

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

ФГБОУ ВПО «КУБАНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ИМЕНИ И.Т. ТРУБИЛИНА»

Факультет экологии
Кафедра прикладной экологии

КУРС ЛЕКЦИЙ ПО ДИСЦИПЛИНЕ
«ЭКОЛОГИЯ»

Учебно-методическое пособие

для аспирантов по направлению подготовки 05.06.01 Науки о Земле,
профиль Экология (по биологическим наукам)

Краснодар
КубГАУ
2016

УДК 574(075.8)
ББК 28.080.3
К93

Рецензент:

А.И. Петенко – заведующий кафедрой биотехнологии,
биохимии и биофизики Кубанского госагроуниверситета,
д-р с.-х. наук, профессор

Составители: **Горковенко Н.Е.**

К93 **Курс лекций по дисциплине «Экология»:** учебно-методическое пособие / сост.
Н.Е. Горковенко – Краснодар : КубГАУ, 2016. – 94 с.

Курс лекций составлен в соответствии с утвержденной рабочей программой дисциплины и представляет краткое изложение тем лекций. Содержание излагаемого материала соответствует современным представлениям в области экологии. В учебном пособии рассмотрены основные исторические этапы формирования экологии в самостоятельное научное направление, изложены фундаментальные экологические законы, действующие на разных уровнях организации живой материи, отражены современные взгляды на эколого-биологические проблемы и подходы к их решению.

Пособие предназначено для аспирантов по направлению подготовки 05.06.01 Науки о Земле, профиль Экология (по биологическим наукам). Может быть полезно магистрам и бакалаврам разных направлений обучения, изучающих экологию.

УДК 574(075.8)
ББК 28.080.3

Рассмотрено и одобрено методической комиссией факультета экологии 29.06.2015г., протокол № 10.

© Горковенко Н.Е., 2016
© ФГБОУ ВПО «Кубанский государственный аграрный университет имени И.Т. Трубилина», 2016

СОДЕРЖАНИЕ

1	Лекция № 1. Понятие, предмет, задачи, структура экологии	4
2	Лекция № 2. Экологические факторы и общие принципы их действия на организмы	9
3	Лекция № 3. Абиотические факторы	14
4	Лекция № 4. Биотические и антропогенные факторы	21
5	Лекция № 5. Среда обитания. Зависимость организмов от среды обитания. Влияние организмов на среду обитания	24
6	Лекция № 6. Основные характеристики и структура популяции	33
7	Лекция № 7. Динамика и регуляция численности популяций	38
8	Лекция № 8. Типы взаимоотношений между организмами	46
9	Лекция № 9. Динамика экосистем и экологическое равновесие	51
10	Лекция № 10. Продуктивность экосистем	61
11	Лекция № 11. Антропогенные воздействия на компоненты биосферы	64
12	Лекция № 12. Экологические проблемы современности	70
13	Лекция № 13. Экологические проблемы Краснодарского края	75

Лекция № 1. Понятие, предмет, задачи, структура экологии

Современные определения экологии. Как самостоятельная наука экология сформировалась приблизительно к 1900 г. Термин «экология» был предложен немецким биологом Эрнстом Геккелем в 1869 г.

Экология (греч. oikos – дом и logos – наука) в буквальном смысле – наука о доме или местообитании. Существует много определений экологии, однако подавляющее большинство современных исследователей считает, что **экология** – это наука, изучающая условия существования живых организмов и взаимосвязи между организмами и средой, в которой они обитают. Понятие экологии очень обширно, поэтому в зависимости от акцента на той или иной ее задаче меняется и формулировка определения.

Экология – область знания, рассматривающая некую совокупность предметов и явлений с точки зрения субъекта или объекта (как правило, живого или с участием живого), принимаемого за центральный в этой совокупности (это может быть и отдельное промышленное предприятие) (Н.А. Агаджанян с соавт., 1997). **Объект** – существующий вне нас и независимо от нашего сознания внешний мир; **субъект** – человек, познающий внешний мир (И.В. Лехин с соавт., 1964).

Экология – исследование положения человека как вида и всего человеческого общества в **экофере** планеты, связей с экологическими системами и возможностей воздействия на них.

Экосфера – 1. совокупность свойств Земли, создающих на ней условия для развития жизни. Пространственно включает тропосферу, гидросферу и верхнюю литосферу, свойства которых обусловлены остальными сферами, включая ядро и воздействия других планет – 2. синоним биосферы (А. Ахатов, 1995).

Экология, как и всякая другая наука, имеет два аспекта. Один – это поиск закономерностей развития природы, а также их объяснение; другой – применение собранных знаний для решения проблем, связанных с окружающей средой. Все возрастающее значение экологии объясняется тем, что ни один из вопросов огромной практической важности в настоящее время нельзя решить без фундаментальной экологии.

Практический выход экологии можно видеть, прежде всего, в решении вопросов природопользования; именно она должна создать научную основу эксплуатации природных ресурсов.

Экология относится к фундаментальным разделам биологии и представляет собой составную часть каждого таксономического подразделения. Мы можем говорить об экологии растений, экологии животных, экологии микроорганизмов, а рассматривая более частные элементы этих разделов, и об экологии птиц, рыб, насекомых и т. д.

Разделы экологии. Прежде всего, в поле зрения экологии попадают закономерности взаимоотношений и взаимосвязей отдельных особей и их популяций между собой и с условиями неорганической среды. Экология имеет дело в основном с той стороной взаимодействия организмов со средой, которая обуславливает развитие, размножение и выживание особей, структуру и динамику численности популяций и сообществ и их роль в протекающих в биоценозах процессах.

Взаимоотношение особей или групп особей того или иного вида с условиями среды составляет предмет одного из основных разделов общей экологии – **аутэкологии**.

