики. Лишь в этом случае возможно прогнозирование изменения, состояния популяции при воздействии на неё.

Плотность популяции определяется как среднее число особей на единицу площади или объема занимаемого популяцией пространства. Плотность можно выражать также как массу (биомассу) членов популяции на единице площади или в единице объема. Сравнительно многочисленные популяции могут обладать низкой плотностью.

Существуют 3 основных типа зависимости численности популяции от ее плотности (рис. 6.1). При *первом типе*, численность популяции возрастает по мере увеличения ее плотности, т. е. большее количество особей популяции в данном пространстве обеспечивает успех размножения популяции. Такая ситуация наблюдается, например, в колониях размножающихся морских птиц, плотность которых может достигать 3 гнезда на 1 м^2.

Большая плотность помогает не только легко найти партнера для размножения, но и способствует организации групповой обороны от атак хищников. Стремление организмов формировать значительные по плотности популяции имеет выраженное адаптационное значение и приводит к возникновению *эффекта группы*. За счет достаточно плотного совместного сосуществования особей, возможно формирование даже особого локального микроклимата. Например, успешное размножение императорских пингвинов в Антарктиде зимой, а не весной, как у других видов, обеспечивается формированием очень плотных скоплений, состоящих из сотен и тысяч особей. При этом температура воздуха внутри такой популяции может быть выше +10 ºС, тогда как вокруг она может опускаться до –30 ºС.

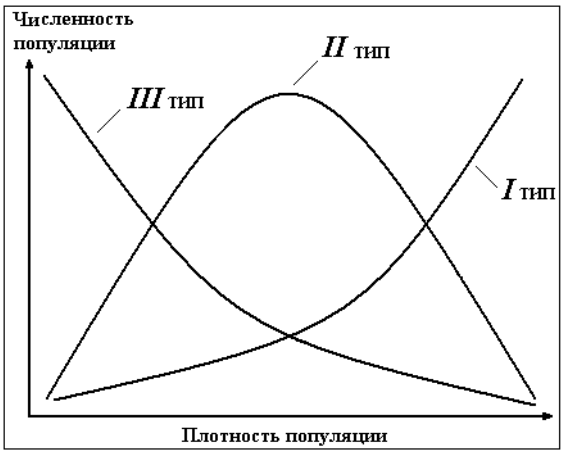

Рис. 6.1. Типы зависимостей численности популяции от ее плотности

Второй тип зависимости численности популяции от ее плотности означает наилучшие условия для воспроизводства при плотности, близкой к среднему значению. Если популяция слишком малочисленна, это затрудняет встречу особей разных полов у животных, даёт мало возможностей для защиты молоди от хищников, снижает вероятность опыления у растений и т.д. Однако при слишком высокой плотности может наступить нехватка необходимых ресурсов среды. Поэтому у большинства видов скорость роста популяции максимальна при средних значениях плотности. В данном случае умеренная плотность вполне обеспечивает возможность нахождения партнера при половом размножении и в то же время обычно не приводит к обострению внутривидовой конкуренции за пространство и пищу.

Третий тип соответствует уменьшению численности популяции при росте ее плотности. Негативное влияние возрастания плотности популяции может выражаться в резком усилении конкурентной борьбы, что особенно характерно для крупных активных животных, накоплении токсичных продуктов метаболизма и т.д. Такой характер зависимости проявляется у видов, для которых успех в размножении при низком начальном уровне численности не ограничивается необходимостью группового образа жизни, что характерно для организмов, способных размножаться партеногенезом (например, низшие планктонные ракообразные). Подобный тип зависимости скорости роста популяции от её плотности может быть характерен также и для некоторых более высокоорганизованных животных, в частности птиц и млекопитающих. Например, в популяции большой синицы при плотности менее 1 пары на 1 га на одно гнездо приходится 14 птенцов. Когда же плотность достигает 18 пар на 1 га то рождаемость значительно снижается и на одно гнездо приходится не более 8 птенцов. Африканский слон при малой плотности популяции достигает половой зрелости в возрасте около 10 лет, а при высокой – только к 18 годам. Меняется также и рождаемость – при низкой плотности у самки слонёнок появляется раз в 4 года, при высокой – один раз в 7 лет.

При очень низкой плотности популяция не оказывает заметного влияния на функционирование сообществ и экосистем; например, энергия, затраченная хищником на поиск редко встречаемой жертвы, не компенсируется энергетическими выгодами от съеденной жертвы – тогда становится бессмысленной пищевая специализация хищника. При малочисленности, но высокой плотности, популяция может оказывать значительное влияние на функционирование сообществ и экосистем, однако обычно только на локальных участках. В целом, для каждой конкретной популяции свойственна определенная оптимальная плотность.

Рождаемость – это число новых особей, появляющихся в популяции за единицу времени. Новой особью (или особью *нулевого возраста*) может считаться зигота, яйцо,

личинка или особь, вышедшая из-под родительской опеки. Различают *абсолютную* и *относительную* рождаемость. Абсолютная рождаемость – это абсолютное число новых особей: например, в популяции грачей в течение года родилось 100 птенцов. Относительная (удельная) рождаемость – отношение числа новых особей к числу имевшихся особей; относительная рождаемость может рассчитываться или на одну особь, или на 1000 особей. Например, в популяции северных оленей в начале года было 10 000 особей, а в течение года родилось 156 новых особей; тогда относительная рождаемость равна 156 : 10000 = 0,0156 на одну особь, или 0,0156 · 1000 = 15,6 на тысячу особей.

Существуют *моноциклические* (у растений *монокарпические*) виды, представители которых размножаются один раз в жизни, и *полициклические* (у растений *поликарпические*) виды, представители которых размножаются неоднократно. Численность популяции может увеличиваться не только за счет рождаемости, но и за счет иммиграции особей из других популяций. Существуют *зависимые* и *полузависимые* популяции, которые поддерживают и увеличивают свою численность именно за счет иммиграции.

Смертность – это понятие, противоположное рождаемости. Различают абсолютную смертность (количество погибших особей за единицу времени) и относительную (удельную) смертность (количество погибших особей за единицу времени в расчете на одну особь или на 1000 особей). В отличие от рождаемости смертность наблюдается постоянно. Характер смертности описывается таблицами и кривыми выживаемости, которые показывают, какая часть новорожденных особей дожила до определенного возраста. Численность популяции может уменьшаться не только за счет смертности, но и за счет эмиграции особей.

6.2. Классификация популяций

Существуют различные принципы, исходя из которых экологи классифицируют популяции. Согласно профессору Н.П. Наумову, автору одного их первых отечественных учебников по экологии животных, вид представляет собой соподчинённую систему популяций различного ранга. Наиболее крупные территориальные группировки вида – это подвиды, или *географические расы*. Ареалы подвидов у подвижных форм могут занимать весьма значительные пространства. Например, такой массовый вид в мировом океаническом рыболовстве, как треска, формирует тихоокеанскую и атлантическую расы. В их пределах, на территориях с однородными географическими условиями выделяются *географические популяции*, отличающиеся общностью приспособлений к местным климатическим условиям и ландшафту. Например, в рамках атлантической расы трески выделяются географические популяции Северного, Балтийского и других морей. Они в свою очередь слагаются из более мелких популяций, адаптировавшихся к отдельным районам. Это так называемые *местные* популяции. Соответствующим примером здесь может являться выделение в рамках географической популяции трески Балтийского моря двух основных местных популяций – западно-балтийской и восточно-балтийской, для каждой из которых характерно наличие своих морфологических и поведенческих адаптаций, обеспечивающих выживание в данных районах, значительно различающихся по своим экологическим условиям. В целом, чем ниже ранг популяции, тем в большей степени выражены адаптации к конкретным условиям среды. При этом более или менее выраженные генетические связи между популяциями различных рангов, обеспечивают единство вида и обогащение его наследственного фонда.

Профессор В.Н. Беклемишев и его последователи использовали другой подход к выделению популяций. По их мнению, популяции по способу размножения и генетической целостности делятся на *панмиктические* (с перекрёстным половым размножением, наиболее генетически целостные), *клональные* (с преобладанием бесполого вегетативного размножения) и *клонально-панмиктические* (популяции тех организмов, у которых происходит чередование или сочетание полового и бесполого типов размножения).

По способности к самовоспроизведению различают *постоянные* популяции, которые не нуждаются в притоке особей своего вида извне для поддержания своей численности на оптимальном уровне, далее *полузависимые*, когда такой приток существует, но популяция может существовать длительный срок и без него, и, наконец, *временные* популяции, в которых смертность особей превосходит собственную рождаемость и их существование зависит от мигрантов. Временные популяции, как правило, располагаются в районах с экстремальными природными условиями.

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

По А.М. Гилярову (1990), «популяция – это любая, способная к самовоспроизведению, совокупность особей одного вида, более или менее изолированная в пространстве и времени от других аналогичных совокупностей того же вида». Особи в популяции скрещиваются друг с другом и таким образом размножаются. Без этого условия вид из экосистемы исчезнет.

В целом, при наличии несколько различных подходов к определению популяции большинство специалистов признают важнейшее значение популяций в функционировании биоценозов и экосистем.

6.3. Структура популяции

Каждой популяции свойственна определённая организация. Распределение особей по занимаемой территории, соотношение групп особей по возрасту, полу, поведенческим и генетическим особенностям определяют *структуру* популяции. Она формируется в зависимости от общих биологических свойств вида, а также под влиянием абиотических факторов среды и воздействия популяций других видов. Таким образом, структура популяции имеет приспособительный характер. Особи, входящие в популяцию, не являются абсолютно идентичными генетически и в осуществлении внутрипопуляционных взаимоотношений. Эти взаимоотношения образуют определенную функциональную систему. Даже при условии общего морфофизиологического типа и высокого внешнего сходства отдельные особи неравноценны по своей активности и степени участия в жизнедеятельности популяции. Таким образом, популяция структурирована еще и функционально.

Рассмотрим основные типы пространственной и поведенческой и возрастной структуры популяций. Однако особи, входящие в вид, формирующий данную популяцию, не являются абсолютно идентичными в осуществлении внутрипопуляционных взаимоотношений. Даже при условии общего морфофизиологического типа (сходстве) отдельные особи неравноценны по своему участию в жизнедеятельности популяции. Таким образом, популяция структурирована еще и функционально.

6.3.1. Пространственная структура популяции

Занимаемое популяцией пространство предоставляет ей средства к жизни. Каждая территория может прокормить только определённое количество особей. Полнота использования ресурсов во многом зависит от размещения особей в пространстве. Например, площадь питания растений не может быть меньше некоторой предельной величины. Оптимальным для популяции является такой интервал между соседними особями,

при котором между ними конкурентная борьба за свет и питательные вещества сведена к минимуму, но и не остаётся недоиспользованного пространства. В природе редко встречается строгое равномерное распределение особей. Это происходит по двум основным причинам. Во-первых, за счёт неоднородности условий занимаемого пространства. Во-вторых, за счёт особенностей биологии видов, которые способствуют возникновению скоплений на ограниченной территории. У растений плотные скопления возникают при вегетативном размножении, а также при слабом распространении семян и их прорастании вблизи материнской особи. Например, семена кедра не имеют приспособлений для полета, поэтому обычно кедровники могут лишь постепенно разрастаться. У животных скопления возникают при групповом образе жизни семьями, стадами, колониями, при концентрации для зимовки или размножения в наиболее благоприятных по своим условиям местообитаниях.

Можно выделить 4 основных типа пространственной структуры популяции. Первый тип – *диффузный,* или *случайный,* соответствует относительно равномерному распределению организмов в пространстве. Животные и растения не образуют устойчивых скоплений в отдельных районах местообитания. Такой тип пространственной структуры возникает в условиях, когда количество ресурсов среды, среди которых пища, влага, свет, места для укрытий от хищников и т.п., в пространстве везде примерно одинаковое. Случайное распределение встречается в тех случаях, когда на популяцию воздействует одновременно множество достаточно слабых факторов среды. Необходимым условием для этого должно быть отсутствие тенденции к образованию групп (стайный инстинкт, семейные группы или нечто подобное). В случае же группового распределения сами группы обычно распределяются в пространстве случайным образом. Равномерное распределение отдельных особей или их групп (точнее, близкое к равномерному) характерно в случаях с достаточно жесткой внутривидовой конкуренцией. Примером случайного распределения может служить расположение личинок мучного хрущака в мешке с мукой; одиночные паразиты или хищники, например пауки, также распределяются обычно случайным образом. Надо сказать, что случайное распределение в природе встречается относительно редко. Так, например, распределение высоких деревьев в лесу уже нельзя назвать случайным. Обычно кроны таких деревьев смыкаются, и конкуренция в борьбе за свет способствует выравниванию распределения. Зачастую равномерному распределению растений способствует выделение разного рода ингибирующих веществ.

Мозаичный, или *равномерный*, тип – распределение организмов упорядочено, они концентрируются только в районах с достаточным количеством жизненно необходимых им ресурсов. Например, влаголюбивые растения в степной зоне или в смешанных лесах Европы будут произрастать вблизи русла реки или в её пойме, где влажность почвы повышена и позволяет им нормально развиваться. По мере отдаления от водотока или водоёма, в связи с уменьшением увлажнённости субстрата, численность таких растений будет постепенно снижаться, а обилие засухоустойчивых видов возрастать. Например, распределение молочая болотного в Центральной Европе носит выраженный территориальный характер (рис. 6.2). Все его популяции располагаются вдоль русел рек на почве с достаточно высокой влажностью. У животных тенденция к равномерному распределению связана с феноменом территориальности. Активность особей, пар или семейных групп многих животных обычно бывает ограничена определенным пространством, которое называют индивидуальным или семейным участком. Если эти участки активно охраняются, так что они практически не пересекаются друг с другом, то они называются территориями. Территориальность распределения наиболее ярко выражена у позвоночных и у некоторых членистоногих со сложным поведением. Наиболее часто территориальность проявляется на тех стадиях жизненного цикла, которые непосредственно связаны с размножением, т. е. при строительстве гнезд, откладке яиц, заботе о потомстве и его защите и т.п. На других стадиях жизненного цикла стремление к изоляции может ослабевать или даже, наоборот, сменяться стремлением к консолидации в стада, стаи, косяки, рои и т.п.

Наиболее изучено явление территориальности у птиц. При этом поведение птиц можно разделить на несколько типов, когда охраняется:

1) весь участок, где происходит кормление, спаривание и выведение птенцов;
2) весь участок, где происходит спаривание и гнездование, но не кормление;
3) только участок, на котором происходит спаривание;
4) только гнездо;
5) участки, не связанные с размножением.

Понятие «охрана» не обязательно связано с какими-то стычками. Наоборот, в большинстве случаев территориального поведения количество стычек сведено к минимуму. Это обеспечивается разного рода метками, характер которых может быть самым различным, например, высшие хищники (кошки, собаки, медведи и пр.) метят свои территории пахучими веществами, а вот птицы метят территории своим пением. У большинства перелетных птиц первыми занимают места самцы, которые пением заявляют свое право на территорию. Конечно же, качество пения оказывает воздействие на самок, но все же, как это может быть ни печально, самцы поют, главным образом, не столько для самок, сколько для конкурентов. Что касается птиц, оставшихся без территории, то они рискуют быть исключенными из процесса размножения. У низших организмов таких особей обычно ожидает более мрачная перспектива. Так, например, некоторые пустынные пауки, оставшиеся без территории, теряют в весе и, в конце концов, погибают. Вероятно, территориальность каким-то образом удовлетворяет принципу оптимальности. Как полагают, территориальное поведение является одним из механизмов регулировки численности популяции, защищая ее от перенаселенности. Обычно территории оказываются вполне достаточными для того, чтобы прокормиться данной особи или семейной группе даже при достаточно неблагоприятных условиях. Кроме того, территориальность позволяет, по-видимому, избегать давления хищников, распространения болезней, облегчается встреча особей при размножении и т.п. Все это способствует снижению затрат на

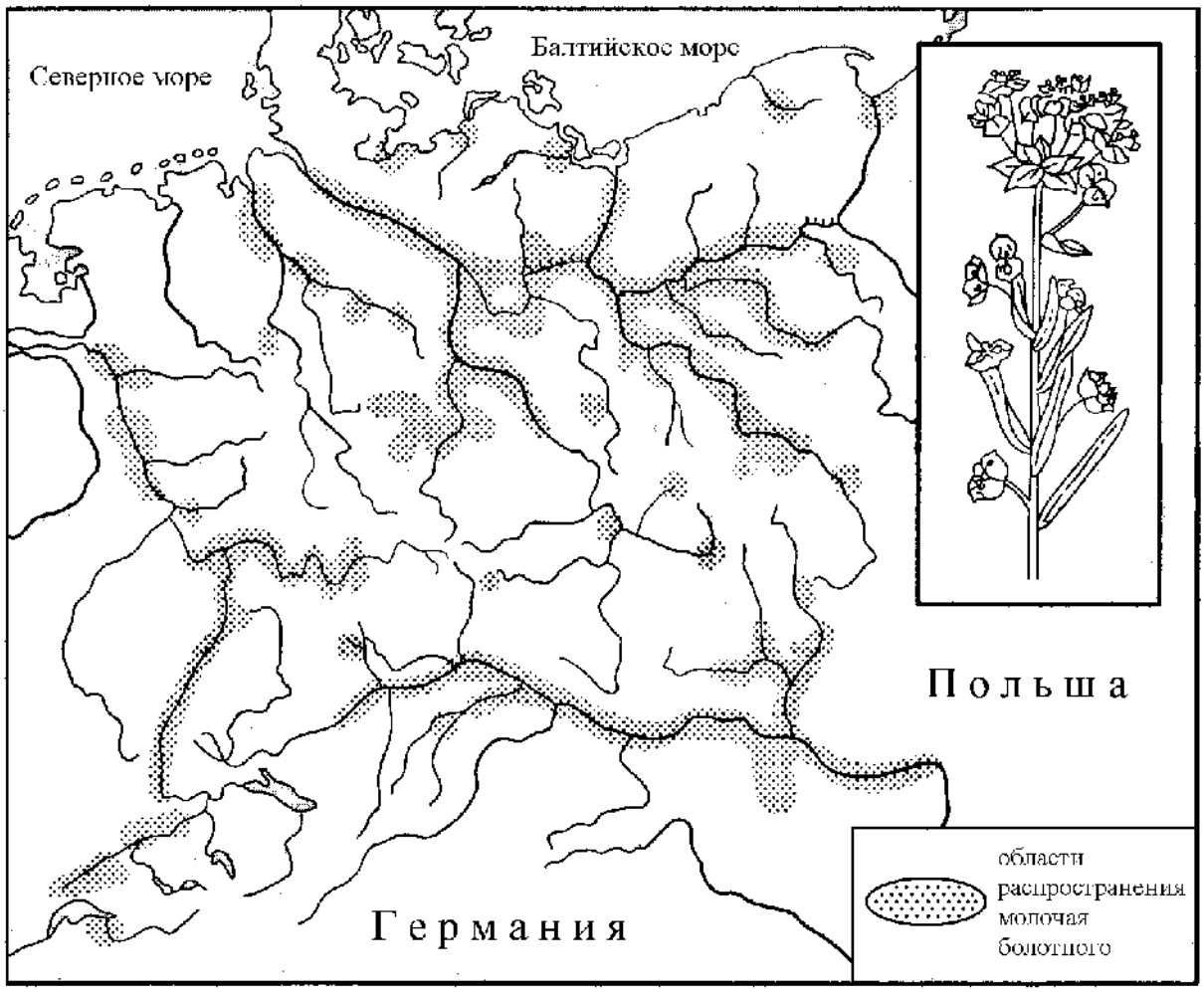

Рис. 6.2. Распределение ленточных популяций молочая болотного в Центральной Европе

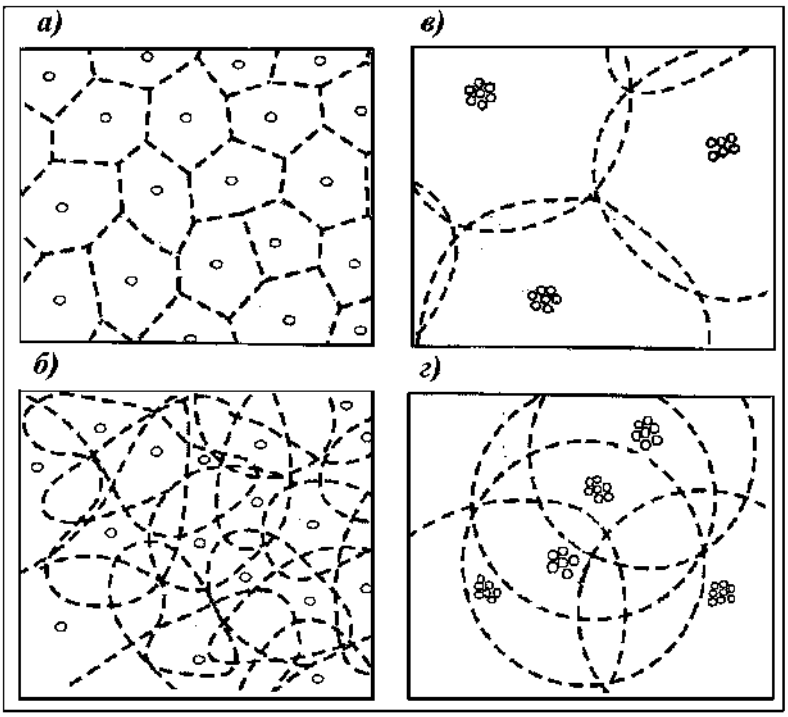

Рис. 6.3. Основные типы участков у оседлых животных [по Наумову, 1972]:
а) одиночные разобщенные, охраняемые; *б*) одиночные, перекрывающиеся;
в) групповые разобщенные; *г*) групповые, перекрывающиеся

жизнеобеспечение, т. е. налицо экономия энергии. В более простых случаях территории не охраняются, а поэтому они не имеют четких границ и пересекаются друг с другом, как это наблюдается, например, у черепах. Тем не менее, внутривидовая конкуренция способствует равномерному распределению этих участков. Возможно, такое поведение является чем-то вроде более эволюционно ранней версии территориальности. На рис. 6.3. представлены основные типы участков оседлых животных, как отражение специфики их территориального поведения.

Человеку также свойственно территориальное поведение. Причем это заложено, вероятно, на уровне глубинных инстинктов. На основе территориальности у нас формировались такие явления, как частная и личная собственность, государственность, патриотизм, воинственность. Однако помимо стремления к индивидуальному обособлению практически всем видам свойственна и противоположная тенденция к сближению, концентрации, консолидации с образованием определенных социальных структур. Лимитирующим фактором может быть не только слишком большая численность и плотность популяции – «перенаселенность», но и ее «недоселенность». Слишком малая плотность популяции может препятствовать встречам организмов во время размножения. Таким образом, популяция никогда не рассеивается, как молекулы газа, а тяготеет к образованию целостности. Этому в немалой степени способствует межвидовая конкуренция, однако гораздо более сильное влияние имеют внутрипопуляционные механизмы, связанные с особенностями поведения организмов и наличием устойчивых связей между особями.

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

Циклический тип характеризуется закономерным изменением территории обитания популяции в течение года и свойственен для подвижных животных. Например, на о. Врангеля в Чукотском море мелкие млекопитающие – лемминги – зимуют на сухих прибрежных возвышенностях. Летом зверьки переселяются на злаково-лишайниковые участки тундр, где располагаются их летние норы. Такой изменчивый характер использования территории в условиях тундры имеет важное приспособительное значение. Дело

в том, что здесь восстановление нарушенного растительного покрова происходит очень медленно, по причине холодного климата и замедленного круговорота веществ. В связи с этим длительное существование в одном районе за счёт растительных кормов экологически нецелесообразно и привело бы к быстрому их истощению и невозможности развития последующих поколений леммингов.

6.3.2. Поведенческая структура популяции

Поведенческая структура популяции, т. е. характер взаимоотношения особей между собой, зависит от того, одиночный или групповой образ жизни они ведут. При одиночном образе жизни каждая особь в течение длительного времени может быть относительно независима от других. Конечно, полностью обособленное друг от друга существование членов одной популяции невозможно, однако для многих видов характерны только очень слабые контакты даже между совместно живущими особями. Например, это некоторые водные обитатели (прикреплённые ракообразные – балянусы, губки, актинии и др.) с наружным способом оплодотворения, при котором необходимость в непосредственной встрече партнёров отсутствует. У видов с внутренним оплодотворением встречи самцов и самок также могут быть весьма кратковременными. Для таких видов свойствен индивидуальный обособленный тип поведенческой структуры. Дальнейшее усложнение поведенческой структуры происходит за счёт усиления взаимовыгодных связей между самцами и самками и возникновения тесных контактов между родительскими и дочерними поколениями. В результате в популяции формируется семейный тип поведенческой структуры.

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

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

Стая – это временное объединение животных, которые проявляют биологически полезную организованность действий. Стаи облегчают выполнение каких-либо функций: защиты от врагов, миграции, охоты. Способность к созданию стай широко распространена среди птиц и рыб (рис. 6.4), а у млекопитающих характерна только для представителей семейства собачьи (волки, гиены, собаки и др.). В стаях сильно выражены реакции подражания друг другу или общему лидеру. По способам координации действий стаи делятся на две группы: эквипотенциальные, без доминирования отдельных членов (стаи рыб и перелётной саранчи) и стаи с лидерами, в которых большинство животных координируют своё поведение с поведением одной или нескольких, более выносливых и опытных особей (стаи крупных млекопитающих и птиц).