В качестве специального раздела аутоэкологии можно рассматривать *популяционную экологию (демэкологию)*, в задачу которой входит изучение структуры и динамики численности популяций отдельных видов.

Специфическая задача экологии состоит в изучении живой природы на уровне экологических систем. Соответственно с этим основным и ведущим ее разделом следует считать *синэкологию*, или *биоценологию*, т. е. учение о сообществах растений, животных и микроорганизмов в их взаимодействии друг с другом и с неорганической средой обитания.

Компоненты биоценоза и их абиотическое окружение настолько тесно связаны между собой, что образуют единство, для которого А.Г. Тенсли в 1935 г. предложил термин «экосистема»; в современной экологии соответствующий раздел называется *учением об экосистемах*.

Развитию экологического мышления в России способствовала небольшая популярная книга американского биолога Б. Коммонера «Замыкающийся круг» (1974). В ней автор формулирует четыре закона, среди которых наиболее важным для будущего человечества представляется закон с коротким названием: «Природа знает лучше». В настоящее время очевидно, что этот закон был «просмотрен» не только в России, но и во всем мире. Что же он означает?

Если мы бросим ретроспективный взгляд, то увидим, что подобно тому, как онтогенез есть краткое повторение филогенеза (биогенетический закон), так и эволюция органического мира вкратце повторяется в ходе сукцессии. В эволюции экосистем увеличивается их видовое разнообразие, замыкаются биогеохимические циклы и растет способность видов обеспечивать равномерное распределение ресурсов внутри системы. Аналогично этому биологическое разнообразие сообщества растет в ходе сукцессии, но сокращается под действием внешнего неблагоприятного воздействия.

Закон означает, что есть вещи, которые необходимо знать, занимаясь практическим природопользованием, и которые следует класть в основу экологического образования. В свою очередь знание законов экологии дает ключи для решения самых различных вопросов природопользования. Так, знание законов экологии позволяет определить корни противоречия между стратегией развития природы и хозяйственными устремлениями человека. Известно, например, что цена любого урожая складывается из экономических затрат и экологических потерь.

Знание законов экологии дает также возможность предвидеть результаты воздействия на экосистемы, так как при загрязнении и иной форме стресса вектор изменения свойств экосистемы становится противоположным. Например, при ведении различных видов промыслов необходимо знать, что успешный промысел невозможен и без хорошей теории, базирующейся на динамике численности популяции промыслового вида. Определение величины ПДК – непростая задача, с которой могут справиться только экологи, вооруженные знанием закономерностей реакции организмов на пороговые и допороговые величины загрязняющих веществ. Решающее значение в поддержании устойчивости экосистем принадлежит механизмам, действие которых зависит от жизнедеятельности биотического сообщества, его структуры и внутренней организации. Подобные примеры можно было бы продолжить.

Необходимо подчеркнуть еще раз, что знание принципов и концепций классической экологии служит основой для решения любых практических вопросов природопользова-

ния (за исключением тех сравнительно редких случаев, когда особое значение приобретают социальные факторы; и ответ тогда следует искать в области социальной экологии). Именно на знание этих законов необходимо в первую очередь обращать внимание при экологическом образовании.

Необходимо признать, что данные, полученные экологией, необходимо учитывать при решении таких проблем, как управление предприятиями. Здесь могут быть использованы механизмы, действующие в природе, например принципы обратной связи. Не случайно экологией в последнее время стали интересоваться специалисты в таких областях, как архитектура и строительство, где возникли направления — инженерная экология, экология градостроительства.

Экология приобрела практический интерес еще на заре развития человечества. В примитивном обществе каждый индивидуум для того чтобы выжить, должен был иметь определенные знания об окружающей его среде или о силах природы, растениях и животных.

В трудах ученых античного мира – Гераклита (530–470 гг. до н. э.), Гиппократ (460–370 гг. до н. э.), Аристотеля (384–322 гг. до н. э.) и др. – были сделаны дальнейшие обобщения экологических фактов. Аристотель в своей «Истории животных» описал более 500 видов известных ему животных, рассказал об их поведении. Так начинался *первый этап* развития науки – накопление фактического материала и первый опыт его систематизации. Географические открытия в эпоху Возрождения, колонизация новых стран явились толчком к развитию биологических наук. Накопление и описание фактического материала – характерная черта естествознания этого периода. В XVII—XVIII вв. в работах, посвященных отдельным группам живых организмов, экологические сведения зачастую составляли значительную часть, например в трудах А. Реомюра о жизни насекомых (1734), Л. Трамбле о гидрах и мшанках (1744), а также в описаниях натуралистами путешествий. России в XVIII в. С. П. Крашенинниковым, И. И. Лепехиным, П. С. Палласом и другими русскими географами и натуралистами указывалось на взаимосвязанные изменения климата, животного и растительного мира в различных частях обширной страны. В своем капитальном труде «Зоография» П. С. Паллас описал образ жизни 151 вида млекопитающих и 425 видов птиц, биологические явления: миграцию, спячку, взаимоотношения родственных видов и т. д.

Влиянию среды на организм много внимания уделял ученый-агроном А. Г. Болотов (1738–1833). На основании наблюдений он разрабатывает приемы воздействия на молодые растения яблони, определяет роль минеральных солей в жизни растений, создает одну из первых классификаций местообитаний, затрагивает вопросы взаимоотношений между организмами.