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

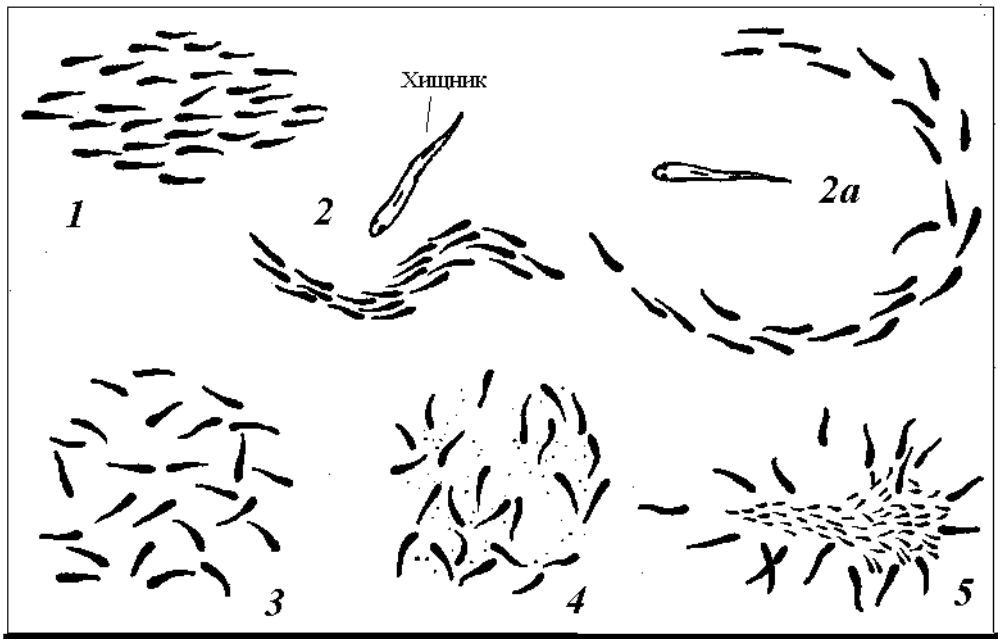

Рис. 6.4. Основные типы структуры стаи пелагических рыб [по Радакову, 1972]:
1 – ходовая; *2*, *2а* – оборонительная; *3* – кругового обзора; *4* – при питании планктоном; *5* – при питании другими рыбами

что эффективное поведение и опыт одной особи может использоваться всей группой, что обычно приводит к снижению энергетических затрат и смертности в популяциях стадных животных.

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

Колонии – это групповые поселения осёдлых животных. Они могут существовать очень продолжительное время, что свойственно, например, колониям коралловых рифов, или возникать только в период размножения, что характерно для птиц, таких как полярная крачка, морская чайка, гагары, грачи, альбатросы и др. (рис. 6.5). Взаимосвязи между членами колонии могут быть самыми разнообразными – от простых скоплений относительно независимых особей до объединений, где отдельные члены выполняют, как органы в целом организме, строго определённые функции. Наиболее сложные колонии свойственны общественным насекомым – термитам, муравьям и пчёлам. Они возникают на основе сильного разрастания семьи. В таких колониях насекомые выполняют совместно большинство функций: размножения, защиты, обеспечения пищей себя и потомства, строительства укрытий. Существует обязательное разделение труда и специализация отдельных особей по выполняемым функциям. Между членами колонии происходит постоянный обмен информацией, в том числе с помощью физических и химических сигналов. Установлено, что жизнь в группе, через нервную и гормональную системы, отражается на протекании многих физиологических процессов в организме животных. Оптимизация физиологических процессов, ведущая к повышению уровня жизнеспособности при совместном существовании является еще одним проявлением эффекта группы.

Таким образом, пути объединения особей в популяции агрегации могут быть весьма различными. В самых простых случаях, например у растений и некоторых низших животных, объединение (агрегация) вызывается малой подвижностью особей или семян при расселении. Значительно более сложным механизмом является стайный инстинкт у животных. Агрегация часто оказывается энергетически более выгодной, чем изоляция. Важнейшим результатом агрегации является высокая выживаемость в группе. Например,

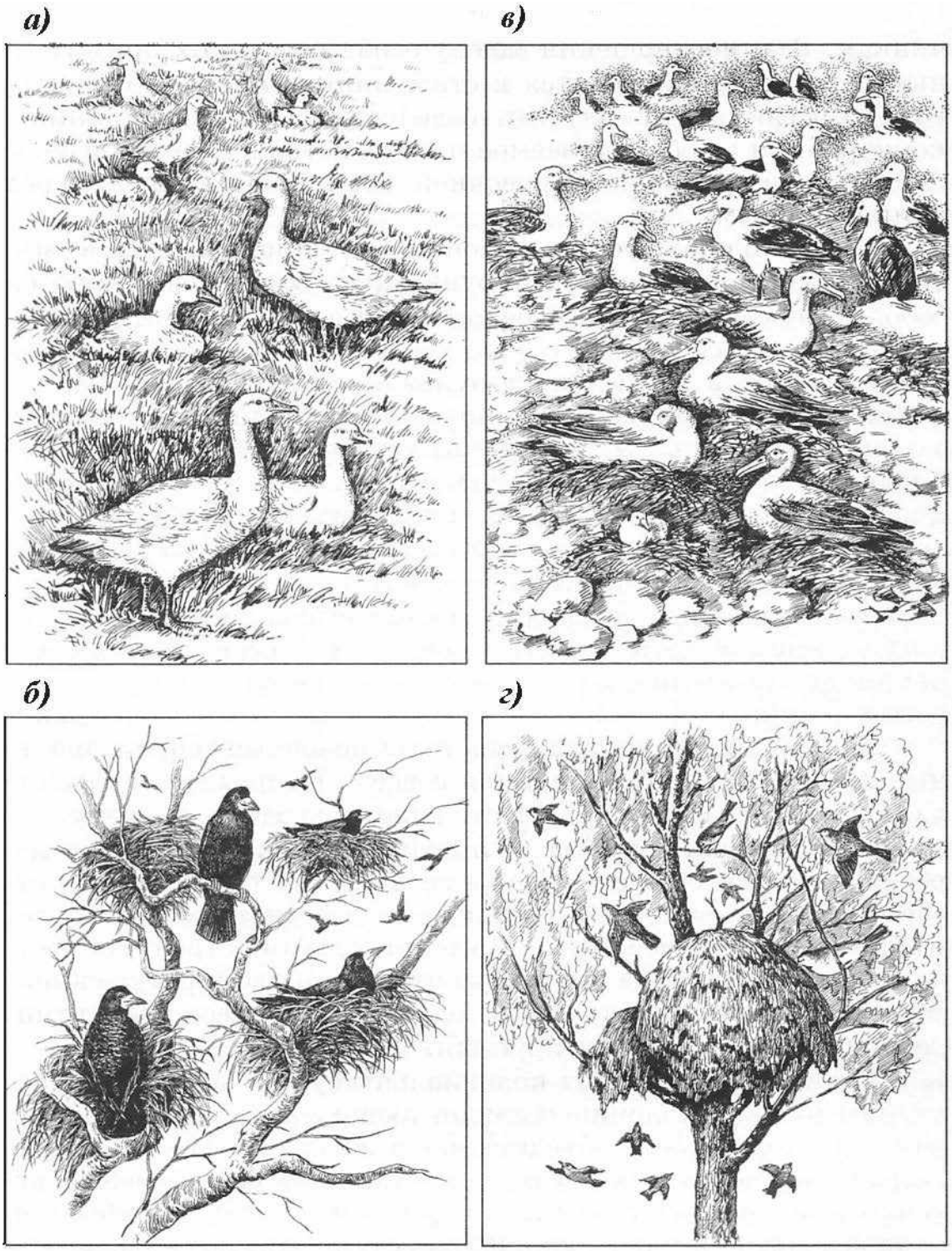

Рис. 6.5. Различные варианты колониальных гнездований у птиц [по Чернова, Былова, 2004]:
а) колонии белых гусей в тундре; *б*) колония грачей; *в*) гнездовье альбатросов на Сандвичевых островах; *г*) общее гнездовое сооружение африканского общественного воробья

группа растений способна лучше противостоять ветру или эффективнее уменьшать потери воды, чем отдельные особи. Рыбы в группе более эффективно противостоят воздействию хищников, чем отдельные особи. Пчелы в улье способны поддерживать необходимый температурный режим, даже если за пределами улья стоит зима. Все это дополнительные примеры эффекта группы, или эффекта стаи (стада, толпы и т.п.). Конкретные механизмы реализации этого эффекта могут быть самые разнообразные. У некоторых позвоночных, а также у общественных видов насекомых, агрегация выражается в форме социальной организации, для которой характерно наличие социальной иерархии и

специализации. Эти явления могут иметь иногда достаточно простые формы, например, в виде определенной очередности поедания пищи, кто-то в это время несет функции охраны, предупреждая стаю о приближении опасности, потом происходит смена, и т.д. В таких группах могут присутствовать и признанные лидеры, но очень часто роль лидера достаточно быстро переходит от одной особи к другой. Весьма интересен в этом феномен синхронных движений особей в стае, до сих пор вызывающий множество споров, связанных с поиском конкретных сигналов, с помощью которых особи способны моментально обмениваться между собой оперативной информацией. Давно замечено, что птицы в стае или рыбы в косяке могут синхронно все вместе менять направление движения. Одна из попыток объяснить этот феномен состоит в стратегии визуального слежения особей друг за другом, при этом признанным лидером становится тот, который в данный момент ведет себя наиболее уверенно. По-видимому, возможны также и другие механизмы синхронной координации действий в стае, например за счет создания обобщенного электромагнитного поля стаи и его колебаний.

Противоречивые тенденции к изоляции и консолидации приводят в конечном итоге к определенному динамическому равновесию внутри популяции. Эволюция форм этого равновесия в конечном итоге приводит к идее так называемых «оптимальных, или безопасных поселений». Оптимальные поселения характеризуются большим скоплением особей на каком-то достаточно благоприятном для жизни участке. Это может быть остров посреди океана, целиком или частично занятый колонией птиц (птичьи базары), это может быть небольшая роща, заселенная популяцией птиц, муравейники, термитники, пчелиные ульи, города. Агрегация на центральном участке обеспечивает колонию своими преимуществами: повышенная защищенность, благоприятные условия для спаривания, экономия затрат энергии на поддержание жизнедеятельности вследствие специализации. В то же время весь приток необходимых для жизни средств идет со стороны. Добыча пищи происходит вовсе не на центральном участке, а на обширном пространстве, окружающем этот участок. В случае высокой специализации пищу добывают специально предназначенные для этого особи, которые освобождены от других дел, таких как забота о потомстве или защита поселения от врагов. Эти функции выполняют другие специализированные особи, которые получают за это все, что им требуется для собственного жизнеобеспечения (колонии муравьев и термитов). В подобных поселениях, как правило, развиваются достаточно мощные средства взаимной коммуникации. Например, известно о так называемом «пчелином танце» – сложной совокупности движений, язык которого обладает высокой степенью символизма, что является основным достоянием человеческого языка. Язык этот очень гибок и логичен, хотя достаточно прост, что, собственно, и позволило уже расшифровать его основные конструкции. Он позволяет пчелам безошибочно находить то, о чем была получена символьная информация. Довольно сложен, по-видимому, и язык птичьих популяций. Косвенным свидетельством этому может являться полное непонимание этого языка теми птицами, которые внедряются в данную популяцию, в то время как детство их прошло в совсем другой популяции в достаточно отдаленных местах, хотя они и являются представителями того же вида.

Отрицательным моментом подобных поселений является загрязнение центрального участка своими отходами, вытаптывание растительности, уплотнение почвы и т.п., что особенно ярко наблюдается в птичьих базарах. Слишком большая плотность популяции приводит к разного рода стрессовым явлениям. Слишком большая численность популяции требует расширения региона, за счет которого существует данное поселение. В поисках пищи приходится летать, бегать, скакать, ходить, ползать на слишком далекие расстояния. Именно это, вероятно, является одной из основных причин возможного «деления» таких популяций, например, роения пчел, массового перемещения муравьев, саранчи. Многое из вышесказанного можно отнести и к нашим городам, разрастание которых грозит нам такими проблемами, которые способны превысить любую энергетическую эффективность. Более того, в условиях ограниченности жизненного пространства наблюдается даже процесс слияния городов. Все это катастрофически уменьшает свободное пространство, за счет которого только и могут существовать города.

6.3.3. Возрастная структура популяции

Возрастная структура популяции зависит от способа размножения, от особенностей жизненного цикла и типа онтогенеза. Иногда принадлежность к возрастной группе определяется астрономическим возрастом особи (сеголетки, двухлетки и т.д.). Чаще выделяют следующие возрастные группы особей:

1) новорожденные, или особи нулевого возраста (отложенные яйца, вылупившиеся личинки, споры или семена растений, проростки растений);

2) на раннем прегенеративном (ювенильном) этапе онтогенеза они значительно отличаются от взрослых особей;

3) на позднем прегенеративном (имматурном) этапе онтогенеза они сходны с взрослыми особями, но еще не могут размножаться;

4) на генеративном этапе онтогенеза, которые активно размножаются;

5) на постгенеративном (сенильном) этапе онтогенеза, которые уже не могут размножаться.

В конкретных случаях эта классификация уточняется. Иногда выделяют неполночленные популяции, в которых отсутствует та, или иная возрастная группа. Например, многие беспозвоночные и однолетние растения зимуют на стадии яйца или семян.

У видов с однократным размножением и коротким жизненным циклом, в течение года может сменяться несколько поколений. Одновременное существование различных генераций может быть обусловлено растянутостью периода откладки яиц в силу не одновременности полового созревания отдельных особей. Например, у паразита сахарной свеклы – свекловичной моли – зимуют гусеницы разных возрастов и куколки. За лето развивается несколько поколений (от 3 до 5). В результате в популяции можно встретить представителей не менее 3 смежных поколений, но одно из них, наиболее позднее по срокам возникновения, всегда численно преобладает. Продолжительность жизни особей во взрослом состоянии может быть небольшой. Тогда ежегодно сменяется значительная часть популяции, её численность весьма не устойчива и может значительно колебаться по годам. Например, личинки некоторых насекомых, такие как подёнки и веснянки, достигают половозрелости только к 3 годам, обитая до этого момента в водной среде. Период же активной жизни в наземно-воздушной среде занимает не больше недели, в течение которой взрослые насекомые успевают отложить свои капсулы с яйцами в воду и затем погибают. Таким образом, в состав данных популяций в большинстве случаев входят представители только одного поколения. Если же взрослые особи живут долго и размножаются несколько раз на протяжении своей жизни, то возрастная структура популяции значительно усложняется. В таком случае численность популяции обычно более устойчива во времени и имеет место длительный период сосуществования различных поколений. Например, индийские слоны достигают половой зрелости в среднем только к 10 годам и живут до 70 лет. Обычно у самки рождается один, редко два детёныша раз в четыре года. В популяции одновременно могут присутствовать представители 4–5 поколений, но в силу малой скорости воспроизводства преобладают животные из старших возрастных групп.

Продолжительность жизни особей популяции оценивают, используя так называемые *кривые выживания*. Их существует 3 основных типа (рис. 6.6). Первый тип соответствует ситуации, когда большее число особей имеет одинаковую продолжительность жизни и умирает в течение относительно короткого периода времени. Это свойственно для человека и других животных с длительным жизненным циклом. Второй тип характерен для тех видов, у которых величина

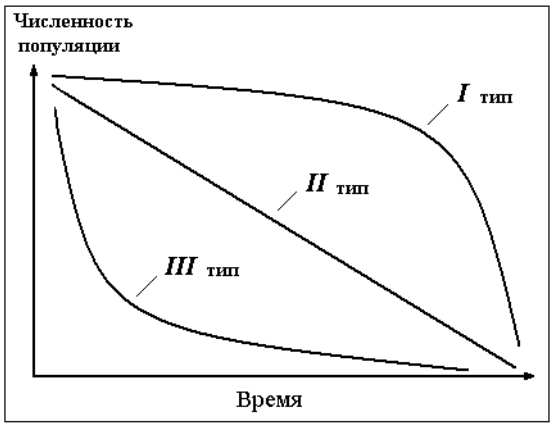

Рис. 6.6. Типы кривых выживания

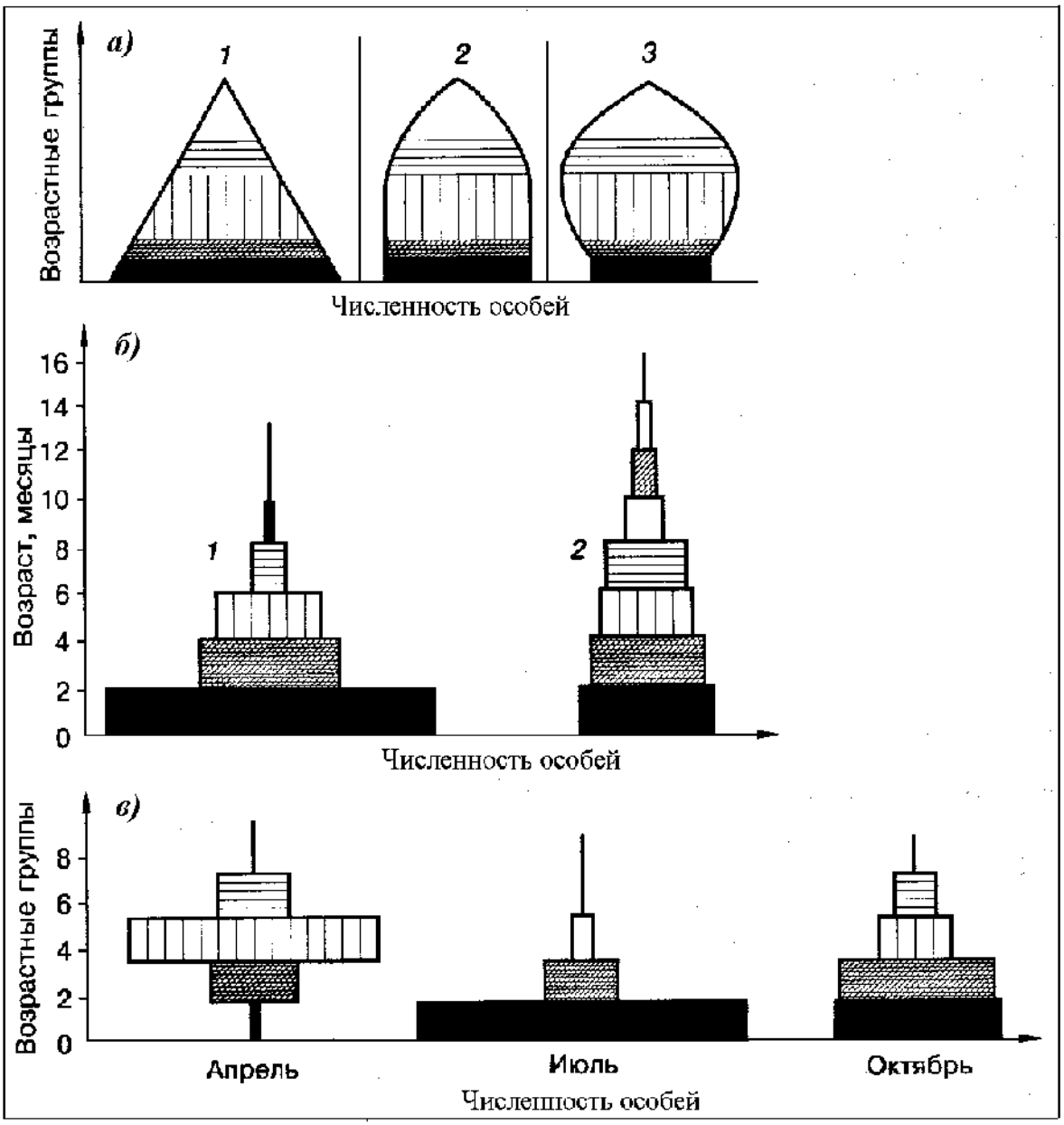

Рис. 6.7. Возрастная структура популяций у животных [Одум, 1975; Осадчих, Яблонская, 1968]: *а*) общая схема пирамид выживания; *б*) лабораторные популяции полевки *Microtus agrestis*; *в)* сезонные изменения соотношения возрастных групп моллюска *Adaena vitrea* в Северном Каспии

смертности остаётся постоянной на протяжении всей жизни (пресноводная гидра). Третий тип отражает высокую смертность особей на ранних стадиях развития (рыбы, беспозвоночные). Смертность рыб на стадии икринок и мальков значительно выше, чем среди взрослых особей. Чем выше развит инстинкт заботы о потомстве, как у высших животных, тем больше особей выживает в раннем возрасте. В противном случае рост смертности компенсируется высокой плодовитостью особей.

Знание типа кривой выживаемости даёт возможность построить пирамиду возрастов (рис. 6.7). Пирамида с широким основанием соответствует высокой численности молодых особей в популяции. Она характерна для видов с высокой рождаемостью. Пирамида без широкого основания с выровненной средней частью соответствует равномерному распределению особей по возрастам. Это говорит о балансе между рождаемостью и смертностью в популяции. Наконец, пирамида возрастов с узким основанием (обращённая) свидетельствует о преобладании в популяции пожилых особей над молодыми. Она характерна для популяций, сокращающих свою численность. На основе кривых выживания можно уже сделать вывод о возрастной структуре популяции, которая определяет

соотношение в ней разных возрастных групп. Знание возрастной структуры определяет возможность прогнозирования динамики численности популяции. Так, например, в популяциях, в которых ожидается быстрый рост численности, преобладают молодые особи. Такие популяции называют внедряющимися, или пионерными.

Если в возрастной структуре достаточно велика доля старых особей, то в ближайшем будущем следует ожидать снижения численности популяции, вплоть до ее вымирания. Такие популяции называются регрессивными. Наибольшей жизнеспособностью и стабильностью отличаются популяции, в которых возрастная структура более выровнена. Эти популяции называются нормальными.

В определенной мере возможно приложение данных закономерностей и к человеческому обществу. Сравнение возрастной структуры, например в Швеции и Коста-Рике, красноречиво говорят об весьма различной ожидаемой динамике численности в этих странах, что подтверждается фактическими данными: в Латинской Америке численность населения растет угрожающими темпами. Известно, что численность населения Латинской Америки по сравнению с 1900 г. возросла в 8,5 раз. В большинстве стран Африки также наблюдается быстрый рост населения. Например, население Кении удваивается каждые 17 лет. В Европе ситуация более стабильная, однако наблюдается уменьшение численности коренного населения, некоторый прирост численности наблюдается лишь за счет эмигрантов.

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

6.3.4. Половая структура популяции

О половой структуре популяции можно говорить, разумеется, только, если речь идет о раздельнополом (бисексуальном) виде. Раздельнополость обеспечивает генетическую разнородность особей в популяции. Как известно, в процессе кроссинговера происходит обмен генами между хромосомами обоих полов, и вновь рождающаяся особь обладает некоторыми новыми свойствами. Такой способ размножения имеет преимущества перед бесполым размножением в случае, если условия среды подвержены повышенной изменчивости и обострены внутривидовые и межвидовые конкурентные отношения.

Принято выделять первичное, вторичное и третичное соотношения полов в популяции. Первичное соотношение полов определяется генетическими механизмами – равномерностью расхождения половых хромосом. Например, у человека XY-хромосомы формируют развитие мужского пола, а XX – женского. В этом случае первичное соотношение полов 1:1, т. е. равновероятно. Вторичное соотношение полов – это соотношение полов на момент рождения (среди новорожденных). Оно может существенно отличаться от первичного по целому ряду причин: избирательность яйцеклеток к сперматозоидам, несущим X- или Y-хромосому, неодинаковой способностью таких сперматозоидов к оплодотворению, различными внешними факторами. Например, зоологами описано влияние температуры на вторичное соотношение полов у рептилий. Аналогичная закономерность характерна и для некоторых насекомых. Так, у муравьев оплодотворение обеспечивается при температуре выше 20 °C, а при более низких температурах откладываются неоплодотворенные яйца. Из последних вылупляются самцы, а из оплодотворенных – в основном самки. Третичное соотношение полов – это соотношение полов среди взрослых

животных. Например, в популяциях человека вторичное соотношение полов составляет 100 девочек / 106 мальчиков; к 16–18 годам это соотношение выравнивается и становится равным 1:1, к 50 годам –100 женщин / 85 мужчин, а к 80 годам соотношение по полу становится 2:1 (100 женщин / 50 мужчин).

Изменение половой структуры популяции отражается на ее роли в экосистеме, так как самцы и самки многих видов отличаются друг от друга по характеру питания, ритму жизни, поведению и др. Так, самки некоторых видов комаров, клещей и мошек являются кровососущими, в то время как самцы питаются соком растений или нектаром. Преобладание доли самок над самцами обеспечивает более интенсивный рост популяции.

6.4. Динамика популяций

Рассмотрим основные положения теории динамики численности популяции. Изменения численности любой природной популяции складываются из четырёх явлений: рождаемости, смертности, вселения и выселения особей (иммиграции и эмиграции). Для изолированной популяции: *прирост = рождаемость – смертность*. Для открытой природной популяции: *прирост = (рождаемость + иммиграция) – (смертность + эмиграция)*. Любая популяция теоретически способна к неограниченному увеличению своей численности, если он не сдерживается различными факторами среды. Стремительное неограниченное возрастание численности особей в популяции описывается следующем уравнением *экспоненциального* роста (6.1):

$$N_t = N_0 e^{rt}, \qquad (6.1)$$

где N_t – численность популяции в момент времени t; N_0 – численность популяции в начальный момент времени; e – основание натурального логарифма; r – коэффициент прироста, соответствующей разности между рождаемостью и смертностью.