Второй этап развития науки связан с крупномасштабными ботанико-географическими исследованиями в природе. Появление в начале XIX в. биогеографии способствовало дальнейшему развитию экологического мышления. Подлинным основоположником экологии растений принято считать А. Гумбольдта (1769–1859), опубликовавшего в 1807 г. работу «Идеи о географии растений», где на основе своих многолетних наблюдений в Центральной и Южной Америке он показал значение климатических условий, особенно температурного фактора, для распределения растений. Экологическое направление в зоологии лучше других было сформулировано другим русским ученым К. Ф. Рулье (1814–1858). Он считал необходимостью развитие особого направления в зооло-

гии, посвященного всестороннему изучению и объяснению жизни животных, их сложных взаимоотношений с окружающим миром. Научные работы Рулье оказали значительное влияние на направление и характер исследований его учеников, последователей — Н. А. Северцова (1827—1885), А. Н. Бекетова (1825—1902). Так, Н. А. Северцов в работе «Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии» впервые в России изложил глубокие экологические исследования животного мира отдельного региона.

Победа эволюционного учения в биологии открыла, таким образом, *третий этап* в истории экологии, для которого характерно дальнейшее увеличение числа и глубины работ по экологическим проблемам. В этот период завершилось отделение экологии от других наук. Экология, родившись в недрах биогеографии, в конце XIX в. благодаря учению Ч. Дарвина превратилась в науку об адаптациях организмов. Однако сам термин «экология» для новой области знаний впервые был предложен немецким зоологом Э. Геккелем в 1866 г.

А. Н. Бекетов в научной работе «География растений» (1896) впервые сформулировал понятие биологического комплекса как суммы внешних условий, установил связь особенностей анатомического и морфологического строения растений с их географическим распространением, указал на значение физиологических исследований в экологии.

В 1913–1920 гг. были организованы экологические научные общества, основаны журналы. Экологию начали преподавать в ряде университетов. В экологии получило развитие количественное рассмотрение изучаемых явлений и процессов, связанных с именами А. Лотки (1925), В. Вольтерры (1926).

На *четвертом этапе* развития истории экологии после разносторонних исследований к 30-м гг. XX в. определились основные теоретические представления в области биоценологии: о границах и структуре биоценозов, степени устойчивости, возможности саморегуляции этих систем. Углублялись исследования типов взаимосвязей организмов, лежащих в основе существования биоценозов. Проблему взаимодействия живых организмов с неживой природой подробно разработал В. И. Вернадский в 1926 г., подготовив условия для понятия единого целого биологических организмов с физической средой их обитания.

В 1942 г. В. Н. Сукачев (1880–1967) обосновал представление о биогеоценозе. Здесь нашла отражение идея единства совокупности организмов с абиотическим окружением, закономерностях, лежащих в основе всего сообщества и окружающей неорганической среды — круговороте вещества и превращениях энергии. Начались работы по точному определению продуктивности водных сообществ (Г. Г. Винберг, 1936). В 1942 г. американский ученый Р. Линдеман изложил основные методы расчета энергетического баланса экологических систем. С этого периода стали принципиально возможными расчеты и прогнозирование предельной продуктивности популяции и биоценозов в конкретных условиях среды.

Методы экологических исследований. В экологии используются *методы исследований и понятия*, применяемые и в других науках — биологии, математике, физике, химии и т.д. Многие же методы исследований свойственны исключительно экологии. Например, если исследования экологии особей (аутэкология) иногда близки исследованиям в области физиологии или биогеографии, то изучение популяций и биоценозов относится всецело к экологии. При переходе от одного уровня к другому — более высокому — у веществ выявляются новые свойства.

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

Экосистемный подход. При экосистемном подходе в центре внимания исследователя-эколога являются *поток энергии и круговорот веществ* между биотическим и абиотическим компонентами экосферы. Наибольший интерес представляет установление функциональных связей, таких, как цепи питания, живых организмов между собой и с окружающей средой. Все связи оцениваются по их воздействию на установленный объект. Экосистемный подход выдвигает на первый план общность организации всех сообществ, независимо от местообитания и систематического положения входящих в них организмов. Это подтверждается простым сравнением водной и наземной экосистем. При резком различии в среде обитания и в образующих систему видах здесь четко просматривается сходство структуры и функциональных единиц этих двух экосистем.

В экосистемном подходе находит приложение концепция саморегуляции (гомеостаза), из которой становится ясно, что нарушение регуляторных механизмов, например в результате загрязнения среды, может привести к биологическому дисбалансу. Экосистемный подход важен при разработке стратегии развития сельского хозяйства.

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

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

Изучение местообитаний. Анализ местообитания особо выделяют в связи с удобством проведения исследований. Он широко распространен в полевых исследованиях, так как местообитания легко поддаются классификации. Здесь изучают биотические компоненты экосистемы, основные факторы окружающей среды — эдафические, топографические и климатические, такие, как почва, вода, влажность, температура, свет и ветер. Анализ местообитаний имеет тесные связи с экосистемным подходом и изучением сообществ.

Эволюционный подход. Важный материал о характере вероятных будущих изменений мы можем получить, изучая, как экосистемы, сообщества, популяции и местообитания менялись во времени. Эволюционная экология рассматривает изменения, связанные с развитием жизни на Земле, позволяет понять основные закономерности, которые действовали в эко-сфере до того момента, когда важным экологическим фактором, влияющим на

большинство организмов и на физическую среду, стала деятельность человека. Эволюционный подход в исследованиях позволяет реконструировать экосистемы прошлого, используя палеонтологические данные (анализ пыльцы, ископаемые остатки и т. д.) и сведения о современных экосистемах.

Исторический подход. Историческая экология изучает изменения, связанные с развитием человеческой цивилизации и технологии, их возрастающее влияние на природу, охватывая период от неолита до наших дней. Используя исторические подходы, можно выявлять долговременные экологические тенденции, которые установить только путем изучения современных экосистем невозможно. Таковы, например, изменения климата, конвергентная эволюция, расселение видов растений и животных. Исторический подход дает больше новых теоретических идей в сравнении с анализом местообитаний.