Однако в природных условиях такой тип увеличения числа особей в популяции встречается очень редко. Практически всегда наблюдается воздействие различных межвидовых и внутривидовых механизмов, снижающих темп роста популяции, а затем приводящих общую её численность к тем параметрам, которые соответствуют количеству ресурсов на данной территории и их доступности. В таком случае, динамика численности популяции будет описываться уравнением *логистического* роста (6.2):

$$N_t = K/1 + e^{a - rt} \qquad (6.2)$$

где N_t – численность популяции в момент времени t; K – несущая способность территории, т. е. количество пищевых и других ресурсов, обеспечивающих нормальную жизнедеятельность конкретного количества особей данного вида; $a = r / K$, где r – коэффициент прироста, рассчитываемый по разности между рождаемостью (b) и смертностью (d).

Максимально возможное значение коэффициента роста популяции r_{max}, достигаемое при наиболее благоприятных условиях среды, называется *биотическим потенциалом* популяции. Обычно биотический потенциал тем выше, чем ниже уровень организации организмов. Так дрожжевые клетки, размножаясь делением, при условии реализации биотического потенциала способны освоить весь земной шар за несколько часов. Крупным организмам с более низким потенциалом для этого потребовалось бы несколько десятилетий или даже столетий.

На рис. 6.8. представлены экспоненциальная и логистическая кривые роста численности модельных популяций. Разница в интенсивности роста численности особей одного и того же вида в лаборатории, где создаются для него оптимальные условия развития, и в природе, называется «сопротивлением среды». Из уравнения (6.1) видно, что это экспонента, поэтому такую кривую называют экспоненциальной, или J-образной. Особенность J-образной динамики в том, что рано или поздно относительно свободный рост численности популяции прекращается. Связано это, как правило, с исчерпанием какого-либо ресурса, на базе которого развивается данная популяция, например пространство или пища. Причиной также могут служить внезапные заморозки или какой-то другой

фактор среды, прекращающий сезон относительного благополучия. После этого численность популяции может катастрофически понизиться. Иногда вслед за подобным падением идет повторный рост численности, свойственный, например, однолетним растениям, некоторым насекомым, популяциям леммингов в тундре и т.п.

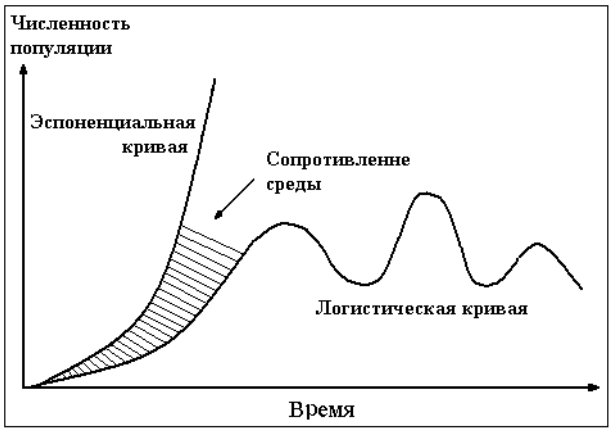

Рис. 6.8. Экспоненциальная и логистическая кривые роста модельных популяций

Кривая роста популяции, описываемая уравнением (6.2), называется логистической или *S*-образной кривой. В принципе *J*-образную кривую можно рассматривать, как неполную реальную *S*-образную кривую, просто лимитирующие факторы среды в этом случае ограничивают рождаемость еще до того, как существенную роль в регулировке численности начнут играть внутренние факторы, обеспечивающие устойчивость системы. *J*-образная кривая роста характерна для некоторых популяций именно в системах с малой устойчивостью, с низким видовым разнообразием, например, для леммингов в тундре, или для саранчи и других сельскохозяйственных вредителей. Однако такая же независимая от плотности динамика характерна и для многих пионерных видов, заселяющих еще необжитые пространства или успешно вытесняющих более слабых конкурентов. Следует отметить, что человек сейчас находится в условиях, когда его коэффициент роста близок к биотическому потенциалу. В 1968 г. время удвоения численности людей составляло 35 лет, однако в некоторых странах этот период был еще меньше, и с течением времени он неуклонно уменьшается, т. е. мы все ближе к некоторому минимальному значению периода удвоения численности, ниже которого мы не сможем переступить по чисто физиологическим причинам, это и будет, вероятно, соответствовать полной реализации нашего биотического потенциала. Понятно, что природа не выдержит такого натиска. Подобные тенденции вызывают немалые опасения в плане судьбы человеческой цивилизации.

Несмотря на все прогнозы демографов, динамика численности людей никак не желает стабилизироваться, оставаясь очень близкой к *J*-образной кривой. Мы уже близки к разрушению собственной среды обитания, а значит, вполне возможно, что в достаточно скором будущем (возможно, при жизни нынешних поколений) нас может ожидать катастрофическое снижение численности населения Земли.

6.4.1. Типы динамики численности природных популяций

Выделяются 3 основных типа популяционной динамики в естественных природных условиях – стабильный, флуктуирующий и взрывной (рис. 6.9).

1. *Стабильный тип* – характеризуется незначительной амплитудой колебаний (обычно от 30–50 до 150 %). Данный тип свойственен тем видам, которые обладают высокой степенью устойчивости к внешним воздействиям, низкой плодовитостью, выраженными инстинктами заботы о потомстве, большой продолжительностью жизни. Такова, например, динамика численности крупных млекопитающих и птиц.

2. *Флуктуирующий тип* – характеризуется наличием более выраженных колебаний численности популяции в значительном диапазоне ее плотностей. Амплитуда колебаний обычно составляет от 150–200 до 700–800 %. При этом наблюдается три фазы колебательного цикла: *нарастания, максимума* и *снижения численности.* Возврат к прежнему состоянию в природных условиях происходит относительно быстро. Но если антропогенная деятельность оказывает на конкретную популяцию не меньшее по силе воздействие чем природные колебания важнейших факторов среды, то ее восстановление

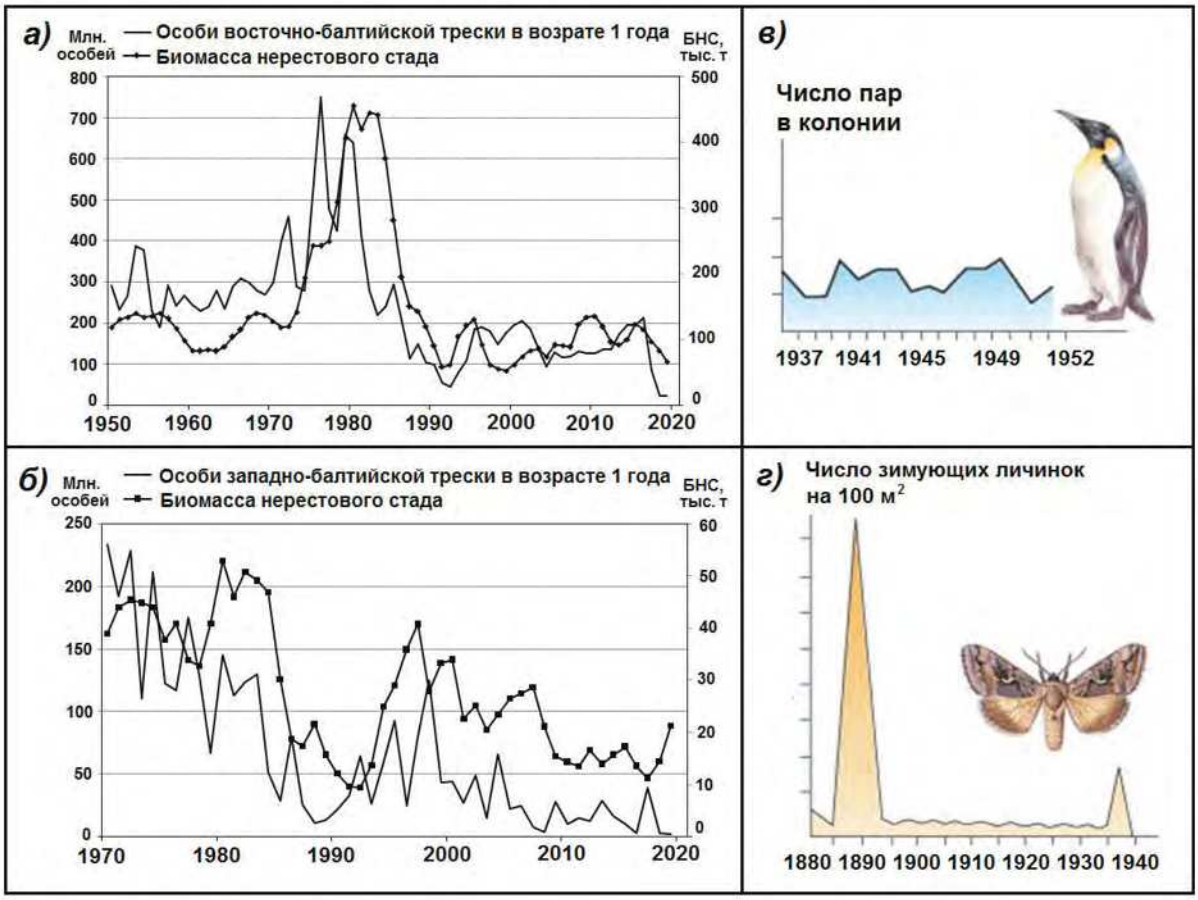

Рис. 6.9. Основные типы динамики численности популяций: *а)* флуктуирующий, динамика численности молоди восточно-балтийской трески и величин биомассы нерестового стада; *б)* флуктуирующий, динамика численности молоди западно-балтийской трески и величин биомассы нерестового стада; *в*) стабильный (пингвин великолепный); *г*) взрывной (сосновый шелкопряд)

может занять значительное время, а фаза снижения численности быть весьма длительной. На рис. 6.9.*б* представлен график многолетней динамики численности молодых особей (в возрасте от 1 до 2 лет) популяции восточно-балтийской трески и биомассы ее нерестового стада (тыс. т). Мы видим, что вслед за периодом интенсивного нарастания численности данной популяции в период с 1976 по 1985 г., в конце 1980-х годов и, в особенности, в начале 1990-х годов наблюдалось весьма значительное снижение ее численности. Причем и в начале XXI в. биологические показатели обилия популяции восточно-балтийской трески продолжали оставаться на весьма низком уровне. Причина этого состоит в том, что в высокоурожайный период, который был обусловлен благоприятными для успешного воспроизводства значениями экологических факторов на нерестилищах (солености воды, температуры и концентрации растворенного кислорода), начала резко возрастать степень промысловой эксплуатации популяции трески. Однако наступивший затем период снижения эффективности размножения трески за счет лимитирующего воздействия факторов среды на нерестилищах привел к сокращению численности ее молоди и взрослых особей. При этом квоты на вылов данной экономически весьма ценной породы рыбы не снижались и оставались на уровне, соответствующем высокоурожайному периоду. В результате, в начале 1980-х гг. промыслом извлекалось до 80 % от биомассы нерестового стада восточно-балтийской трески, что привело в дальнейшем к длительному периоду резкого сокращения ее численности и уловов.

3. *Взрывной тип* – демонстрирует вспышки массового размножения организмов. Динамика численности популяций данного типа также состоит из циклов, в которых различают пять обязательных фаз: *нарастание численности, максимум, разреживание, депрессия, восстановление.* Для популяций характерны периодически наступающие периоды очень резкого роста (на несколько порядков) и периоды чрезвычайно низкой

численности. Такой тип динамики обнаруживается, прежде всего, у видов с малой продолжительностью жизни, высокой плодовитостью, отсутствием инстинктов заботы о потомстве. Он свойственен для многих насекомых (саранчовых, вредителей леса – короедов, усачей, пилильщиков и др.). Среди млекопитающих взрывной тип численности отмечен у различных видов мышевидных грызунов. Обычно интенсивный рост происходит на фоне сочетания ряда весьма благоприятных для размножения факторов среды. Это может быть достаточно высокая температура почвы и воздуха, обилие пищевых ресурсов, ослабление или временное отсутствие влияния хищников и конкурентов.

6.4.2. Стратегии выживания популяций

Популяции видов, у которых рождаемость и смертность в значительной мере зависят от действия внешних факторов, способны быстро изменять свою численность. Периодические изменения численности популяций называются *популяционными волнами*. В некоторых случаях численность может изменяется в тысячи и миллионы раз. Такие популяции редко достигают на длительное время оптимальной численности в соответствии с реальными ресурсами среды (*K*) и существуют за счет высокого значения *r*. Такой способ воспроизведения популяций называется ***r*-стратегия**. *r*-стратеги характеризуются низкой конкурентоспособностью, высокой плодовитостью, отсутствием заботы о потомстве, быстрым развитием и короткой продолжительностью жизни. *r*-стратеги способны за короткое время завоевывать освободившееся экологическое пространство. К этой группе принадлежат организмы, демонстрирующие прежде всего взрывной тип численности.

Популяции видов, у которых рождаемость и смертность в значительной мере зависят от их плотности (т. е. от характеристики самой популяции), в меньшей степени зависят от действия внешних факторов. Они поддерживают численность, близкую к величине «несущей способности территории» (*K*), поэтому способ воспроизведения таких популяций называется ***K*-стратегия**. *K*-стратеги характеризуются высокой конкурентоспособностью, низкой плодовитостью, заботой о потомстве, длительным развитием и длительной продолжительностью жизни. *K*-стратеги способны долгое время удерживать экологическое пространство. К данной группе принадлежат виды, демонстрирующие, прежде всего, стабильный тип численности.

Кроме *r*-стратегии и *K*-стратегии выделяется еще и ***S*-стратегия**. *S*-стратеги населяют местообитания с неблагоприятными условиями жизни для большинства организмов, в которых конкуренция практически отсутствует. К этой группе можно отнести, например пионеров освоения ландшафтов, в том числе и самых суровых – лишайников. Благодаря симбиотическому взаимовыгодному сотрудничеству грибных тканей с водорослями, лишайники не нуждаются в богатой органикой почве и могут расти прямо на скалах. Кроме того, лишайники очень устойчивы к низким и высоким температурам, недостатку влаги, что позволяет им вполне успешно обитать в полярных и тропических пустынях. По низкому значению биотического потенциала *r* они близки к *K*–стратегам. По длительности развития и жизни *S*-стратеги могут быть сходными в зависимости от вида как с *K*-стратегами, так и с *r*-стратегами.

6.4.3. Гомеостаз популяций

В естественных условиях численность и плотность популяции определяются регулирующими (управляющими) экологическими факторами. Размеры популяции не безграничны; каждая популяция имеет верхний и нижний пределы. Способность популяции к авторегуляции носит название *гомеостаза популяции.* В основе способностей популяции к гомеостазу находятся изменения физиологии особей и их поведения, темпов индивидуального развития, выраженности конкурентных отношений и других характеристик, проявляющихся в ответ на возрастание или снижение численности особей относительно

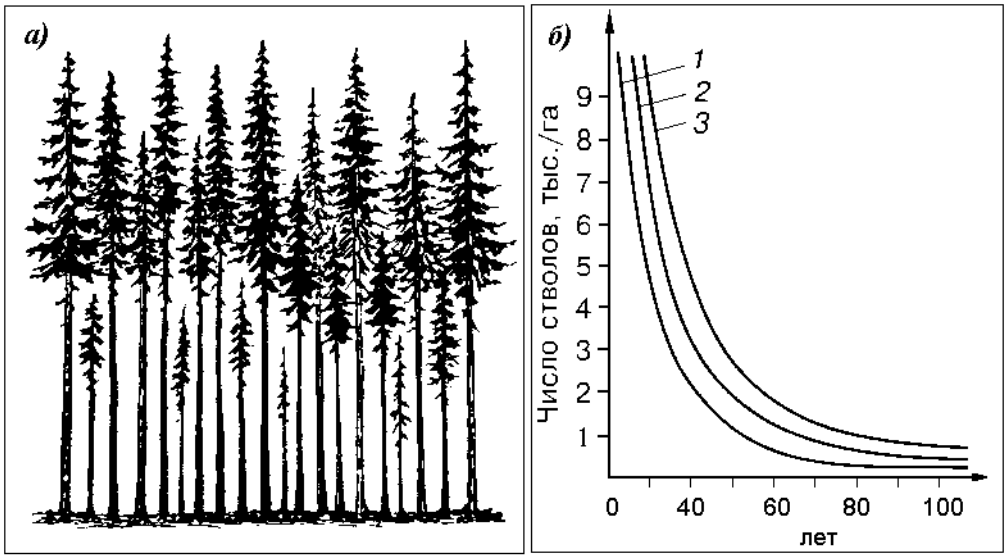

Рис. 6.10. Процесс самоизреживания в смешанном лесу [по Г.Ф. Морозову]: *а*) доминирующие и угнетенные деревья в ельнике; *б*) ход изреживания стволов с возрастом у сосны (*1*), березы (*2*) и ели (*3*)

нормы. Механизмы популяционного гомеостаза зависят от экологических особенностей вида, степени воздействия хищников и паразитов. У одних видов они могут проявляться в жёсткой форме, приводя к относительно быстрой гибели избыточного количества особей, а у других – в смягчённой, например в виде постепенного снижения плодовитости. К жёстким формам внутривидовой конкуренции можно отнести явление самоизреживания у растений (рис. 6.10).

При значительной плотности молодых особей часть из них неминуемо гибнет в результате угнетения физиологически более выносливыми соседями. В животном мире жёсткие формы авторегуляции плотности популяций проявляются обычно в тех случаях, когда запасы пищи и воды или других ресурсов становятся весьма ограниченными и особи не могут найти их на соседних территориях. Например, в небольших пресноводных водоемах северных районов может обитать только один вид рыб – окунь или щука, которые поддерживают плотность своей популяции на оптимальном для данного местообитания уровне за счёт питания собственной молодью.

Примером мягкой формы поддержания оптимальной плотности популяции, не связанной с непосредственным умерщвлением соседствующих особей, является резкое изменение морфологии и физиологии особей насекомых, в частности, саранчи. У перелётной саранчи-шистоцерки в постоянных районах её обитания в Индии, Пакистане и Восточной Африке при низкой плотности популяций личинки имеют ярко-зелёную, а взрослые особи серовато-зелёную или бурую окраску. Для их поведения свойственен в основном осёдлый образ жизни. В годы массового размножения, при особо благоприятном сочетании погодных условий, особи саранчи претерпевают глубокие морфологические изменения – удлиняются надкрылья, меняются пропорции конечностей. Непосредственно перед миграцией у саранчи появляются более развитые крылья и более темная окраска, что способствует лучшему прогреванию тела солнечными лучами, а поэтому увеличивает подвижность особей. Процесс стимулируется зрительным восприятием особей своего вида и частыми контактами при помощи усиков. Это вызывает в организме насекомых дополнительную серию реакций, приводящих к гормональным преобразованиям, в результате чего постепенно снижается плодовитость самок. Резко возрастает двигательная активность и стремление к миграциям. В результате плотность популяции постепенно возвращается к оптимальному уровню на данном местообитании.

В целом, миграции – важнейший механизм популяционного гомеостаза. Переход особей из одной популяции в другую – явление довольно частое и полезное, так как способствует уменьшению вероятности близкородственного скрещивания. Но в периоды высокой плотности к иммигрантам относятся везде достаточно враждебно. Однако

наибольший интерес представляют массовые исходы особей из популяции при явной перенаселенности – нашествия. В популяциях, склонных к J-образной динамике, нашествие является, по-видимому, одним из вполне обычных механизмов «деления» популяции, подкрепленных рядом инстинктов и адаптаций, в некотором роде подобных процессу деления клетки. Сам процесс массовой миграции очень болезненный, так как гибнет огромное количество особей, у которых до некоторой степени притупляется инстинкт самосохранения. Все поведение насекомых направлено на выживание популяции, а не на личную безопасность. У насекомых со сложной социальной организацией, типа пчел, муравьев и пр., подобные процессы очень точно отлажены. Например, в пчелином улье в самом расцвете его сил, когда пчелиная семья наиболее сильна и запасы меда велики, рождается новая матка, а старая матка вместе с частью населения улья покидает его в поисках нового местожительства.

Однако, конечно, не все миграции вызываются перенаселенностью. Так, например, каждую осень мы наблюдаем, как многие виды птиц улетают на юг, а по весне возвращаются обратно. Механизм этих миграций, по-видимому, связан с особенностями жизненного цикла, закрепленными в инстинктах. То же можно сказать и о миграциях рыб. Однако некоторая общность все же имеется. Например, ближе к осени птицы становятся более беспокойными, усиливается стайный инстинкт, который дает стаи власть над каждой особью, заставляя ее, рискуя жизнью, пускаться в тяжелейшие испытания. В этих процессах можно наблюдать очень тесную аналогию с вегетативными процессами и системами организма (непроизвольные процессы, не подчиняющиеся непосредственно волевым усилиям, такие как сердечная деятельность, пищеварение, терморегуляция и т.п., в отличие, например, от двигательных систем).

К числу механизмов, способных регулировать плотность популяции, принадлежит явление *стресса*. Применительно к человеку и млекопитающим последствия стресса были впервые описаны в 1936 г. физиологом Г. Селье. Он установил, что в ответ на негативное воздействие фактора среды в организме возникают реакции двух типов: специфические, зависящие от природы воздействующего фактора (например, усиление теплопродукции в организме при действии низких температур), и неспецифические, затрагивающие целый комплекс систем – нервную, сердечно-сосудистую и гормональную. Это может привести к увеличению или к снижению плодовитости самок, к более или менее выраженной заботе о потомстве, а также к изменениям в половой структуре популяции, связанным с большей рождаемостью самок на фоне резкого снижения численности популяции. В условиях человеческого общества, практически не имеющего врагов в природе, именно стрессовые механизмы начинают играть главную роль в ответ на значительный рост населения Земли. Давно подмечено, что каждый человек обладает набором своего рода «личных зон» разного радиуса, т. е. определенных объемов пространства, где присутствие кого-либо вызывает неприятные ощущения. Так, например, в разговоре люди инстинктивно соблюдают определенную пространственную дистанцию между собой (около 1 м). Попытки сократить эту дистанцию вызывают у собеседника неосознанное желание чуть отодвинуться. Конечно, для разных людей эта зона различна. Имеются и другие зоны гораздо большего радиуса, но чем меньше радиус зоны, тем меньшее количество времени может выдерживать человек присутствие в этой зоне других людей без каких-либо стрессовых проявлений. Поэтому, например, люди, живущие в густонаселенных районах, в тесных комнатах многоквартирных домов, не имеющие возможности остаться наедине с собой в достаточно просторной зоне, оказываются гораздо более нервозными, чем, скажем, жители деревень, где такой проблемы не существует. Деревенские жители ощущают дискомфорт в крупных городах, несмотря на лучшие возможности доступа к различным социальным благам. Жители городов стремятся на природу, где можно хотя бы на время расширить «личную зону». По мнению большинства специалистов, основное количество болезней (до 80 %) сейчас либо напрямую вызвано нервными перегрузками, либо косвенно связано с нервным истощением организма. Возможно, механизм корректировки численности людей существенно активизировался в последние десятилетия. Ведь, несмотря на все успехи медицины, XX век по праву можно назвать веком болезней.

Важной группой факторов, способных эффективно регулировать плотность и общую численность популяций животных и растений, являются различные формы межвидовых взаимоотношений, такие как хищничество, паразитизм и межвидовая конкуренция за сходные ресурсы. Наиболее изученным межвидовым регулирующим механизмом является воздействие хищника. Обычно число особей, которых может уничтожить один хищник, на начальной стадии своего воздействия увеличивается почти прямо пропорционально численности потребляемого вида. Это так называемая *функциональная* реакция хищника на жертвы. Однако она имеет предел. После полного насыщения, в случае, если хищников мало, у них обычно снижается интерес к жертвам, даже если они легко доступны. Но если численность хищников значительно возрасла по причине увеличения воспроизводства на фоне хорошей кормовой базы, то они снова становятся способны эффективно влиять на численность популяции жертвы. Данное явление получило название *количественной* реакции хищников на рост численности жертв. Взаимоотношения между хищниками и жертвами, например между популяциями рысей и зайцев в Северной Европе, являются одним из наиболее эффективных механизмов ограничения численности популяций. Высокая численность жертв способствует росту хищников, которые сокращают поголовье жертв и сами попадают в неблагоприятные пищевые условия, в результате чего их численность начинает также уменьшаться, что способствует увеличению численности жертв и т.д. Интересно, что статистическая модель системы хищник–жертва, реализованная на компьютере, дает колебания численности жертв и хищников, которые совершаются практически в противофазе, что вполне теоретически объяснимо, т. к. техническим аналогом данной биотической системы может служить обычный колебательный контур, где происходит периодическое взаимное превращение потенциальной и кинетической энергии. Однако для реальных кривых характерно лишь некоторое запаздывание по фазе колебаний численности хищников относительно колебаний численности жертв. Расхождение с моделью вызвано, по-видимому, наложением на систему хищник–жертва других механизмов гомеостаза, которые способствуют сближению фаз обоих колебаний, понижая тем самым инертность системы, а также тем фактом, что система эта не является изолированной, на взаимодействующие популяции оказывают влияние и многие другие факторы среды.