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

Лекция № 2. Экологические факторы и общие принципы их действия на организмы

Экологические факторы. Отдельные свойства или элементы среды, воздействующие на организмы, называются *экологическими факторами*.

Многообразие экологических факторов подразделяется на две большие группы: абиотические и биотические.

Абиотические факторы — это комплекс условий неорганической среды, влияющих на организм.

Биотические факторы — это совокупность влияний жизнедеятельности одних организмов на другие. В отдельных случаях антропогенные факторы выделяют в самостоятельную группу факторов наряду с абиотическими и биотическими, подчеркивая тем самым чрезвычайное действие антропогенного фактора. Соглашаясь с вышеуказанным, мы все же считаем более правильным классифицировать его как часть факторов биотического влияния, так как понятие «биотические факторы» охватывает действия всего органического мира, к которому принадлежит и человек.

Влияние факторов среды определяется, прежде всего, их воздействием на обмен веществ организмов. Отсюда все экологические факторы по их действию можно подразделить на прямо- и косвенно действующие. Те и другие могут оказывать существенные воздействия на жизнь отдельных организмов и на все сообщество. Экологические факторы

могут выступать то в виде прямодействующего, то в виде косвенного. Каждый экологический фактор характеризуется определенными количественными показателями, например, силой и диапазоном действия.

Для разных видов растений и животных условия, в которых они особенно хорошо себя чувствуют, неодинаковы. Например, некоторые растения предпочитают очень влажную почву, другие — относительно сухую. Одни требуют сильной жары, другие лучше переносят более холодную среду и т. д.

Интенсивность экологического фактора, наиболее благоприятная для жизнедеятельности организма, называется оптимумом, а дающая наилучший эффект — пессимумом, т. е. условия, при которых жизнедеятельность организма максимально угнетается, но он еще может существовать. Так, при выращивании растений при различных температурах точка, при которой наблюдается максимальный рост, и будет *оптимумом*. В большинстве случаев это некий диапазон температур, составляющий несколько градусов, поэтому лучше здесь говорить о *зоне оптимума*. Весь интервал температур, от минимальной до максимальной, при которых еще возможен рост, называют *диапазоном устойчивости* (выносливости) или толерантности. Точки, ограничивающие его, т. е. максимальная и минимальная, пригодные для жизни температуры, — это *пределы устойчивости*. Между зоной оптимума и пределами устойчивости по мере приближения к последним растение испытывает все нарастающий стресс, т. е. речь идет о *стрессовых зонах* или *зонах угнетения* в рамках диапазона устойчивости. По мере удаления от оптимума вниз и вверх по шкале не только усиливается стресс, а в конечном итоге по достижении пределов устойчивости организма происходит его гибель (рис. 1).

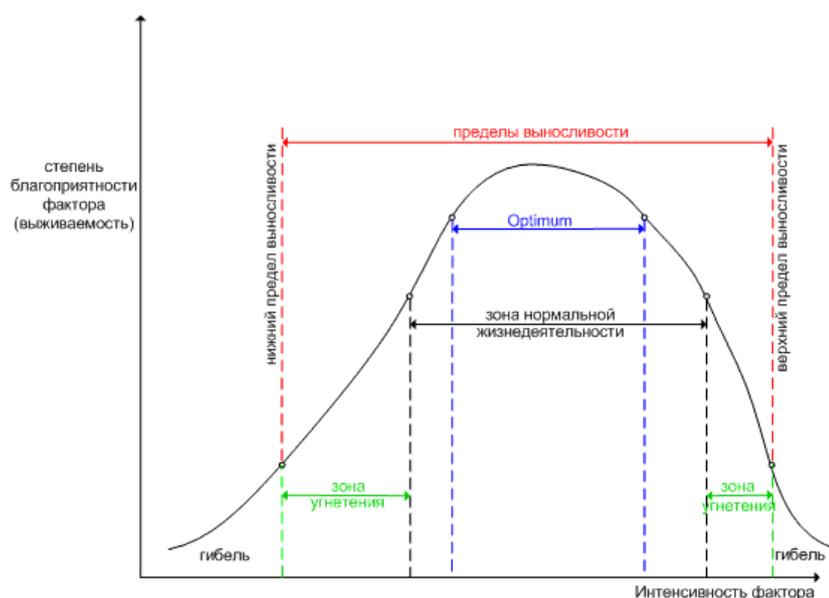


Рисунок 1 – Зависимость действия экологического фактора от его интенсивности

Подобные эксперименты можно провести и для проверки влияния других факторов. Результаты графически будут соответствовать кривой подобного же типа.

Повторяемость наблюдаемых тенденций дает возможность сделать заключение, что здесь речь идет о фундаментальном биологическом принципе. Для *каждого вида растений (животных) существуют оптимум, стрессовые зоны и пределы устойчивости или выносливости в отношении каждого средового фактора.*

При значении фактора, близком к пределам выносливости или толерантности, организм обычно может существовать лишь непродолжительное время. В более узком интервале условий возможно длительное существование и рост особей. Еще в более узком диапазоне происходит размножение, и вид может существовать неограниченно долго. Обычно где-то в средней части диапазона устойчивости имеются условия, наиболее благоприятные для жизнедеятельности, роста и размножения. Эти условия называют оптимальными, в которых особи данного вида оказываются наиболее приспособленными, т. е. оставляют наибольшее число потомков. На практике выявить такие условия сложно, и обычно определяют оптимум для отдельных показателей жизнедеятельности — скорости роста, выживаемости и т. п.