На рис. 6.11 представлено соотношение натурных показателей численности самого крупного массового хищника Балтийского моря – восточно-балтийской трески (БНС – биомасса нерестового стада) и уловов мелкой сельдевой рыбы – шпрота (*Sprattus sprattus balticus L.*), которая составляет основу пищевого рациона взрослой трески. Заметно, что показатели численности обеих популяций изменяются в противофазе с достаточно высокой точностью, но не всегда идентично. При увеличении численности популяции трески, численность популяции шпрота снижается за счет его выедания хищником. Но, затем при недостатке пищевого ресурса начинают снижаться показатели обилия трески, пресс хищника снижается. На этом фоне популяция шпрота получает возможность к быстрому восстановлению своей численности. Затем цикл взаимодействия между двумя популяциями повторяется. Возникает соответствующий автоколебательный процесс, который во многом контролирует численность обоих популяций, на фоне влияния химических и физических параметров морской среды, а также интенсивности промысловой деятельности.

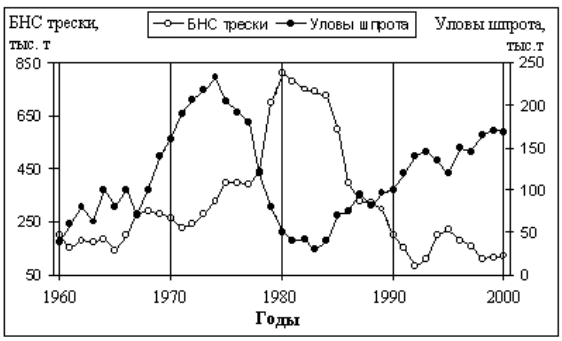

Рис. 6.11. Соотношение показателей численности популяций восточно-балтийской трески (хищника) и шпрота (жертвы)

Еще одним мощным фактором, способным сдержать быстрый рост численности популяции и таким образом обеспечить устойчивость всего биоценоза, является паразитизм. Паразиты, как правило, редко вызывают массовую гибель поражённых особей, тем не менее, угнетая организм хозяина,

они приводят к падению его плодовитости и снижению численности последующих его поколений.

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

К межвидовым механизмам регулировки численности популяций можно отнести межвидовую конкуренцию, которая ограничивает экологическую нишу данной популяции, приводя иногда даже к гибели части особей. При этом внутри популяции происходит достаточно жесткий отбор претендентов на продолжение рода, тем самым развивается внутривидовая конкуренция. Конкретные механизмы этого отбора также могут быть различными. Например, на стадии всходов молодых растений преимущество имеет тот, кто смог быстрее всех выйти в более высокий ярус, остальные погибают в затенении. Однако и они играют свою положительную роль в жизни популяции, отдавая, по-видимому, свои биогенные вещества более перспективным конкурентам через систему сросшихся друг с другом корней. По мере возрастания биомассы деревьев более крупные и старые деревья могут становиться более восприимчивыми к насекомым-вредителям и часто гибнут, освобождая место более молодым. Иногда во время нашествий насекомых-вредителей такое массовое омоложение леса по масштабам может сравниваться даже с действием бурь или пожаров. Причем, в отличие от пожара, сукцессия начинается с более поздних стадий, а именно: со стадии молодых деревьев доминирующего вида. У высших животных такая внутривидовая конкурентная борьба может проходить в более мягких формах, например, путем исключения ослабленных особей из процесса размножения без их непосредственной гибели.

В целом, выделяют две стороны популяционной динамики – *модификацию* и *регуляцию*. Модификация – это отклонение численности популяции от нормы, которая соответствует обычному количеству ресурсов в местообитании, в результате воздействия различных природных процессов, например климатических, и конкретных экологических факторов. К модифицирующим факторам принадлежат, прежде всего, факторы неживой природы, воздействующие на выживаемость организмов, скорость их роста, а также на количество и качество доступной пищи. Среди них – температура воздуха и воды, интенсивность освещения, влажность воздуха и почвы, содержание в среде различных газов, макро- и микроэлементов. Регуляция – это возврат популяции к исходному состоянию после более или менее выраженного отклонения от нормы. На рис. 6.12 и 6.13 в обобщенном виде представлены основные воздействующие факторы, обеспечивающие регуляцию численности популяций и возникающие при этом автоколебания.

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

Для человека знание законов популяционной динамики имеет одно из первостепенных значений, так как они могут быть в определенной мере применимы и к обществу. Особую важность эти знания приобретают в связи с демографическими и возникающими на их основе некоторыми экологическими проблемой современности. Здесь же лежат ответы на вопросы о причинах нашей воинственности, стремления к безудержной экспансии планеты и даже космоса, наших конфликтов с природой. Распространив некоторые законы популяционной динамики на человеческое общество, можно спрогнозировать, что ждет нас в будущем.

Рис. 6.12. Пороги и зоны влияния основных механизмов регуляции численности популяции [по Г.А. Викророву, 1976]

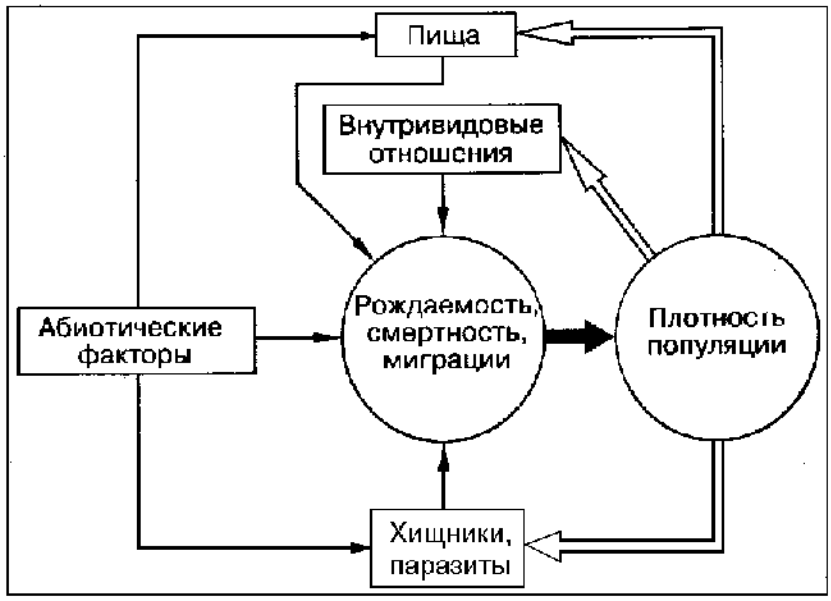

Рис. 6.13. Структурная схема экологических факторов влияющих на автоколебательный процесс динамики численности популяций животных [по Г.А. Викторову, 1976]

6.4.4. Моделирование численности популяций

Модель – аналитическое или образно-знаковое отражение реальности. Примером модели территории является географическая карта. Моделирование такой сложной системы, какой является популяция, – это сложный процесс создания и совершенствования логических и математических представлений, позволяющий формализовать и обобщить представления о свойствах и характеристиках популяции. Математическое моделирование позволяет дать количественное описание процесса, предсказать его ход и направленность, выработать рекомендации по оптимизации управления этим процессом. Это особенно важно для биологических процессов, имеющих прикладное и промышленное значение, – агробиоценозов, промысловых популяций рыб и т.д.

Популяционная динамика может рассматриваться как область математической биологии, описывающая с помощью моделей типы динамического поведения развивающихся систем, представляющих собой одну или несколько взаимодействующих популяций или внутрипопуляционных групп. Отличительной чертой популяций, как и всех живых систем, является их удаленность от термодинамического равновесия, использование для своего роста и развития энергии внешних источников. Это обусловливает необходимость использования для описания таких систем нелинейных моделей, позволяющих отразить основные характерные черты популяционной динамики лабораторных и природных популяций.

На разных уровнях развития живой материи продукционные процессы проявляют себя по-разному, но их феноменологическое описание всегда включает рождение, рост, взаимодействие с внешней средой, в том числе с другими особями своего вида или других видов, смерть особей. Именно это обстоятельство позволяет применять сходный математический аппарат для описания моделей роста и развития у таких, казалось бы, удаленных друг от друга по лестнице уровней организации живой материи, как клеточная популяция и сообщество видов в экосистеме.

Постановка математических задач применительно к популяционной динамике восходит к глубокой древности. Одна из первых дошедшая до нас математическая модель динамики популяций приводится в книге «Трактат о счете» – (Liber abaci), датированной 1202 г., написанной крупнейшим итальянским ученым Леонардо Фибоначчи из г. Пизы. В этой книге, представляющей собой собрание арифметических и алгебраических сведений того времени в Европе, рассматривается следующая задача. Некто выращивает кроликов в пространстве, со всех сторон обнесенном высокой стеной. Сколько пар кроликов рождается в один год от одной пары, если через месяц пара кроликов производит на свет другую пару, а рожают кролики, начиная со второго месяца после своего рождения. Решением этой задачи является ряд чисел (6.3):

$$1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55, 89, 144, 233, 377, ... \quad (6.3)$$

Два первых числа соответствуют первому и второму месяцу размножения. 12 последующих – месячному приросту поголовья кроликов. Каждый последующий ряд равен сумме двух предыдущих. Данный ряд вошел в историю как ряд Фибоначчи, а его члены – как числа Фибоначчи. Это первая известная в Европе рекурсивная последовательность чисел (в которой соотношение между двумя или более членами ряда может быть выражено в виде формулы). Формула для членов ряда Фибоначчи была записана французским математиком Альбертом Гирером в 1634 г. (6.4):

$$U_{n+2} = U_{n+1} + U_n. \quad (6.4)$$

Здесь U представляет собой член последовательности, а нижний индекс – его номер в ряду чисел. В 1753 г. математик из Глазго Роберт Симпсон заметил, что при увеличении порядкового номера членов ряда отношение последующего члена к предыдущему приближается к числу a, называемому «Золотым сечением», равному 1,6180..., или $\frac{\left(1+\sqrt{5}\right)}{2}$. В XIX в. о свойствах ряда Фибоначчи и его связи с Золотым сечением много писал французский математик Эдуард Лукас. С тех пор естествоиспытатели наблюдают его закономерности в расположении чешуек на шишках, лепестков в цветке подсолнуха, в спиральных образованиях ракушек моллюсков и других элементах живой природы. Ряд Фибоначчи и его свойства также используются в вычислительной математике при создании специальных алгоритмов счета.

Второй всемирно известной математической моделью, в основу которой положена задача о динамике численности популяции, является классическая модель неограниченного роста – геометрическая прогрессия в дискретном представлении (6.5):

$$A_{n+1} = qA_n \quad (6.5)$$

или экспонента – в непрерывном (6.6):

$$\frac{dx}{dt} = rx. \quad (6.6)$$

Данную модель предложил Томас Роберт Мальтус (1766–1834) – известный английский демограф и экономист. В 1798 г. в своем классическом труде «О росте народонаселения» он обратил внимание на тот факт, что численность популяции растет по экспоненте (в геометрической прогрессии), в то время как производство продуктов питания растет со временем линейно (в арифметической прогрессии), из чего сделал справедливый вывод, что рано или поздно экспонента обязательно «обгонит» линейную функцию, и наступит голод. На основании этих выводов Мальтус говорил о необходимости ввести ограничения на рождаемость, в особенности для беднейших слоев общества. Предложения Т. Мальтуса основанные на анализе натурных данных, противопоставлялись распространенным в начале XIX в оптимистическим идеям гуманистов: Жана Жака Руссо, Уильяма Годвина и других, предсказавших человечеству грядущее счастье и процветание. Можно говорить о том, что Т. Мальтус был первым ученым, который на основании результатов моделирования предупреждал человечество об опасности перенаселения и последующего всеобщего кризиса. Обсуждению важности вывода Мальтуса для популяционной динамики Дарвин посвятил несколько страниц своего дневника, указывая, что поскольку ни одна популяция не размножается до бесконечности, должны существовать факторы, препятствующие такому неограниченному размножению. Среди этих факторов может быть нехватка ресурса (продовольствия), вызывающая конкуренцию внутри популяции за ресурс, хищничество, конкуренция с другими видами. Результатом является замедление скорости роста популяции и выход ее численности на стационарный уровень.

Во второй половине XX в. к аналогичным выводам пришли специалисты-эксперты, объединенные Римским клубом. Разработанная Дж. Форрестером «модель глобального роста» во многом согласуется с идеями Т. Мальтуса.

Впервые системный фактор, ограничивающий рост популяции, описал Ферхюльст (1848) в уравнении логистического роста (6.7):

$$\frac{dx}{dt} = rx\left(1 - \frac{x}{K}\right). \tag{6.7}$$

Это уравнение обладает двумя важными свойствами. При малых x численность x возрастает экспоненциально, а при больших – приближается к определенному пределу K. Эта величина, называемая «несущей способностью территории», о чем уже говорилось ранее, определяется ограниченностью пищевых ресурсов, местами для размножения и многими другими факторами. Таким образом, K представляет собой системный фактор, который определяет ограниченность роста популяции в данном ареале обитания.