Свойство видов адаптироваться к тому или иному диапазону факторов среды обозначается понятием «экологическая пластичность» (экологическая валентность) вида. Чем шире диапазон колебаний экологического фактора, в пределах которого данный вид может существовать, тем больше его экологическая пластичность (рис. 2).

Виды, способные существовать при небольших отклонениях от фактора, от оптимальной величины, называются узкоспециализированными, а выдерживающие значительные изменения фактора — широкоприспособленными. К узкоспециализированным видам относятся, например, организмы пресных вод, нормальная жизнь которых сохраняется при низком содержании солей в среде. Для большинства обитателей морей, наоборот, нормальная жизнедеятельность сохраняется при высокой концентрации солей в окружающей среде. Отсюда пресноводные и морские виды обладают невысокой экологической пластичностью по отношению к солености. В то же время, например, трехиглой колюшке свойственна высокая экологическая пластичность, так как она может жить как в пресных, так и в соленых водах.

Экологически выносливые виды называют *эврибионтными* (euryos — широкий): маловыносливые — *стенобионтными* (stenos — узкий). Эврибионтность и стенобионтность характеризуют различные типы приспособления организмов к выживанию. Виды, длительное время развивающиеся в относительно стабильных условиях, утрачивают экологическую пластичность и вырабатывают черты стенобионтности, тогда как виды, существовавшие при значительных колебаниях факторов среды, приобретают повышенную экологическую пластичность и становятся эврибионтными.

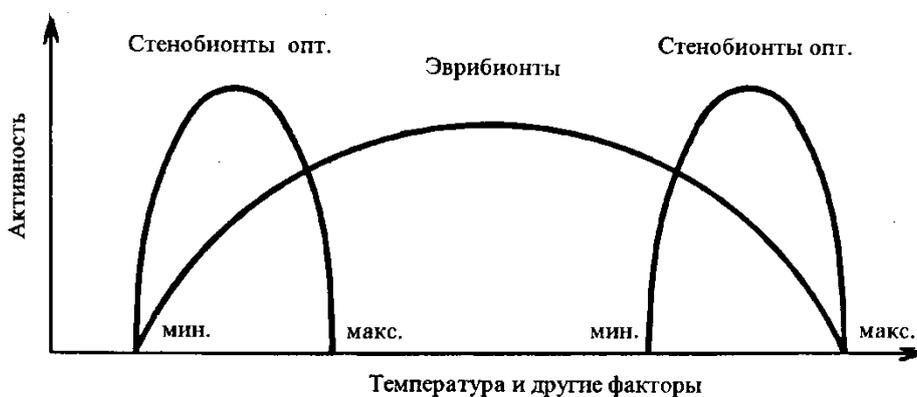


Рисунок 2 – Экологическая пластичность видов (по Ю. Одуму, 1975)

Эврибионтность, как правило, способствует широкому распространению видов. Многие простейшие, грибы (типичные эврибионты) являются космополитами и распро-

странены повсеместно. Стенобионтность обычно ограничивает ареалы. В то же время, нередко благодаря высокой специализированности, стенобионтам принадлежат обширные территории. Например, рыбацкая птица скопа (*Pandion haliaetus*) — типичный стенофаг, а по отношению же к другим факторам является эврибионтом, обладает способностью в поисках пищи передвигаться на большие расстояния и занимает значительный ареал.

Все факторы среды взаимосвязаны, и среди них нет абсолютно безразличных для любого организма. Популяция и вид в целом реагируют на эти факторы, воспринимая их по-разному. Такая избирательность обуславливает и избирательное отношение организмов к заселению той или иной территории.

Различные виды организмов предъявляют неодинаковые требования к почвенным условиям, температуре, влажности, свету и т. д. Поэтому на разных почвах, в разных климатических поясах произрастают различные растения. С другой стороны, в растительных ассоциациях формируются разные условия для животных. Приспосабливаясь к абиотическим факторам среды и вступая в определенные биотические связи друг с другом, растения, животные и микроорганизмы распределяются по различным средам и формируют многообразные экосистемы, объединяющиеся в биосферу Земли. Следовательно, к каждому из факторов среды особи и формирующиеся из них популяции приспосабливаются относительно независимым путем. Экологическая валентность их по отношению к разным факторам оказывается неодинаковой. Каждый вид обладает специфическим экологическим спектром, т. е. суммой экологических валентностей по отношению к факторам среды.

В комплексном действии среды факторы по своему воздействию неравноценны для организмов. Их можно подразделить на *ведущие* (главные) и *фоновые* (сопутствующие, второстепенные). Ведущие факторы различны для разных организмов, если даже они живут в одном месте. В роли ведущего фактора на разных этапах жизни организма могут выступать то одни, то другие элементы среды. Например, в жизни многих культурных растений, таких, как злаки, в период прорастания ведущим фактором является температура, в период колошения и цветения – почвенная влага, в период созревания – количество питательных веществ и влажность воздуха. Роль ведущего фактора в разное время года может меняться. Так, в пробуждении активности у птиц (синицы, воробьи) в конце зимы ведущим фактором является свет, и в частности длина дня, то летом его действие становится равнозначным температурному фактору.

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

Понятие о ведущих факторах нельзя смешивать с понятием об *ограничивающих факторах*. Фактор, уровень которого в качественном или количественном отношении (недостаток или избыток) оказывается близким к пределам выносливости данного организма, называется *ограничивающим*, или лимитирующим.

Понятие о лимитирующих факторах было введено в 1840 г. химиком Ю. Либихом. Изучая влияние на рост растений содержания различных химических элементов в почве, он сформулировал принцип: «Веществом, находящимся в минимуме, управляется урожай и определяется величина и устойчивость последнего во времени». Этот принцип известен под названием *правила*, или *закона минимума*, Либиха.

Лимитирующим фактором может быть не только недостаток, на что указывал Либих, но и избыток таких факторов, как, например, тепло, свет и вода. Как уже было отмечено ранее, организмы характеризуются экологическим минимумом и экологическим максимумом (рис. 3). Диапазоны между этими двумя величинами принято называть пределами устойчивости, выносливости или толерантности. Представление о лимитирующем влиянии максимума наравне с минимумом ввел В. Шелфорд (1913), сформулировавший *закон толерантности*. После 1910 г. по «экологии толерантности» были проведены многочисленные исследования, благодаря которым стали известны пределы существования для многих растений и животных.

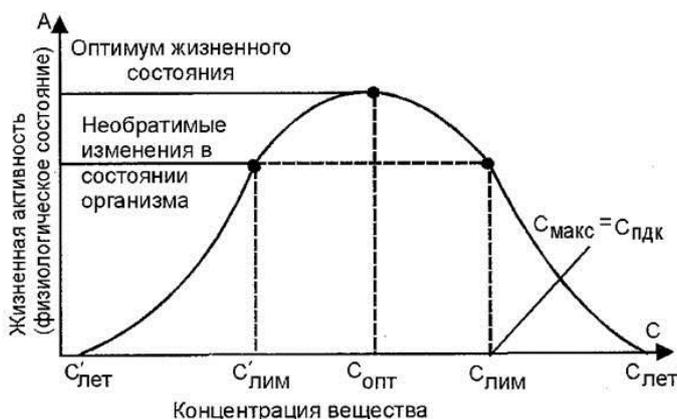


Рисунок 3 – Влияние загрязняющего атмосферный воздух вещества на организм человека

Ценность концепции лимитирующих факторов состоит в том, что она дает экологу отправную точку при исследовании сложных ситуаций. Изучая конкретную ситуацию, эколог может выделить слабые звенья и сфокусировать внимание на тех условиях среды, которые с наибольшей вероятностью могут оказаться критическими или лимитирующими. Если для организма характерен широкий диапазон выносливости (устойчивости, толерантности) к фактору, отличающемуся относительным постоянством, и присутствует в среде в умеренных количествах, вряд ли такой фактор является лимитирующим. Наоборот, если известно, что тот или иной организм обладает узким диапазоном толерантности к какому-то изменчивому фактору, то именно этот фактор и заслуживает внимательного изучения, так как он может быть лимитирующим. Так, содержание кислорода в наземных местообитаниях настолько велико и он столь доступен, что редко служит лимитирующим фактором для наземных организмов, за исключением паразитов, обитателей почв или больших высот. Тогда как в воде кислорода сравнительно мало, его содержание там нередко значительно варьируется, и вследствие этого для водных организмов, в первую очередь животных, он часто служит важным лимитирующим фактором. Поэтому эколог-гидробиолог всегда имеет наготове прибор для определения количества кислорода и измеряет содержание этого газа в ходе изучения любой незнакомой ситуации. Экологу же, изучающему наземные экосистемы, реже приходится измерять содержание кислорода. В целом же смысл анализа условий среды, например при оценке воздействия человека на природную среду, состоит в следующем:

- путем наблюдения, анализа и эксперимента обнаружить «функционально важные» факторы;
- определить, как эти факторы влияют на особей, популяции, сообщества, тогда удастся довольно точно предсказать результат нарушений среды или планируемых ее изменений.

Лекция № 3. Абиотические факторы

Абиотический, или неживой, компонент среды подразделяется на климатические, почвенные (эдафические), топографические и другие физические факторы, в том числе воздействие волн, морских течений, огня и т. д.

Свет является одним из важнейших абиотических факторов, особенно для фотосинтезирующих зеленых растений. Солнце излучает в космическое пространство громадное количество энергии. На границе земной атмосферы с космосом радиация составляет от 1,98 до 2 кал/см², или 136 МВт/см² («солнечная постоянная»).

42 % всей падающей радиации (33 + 9 %) отражается атмосферой в мировое пространство, 15% поглощается толщей атмосферы и идет на ее нагревание и только 43 % достигает земной поверхности. Эта доля радиации состоит из *прямой радиации* (27 %) – почти параллельных лучей, идущих непосредственно от Солнца и несущих наибольшую энергетическую нагрузку, и *рассеянной* (диффузной) радиации (16 %) – лучей, поступающих к Земле со всех точек небосвода, рассеянных молекулами газов воздуха, капельками водяных паров, кристалликами льда, частицами пыли, а также отраженных вниз от облаков. Общую сумму прямой и рассеянной радиации называют *суммарной радиацией*.

Свет для организмов, с одной стороны, служит первичным источником энергии, без которого невозможна жизнь, а с другой – прямое воздействие света на протоплазму смертельно для организма. Таким образом, многие морфологические и поведенческие характеристики связаны с решением этой проблемы. Эволюция биосферы в целом была направлена главным образом на «укрощение» поступающего солнечного излучения, использование его полезных составляющих и ослабление вредных или на защиту от них. Следовательно, свет – это не только жизненно важный фактор, но и лимитирующий как на минимальном, так и максимальном уровне.

Среди солнечной энергии, проникающей в атмосферу Земли, на видимый свет приходится около 50 % энергии, остальные 50 % составляют тепловые инфракрасные лучи и около 1 % – ультрафиолетовые лучи. Видимые лучи («солнечный свет») состоят из лучей разной окраски и имеют разную длину волн (табл. 1).

Так, ультрафиолетовые лучи с длиной 0,25–0,30 мкм способствуют образованию витамина D в животных организмах, при длине волны 0,326 мкм в коже человека образуется защитный пигмент, а лучи с длиной волны 0,38–0,40 мкм обладают большей фотосинтетической активностью. Эти лучи в умеренных дозах стимулируют рост и размножение клеток, способствуют синтезу высокоактивных биологических соединений, повышая в растениях содержание витаминов, антибиотиков, увеличивают устойчивость к болезням.