Уравнение (6.7) можно также переписать в виде (6.8):

$$\frac{dx}{dt} = rx - \delta x^2, \tag{6.8}$$

где δ – коэффициент внутривидовой конкуренции (за пищевой ресурс, убежища и т.п.). Аналитическое решение уравнения (6.8) имеет вид (6.9):

$$x(t) - \frac{x_0 K e^n .}{K - x_0 + x_0 e^n}. \tag{6.9}$$

Таким образом, выражение (6.9) является одной из разновидностей уравнения логистического роста популяции (6.2). Примеры экспериментально наблюдаемой динамики популяций, развивающихся по логистическому закону, приведены на рис. 6.9.*а* и *б*.

Важно понимать, что величина нижней критической плотности популяции конкретных видов весьма различна и должна учитываться при составлении моделей динамики их численности и возможного промыслового изъятия.

Рекомендуемая литература

Основная

1. *Бигон М.*, *Харпер Дж., Таунсенд К.* Экология. Особи, популяции и сообщества. В 2 т. – М.: Мир, 1989.

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

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

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

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

6. *Дроздов В.В.* Общая экология. – СПб.: РГГМУ, 2011. – 412 с. – Режим доступа: http://elib.rshu.ru/files_books/pdf/img-504164915.pdf.

7. *Третьякова Н.А. Основы экологии:* учебное пособие для вузов /; под науч. ред. М.Г. Шишова. – М. : Юрайт, 2018. – Режим доступа: www.biblio-online.ru/book/06590222-481B-4FC1-A106-2A515E38969D.

8. *Павлова Е.И.* Общая экология: учебник и практикум для прикладного бакалавриата. – М. : Издательство Юрайт, 2018. – 190 с. – (Серия : Бакалавр. Прикладной курс). – Режим доступа: www.biblio-online.ru/book/E982DFDE-4736-4704-9F76-4D810DECCEDB.

9. *Жиров А.И.* Прикладная экология. В 2 т.: учебник для академического бакалавриата / А.И. Жиров, В.В. Дмитриев, А.Н. Ласточкин; под ред. А. И. Жирова. – 2-е изд., пер. и доп. – М.: Юрайт, 2018. – Режим доступа: www.biblio-online.ru/book/180A84E0-C7EA-4D7D-BF51-BAE87E957B12.

Дополнительная

1. *Аксенов С.И.* Вода и ее роль в регуляции биологических процессов. – М.: Наука, 1980.

2. *Алимов А.Ф.* Введение в продукционную гидробиологию. – Л.: Гидрометеоиздат, 1989.

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

4. *Будыко М.И.* Эволюция Биосферы. – Л.: Гидрометеоиздат, 1984.

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

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

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

8. *Горшков В.Г.* Физические и биологические основы устойчивости жизни. – М.: Произв.-изд. комбинат ВИНИТИ, 1995.

9. *Дроздов В.В.* Практикум по экологии: учебно-методическое пособие. – СПб.: РГГМУ, 2019. – 256 с. – Режим доступа: http://elib.rshu.ru/files_books/pdf/rid_c1a93766de5942d9a3b590d795ce0d5a.pdf.

10. *Дроздов В.В.* Влияние колебаний климата на динамику экосистем Балтийского и Белого морей. – СПб.: РГГМУ, 2015. – 235 с. – Режим доступа: http://elib.rshu.ru/files_books/pdf/rid_4d0659c68f0f418c9756d7e29c42ef9e.pdf.

11. *Дроздов В.В.* Влияние колебаний климата на динамику экосистем Черного и Азовского морей. – СПб.: РГГМУ, 2019. – 230 с. – Режим доступа: http://elib.rshu.ru/files_books/pdf/rid_9811f924359c4dc99e8d1ead7bef9f2e.pdf.

12. *Дроздов В.В., Смирнов Н.П., Косенко. А.В.* Учение о гидросфере. Курс лекций. – СПб.: РГГМУ, 2015. – 423 с. – Режим доступа: http://elib.rshu.ru/files_books/pdf/rid_371cb12152d14e1882d88e1539ffd0b8.pdf.

13. *Зенин С.В.* Гидрофобная модель структуры ассоциатов молекул воды // Журнал физ. химии. – 1994. – Т. 68. – С. 634–641.

14. *Зенин С.В.* Водная среда как информационная матрица биологических процессов // Первый Международный симпозиум «Фундаментальные науки и альтернативная медицина». 22–25 сентября 1997 г. Тезисы докладов. – Пущино, 1997. – С. 12–13.

15. *Зенин С.В., Полануер Б.М., Тяглов Б.В.* Экспериментальное доказательство наличия фракций воды // Гомеопатическая медицина и акупунктура. – 1998. – № 2. – С. 41.

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

17. *Корзухин М.Д., Семевский Ф.Н*. Синэкология леса. – СПб.: Гидрометеоиздат, 1992.

18. *Лархер В*. Экология растений. – М.: Мир, 1978.

19. Методы определения продукции водных животных / под ред. Г.Г. Винберга. – Минск: Высшая школа, 1968.

20. *Музалевский А.А.* Техногенный и экологический риск в природно-технических системах. Учебно-методическое и справочное пособие. – СПб.: РГГМУ, 2019. – 184 с. – Режим доступа: http://elib.rshu.ru/files_books/pdf/rid_58300e05b8a248ceb13eaef28816ecf2.pdf.

21. *Музалевский А.А.* Экологическая безопасность и методы ее обеспечения. Учебно-методическое и справочное пособие. – СПб.: РГГМУ, 2019. – 230 с. – Режим доступа: http://elib.rshu.ru/files_books/pdf/rid_453dbb6d11834f8fb20a84d5c84924f0.pdf.

22. *Музалевский А.А.* Экология. Учебное пособие. СПб.: РГГМУ, 2008. – 601 с.

23. *Наумов Н.П*. Экология животных. – М.: Высшая школа, 1963.

24. *Нетрусов А.И*. Экология микроорганизмов. – М. Издательский центр «Академия», 2004.

25. *Никольский Г.В*. Экология рыб. – М.: Высшая школа, 1974.

26. *Пианка З.* Эволюционная экология. – М.: Мир, 1981.

27. *Смирнов Н.П., Воробьев В.Н., Кочанов С.Ю.* Северо-Атлантическое колебание и климат. – СПб.: РГГМУ, 1998.

28. *Смирнова Н.Ф., Смирнов Н.П.* Атлантическая треска и климат. – СПб.: РГГМУ, 2000.

29. *Хлебович В.В*. Критическая солёность биологических процессов. – Л.: Наука, 1974.

30. *Чернышёв В.Б*. Экология насекомых. – М.: МГУ, 1996.

31. *Шилов И.А*. Экология: учебник для академического бакалавриата . – 7-е изд. – М.: Юрайт, 2019. – Режим доступа: www.biblio-online.ru/book/4D7133A0-0EE6-48C1-9D0A-7CD7A2A8C6BA.

32. *Шапиро Я.С.* Агроэкосистемы. – СПб.: Элби, 2005.

Оглавление

Предисловие 3

Глава 1. Экология как наука

1.1. Структура экологии 5
1.2. История развития экологии 8
1.3. Задачи и методы современной экологии 14

Глава 2. Организм и среда. Общие закономерности

2.1. Экологические факторы и их классификации 18
2.2. Общие закономерности действия факторов среды на организмы 21
2.2.1. Закон оптимума (толерантности) 21
2.2.2. Неоднозначность действия факторов среды на разные функции организма 23
2.2.3. Разнообразие индивидуальных реакций на факторы среды 24
2.2.4. Относительная независимость приспособления организмов к разным факторам среды 24
2.2.5. Взаимодействие экологических факторов 25
2.2.6. Правило лимитирующих факторов среды и закон минимума 30
2.3. Адаптационные возможности организмов 31
2.4. Биоритмы 42

Глава 3. Экологическая характеристика водной среды обитания

3.1. Вода на Земле 51
3.2. Молекулярное строение воды и ее аномальные свойства 52
3.3. Экологические зоны Мирового океана и внутренних водоемов 59
3.4. Основные абиотические факторы водной среды 66
3.4.1. Плотность воды 66
3.4.2. Вязкость воды 67
3.4.3. Температура воды 68
3.4.4. Солёность воды 72
3.4.5. Биогенные вещества 75
3.4.6. Концентрация кислорода 78
3.4.7. Активная реакция среды (*pH*) 79
3.4.8. Звук и электрические импульсы 80
3.4.9. Световой режим 82
3.4.10. Характер грунта 83
3.5. Экологические группы гидробионтов 84
3.5.1. Нектон 85
3.5.2. Планктон 92
3.5.3. Нейстон 95
3.5.4. Бентос 97
3.6. Экологическая роль морского льда 102

Глава 4. Экологические особенности наземной среды обитания

4.1. Состав и строение атмосферы Земли 108
4.1.1. Современный газовый состав атмосферы 109
4.1.2. Вертикальное строение атмосферы. 110
4.2. Основные экологические факторы наземной среды жизни 114
4.2.1. Плотность воздуха. 114
4.2.2. Газовый состав воздуха 116
4.2.3. Температура воздуха 117
4.2.4. Вода на суше 133
4.2.5. Солнечный свет 135
4.3. Погода и климат как экологические условия местности 136
4.3.1. Типы климатов Земли 138
4.3.2. Явление высотной поясности. 141
4.3.3. Климаты и природные зоны России 146
4.3.4. Изменения климата 149
4.4. Экологические группы наземных организмов 155
4.4.1. Экологические группы наземных животных 155
4.4.2. Экологические группы наземных растений 158
4.4.3. Экологические группы грибов 163

Глава 5. Экологические особенности почвы

5.1. Почва как природное образование 169
5.2. Физико-химические свойства почвы. 171
5.3. Органическое вещество почвы 181
5.4. Экологические группы обитателей почвы 183

Глава 6. Популяции

6.1. Популяция как форма существования вида 187
6.2. Классификация популяций. 190
6.3. Структура популяции 191
6.3.1. Пространственная структура популяции 191
6.3.2. Поведенческая структура популяции 195
6.3.3. Возрастная структура популяции 199
6.3.4. Половая структура популяции 201
6.4. Динамика популяций 202
6.4.1. Типы динамики численности природных популяций 203
6.4.2. Стратегии выживания популяций 205
6.4.3. Гомеостаз популяций 205
6.4.4. Моделирование численности популяций 210

Рекомендуемая литература

Основная 414
Дополнительная 415

Учебное издание

Дроздов В.В.,
канд. геогр. наук, доц., зав. кафедрой ГПиЭБ РГГМУ

Музалевский А.А.,
д-р техн. наук, проф.

ОБЩАЯ И ПРИКЛАДНАЯ ЭКОЛОГИЯ. ЧАСТЬ 1

Начальник РИО А.В. Ляхтейнен
Редактор Л.Ю. Кладова
Верстка М.В. Ивановой

Подписано в печать 30.12.2022. Формат 60×90 $^{1}/_{8}$. Гарнитура Times New Roman.
Печать цифровая. Усл. печ. л. 27,25. Тираж 50 экз. Заказ № 1032.
РГГМУ, 192007, Санкт-Петербург, Воронежская ул., 79.

Дроздов Владимир Владимирович – кандидат географических наук, доцент, заведующий кафедрой геоэкологии, природопользования и экологической безопасности РГГМУ. Выпускник экологического факультета РГГМУ. Кроме РГГМУ, работал в частных фирмах экологической направленности, а также начальником отдела ФГУП «Крыловский государственный научный центр», отделение «Трансфера перспективных междисциплинарных технологий».

Основные научные интересы: экологическая безопасность водных и наземных экосистем; исследование причин и следствий климатических изменений во внутренних морях Европы и в Арктике; исследование многолетней изменчивости численности промысловых популяций рыб; охрана окружающей среды.

Автор и соавтор более 100 научных публикаций, в том числе 5 монографий, а также 8 учебных пособий. Проводит занятия по дисциплинам: «Экологическая безопасность морской хозяйственной деятельности», «Экологическая безопасность в экстремальных условиях», «Современные методы экологических исследований», «Адаптации человека и общества к климатическим изменениям», «Глобальные и региональные экологические проблемы» и др. Участник экспедиционных исследований. Внештатный эксперт Росприроднадзора по Северо-Западному Федеральному округу.

Музалевский Анатолий Александрович – доктор технических наук, профессор, профессор кафедры геоэкологии, природопользования и экологической безопасности РГГМУ.

Научные регалии, звания, награды: академик МАНЭБ, «Изобретатель СССР», Золотая медаль ВДНХ СССР, медаль им. В.И. Вернадского, орден Почета.

Монографии: 8; учебники и учебные пособия: 6.

Научные интересы: теоретическая и прикладная экология; экологический мониторинг; экологические и технические риски.