Инфракрасное излучение воспринимается всеми организмами, например, воздействуя на тепловые центры нервной системы животных организмов, осуществляет тем самым у них регуляцию окислительных процессов и двигательные реакции как в сторону

предпочитаемых температур, так и от них.

Таблица 1 – Спектр солнечного света

<u>Лучи</u>	<u>Длина волны в микрометрах (мкм)</u>
Ультрафиолетовые	0,06-0,39
Фиолетовые	0,39-0,45
Синие	0,45-0,48
Голубые	0,48-0,50
Зеленые	0,50-0,56
Желтые	0,56 -0,58
Оранжевые	0,58-0,62
Красные	0,62-0,78
Инфракрасные	0,78 - до 4 мм

Особое значение в жизни всех организмов имеет видимый свет. С участием света у растений и животных протекают важнейшие процессы: фотосинтез, транспирация, фото-периодизм, движение, зрение у животных, прочие процессы.

На свету происходит образование хлорофилла и осуществляется важнейший в биосфере процесс фотосинтеза. Фотосинтезирующая деятельность зеленых растений обеспечивает планету органическим веществом и аккумулированной в нем солнечной энергией — источником возникновения и фактором развития жизни на Земле.

Интенсивность фотосинтеза несколько варьирует с изменением длины волны света. В наземных средах жизни качественные характеристики солнечного света не настолько изменчивы, чтобы это сильно влияло на интенсивность фотосинтеза, при прохождении же света через воду красная и синяя области спектра отфильтровываются, и получающийся зеленоватый свет слабо поглощается хлорофиллом. Однако живущие в море красные водоросли (Rhodophyta) имеют дополнительные пигменты (фитоэритрины), которые позволяют им использовать эту энергию и жить на большей глубине, чем зеленые водоросли.

Лучи разной окраски различаются животными. Например, бабочки при посещении цветков растений предпочитают красные или желтые, двукрылые насекомые выбирают белые и голубые. Пчелы проявляют повышенную активность к желто-зеленым, сине-фиолетовым и фиолетовым лучам, не реагируют на красный, воспринимая его как темноту. Гремучие змеи видят инфракрасную часть спектра. Для человека область видимых лучей – от фиолетовых до темно-красных.

Каждое местообитание характеризуется определенным световым режимом, соотношением интенсивности (силы), количества и качества света.

Интенсивность, или *сила, света* измеряется количеством калорий или джоулей, приходящихся на 1 см² горизонтальной поверхности в минуту. Для прямых солнечных лучей этот показатель практически не изменяется в зависимости от географической широты. Существенное же на него влияние оказывают особенности рельефа. Так, на южных склонах интенсивность света всегда больше, чем на северных.

Количество света, определяемое суммарной радиацией, от полюсов к экватору увеличивается.

Для определения светового режима необходимо учитывать и количество отражаемого света – *альбедо*. Оно выражается в процентах от общей радиации и зависит от угла па-

дения лучей и свойств отражающей поверхности.

Например, снег отражает 85 % солнечной энергии, альbedo зеленых листьев клена составляет 10 %, а осенних пожелтевших – 28 %.

По отношению к свету различают следующие экологические группы растений: световые (светолюбые), теневые (тенелюбы) и теневыносливые. *Световые виды* (гелиофиты) обитают на открытых местах с хорошей освещенностью, в лесной зоне встречаются редко.

Теневые растения (сциофиты) не выносят сильного освещения, живут в постоянной тени под пологом леса. Это главным образом лесные травы. При резком освещении, например на вырубках, они проявляют явные признаки угнетения и часто погибают.

Теневыносливые растения (факультативные гелиофиты) живут при хорошем освещении, но легко переносят незначительное затенение. Это большинство растений лесов. Расположение листовых пластинок в пространстве значительно варьирует в условиях избытка и недостатка света. Так, листья гелиофитов нередко «увертываются», «отворачиваются» от избыточного света, а у теневыносливых растений, растущих при ослабленном освещении, наоборот, листья направлены таким образом, чтобы получить максимальное количество падающей радиации.

Освещение вызывает у растений ростовые движения, которые проявляются в том, что из-за неравномерного роста стебля или корня происходит их искривление. Это явление носит название *фототропизма*.

Одностороннее освещение смещает в затененную сторону поток ростового гормона ауксина, направленного, как правило, строго вниз. Обеднение ауксином освещенной стороны побега приводит здесь к торможению роста, а обогащение ауксином затененной стороны – к стимуляции роста, что и вызывает искривление.

Температура. Тепловой режим – важнейшее условие существования живых организмов, так как все физиологические процессы в них возможны при определенных условиях. Главным источником тепла является солнечное излучение.

Солнечная радиация превращается в экзогенный, находящийся вне организма, источник тепла во всех случаях, когда она падает на организм и им поглощается. Сила и характер воздействия солнечного излучения зависят от географического положения и являются важными факторами, определяющими климат региона.

Пределы, в которых может существовать жизнь, очень узки – около 300 °С, от -200 °С до +100 °С. На самом деле большинство видов и большая часть активности приурочены к более узкому диапазону температур (табл. 2).

Таблица 2 – Температурный диапазон активной жизни на Земле, °С

Среда жизни	Максимум	Минимум	Амплитуда
Суша	55	-70	125
Моря	35,6	-3,3	38,9
Пресные воды	93	0	93

Как правило, эти температуры, при которых возможно нормальное строение и функционирование белков: от 0 до +50°С. Однако целый ряд организмов обладает специализированными ферментными системами и приспособлен к активному существованию при температуре тела, выходящей за названные выше пределы.

Температурный фактор характеризуется ярко выраженными как сезонными, так и суточными колебаниями. В ряде районов Земли это действие фактора имеет важное сигнальное значение в регуляции сроков активности организмов, обеспечении их суточного и сезонного режимов жизни.

Как к экологическому фактору, по отношению к температуре все организмы подразделяются на две группы: *холодолюбивые* и *теплолюбивые*. Холодолюбивые организмы, или *криофилы*, способны жить в условиях сравнительно низких температур и не выносят высоких. Кривофилы могут сохранять активность при температуре клеток до -8 и -10 °С, когда жидкости их тела находятся в переохлажденном виде. Характерно для представителей разных групп, например бактерий, грибов, моллюсков, членистоногих, червей и др. Кривофилы населяют холодные и умеренные зоны. Холодостойкость растений весьма различна и зависит от условий, в которых они обитают.

Так, древесные и кустарниковые породы Якутии не вымерзают при -70 °С, в Антарктиде при такой же температуре обитают лишайники, отдельные виды водорослей, ногохвостки, пингвины. В лабораторных экспериментах семена, споры и пыльца растений, коловратки, нематоды, цисты простейших после обезвоживания переносят температуры до $-195,75$ °С (температура жидкого азота), возвращаясь после этого к активной жизни. Приостановка всех жизненных процессов организма называется *анабиозом*. Из анабиоза живые организмы возвращаются к нормальной жизни при условии, если не была нарушена структура макромолекул в их клетках.

У теплолюбивых, или *термофилов*, жизнедеятельность приурочена к условиям довольно высоких температур. Настоящими термофилами являются растения жарких тропических районов. Они не переносят низких температур и нередко гибнут уже при 0 °С, хотя физического замораживания их тканей и не происходит. Причинами гибели здесь обычно называют нарушение обмена веществ, подавление физиологических процессов, что приводит к образованию в растениях не свойственных им продуктов, в том числе и вредных, вызывающих отравление.

В зависимости от ширины интервала температуры, в которой данный вид может существовать, организмы делятся на *эвритермные* и *стенотермные*. Эвритермные организмы выдерживают широкие колебания температуры, стенотермные живут лишь в узких пределах.

Растения и животные в ходе длительного эволюционного развития, приспособляясь к периодическим изменениям температурных условий, выработали в себе различную потребность к теплу в разные периоды жизни. Например, прорастание семян растений происходит при более низких температурах, чем последующий их рост.

При оптимальных температурах у всех организмов физиологические процессы протекают наиболее интенсивно, что способствует увеличению темпов их роста. Здесь к биологическим процессам вполне приемлемо *правило Вант-Гоффа* (Т.А. Акимова, В.В. Хаскин, 1998).

Так, если скорость V_T реакции измерена при двух температурах T_1 и T_2 , причем $T_1 < T_2$, то температурный коэффициент Вант-Гоффа:

$$Q_{10} = V_2 / V_1^{10/\Delta T} \quad (3.1)$$

Зависимость скорости реакции от температуры может быть выражена уравнением Аррениуса:

$$V_T = A_V [\exp(-E^*/RT)] \quad (3.2)$$

где A_V – фактор частоты событий, называемый также константой Аррениуса;
 E^* – энергия активации данной реакции (Дж/моль), необходимая для преодоления потенциального барьера реакции;
 R – газовая постоянная [8,3144 Дж/(моль · К)];
 T – абсолютная температура, К.

В диапазоне температур 15–40 °С (288–313 К) значения Q_{10} большинства биохимических процессов лежат между 1,5 и 2,5, а значения E^* – между 30 и 65 кДж/моль.

Исходя из этого правила, скорость химических реакций возрастает в 2–3 раза при повышении температуры на каждые 10 °С. При температурах выше или ниже оптимальных скорость биохимических реакций в организме снижается или вообще нарушается. И как итог – замедление темпов роста и даже гибель организма.

Температуры, лежащие выше нижнего порога развития и не выходящие за пределы верхнего, получили название эффективных температур. Для растений и эктотермных животных количество тепла, необходимого для развития, определяется суммой эффективных температур или суммой тепла. Зная нижний порог развития, легко определить эффективную температуру — по разности наблюдаемой и пороговой температур. Так, если нижний порог развития организма равен 10 °С, а реальная в данный момент температура воздуха 25°С, то эффективная температура будет 15 °С (25–10 °С). Сумма эффективных температур определяется по формуле:

$$C = (t - t_1) \cdot n, \quad (3.3)$$

где C – сумма эффективных температур;
 t – температура окружающей среды (реальная, наблюдаемая);
 t_1 – температура порога развития;
 n – продолжительность (длительность) развития в днях, часах.

Сумма эффективных температур для каждого вида растений и эктотермных животных, как правило, величина постоянная, при том, что если другие условия среды находятся в оптимуме, отсутствуют осложняющие факторы.

У животных морфологические адаптации к температуре прослеживаются четко. Под действием теплового фактора у животных формируются такие морфологические признаки, как отражательная поверхность тела, пуховой, перьевого и шерстного покровы у птиц и млекопитающих, жировые отложения. Большинство насекомых в Арктике и высоко в горах имеет темную окраску. Это способствует усиленному поглощению солнечного тепла. Темный пигмент яиц многих водных животных выполняет ту же функцию. Эндотермные животные, обитающие в холодных областях (полярные медведи, киты и др.), имеют, как правило, крупные размеры, тогда как обитатели жарких стран (например, многие насекомоядные млекопитающие) обычно меньше по размерам. Это явление носит название *пра-*

вила Бергмана. Согласно этому правилу, при *продвижении на север средние размеры тела в популяциях эндотермных животных увеличиваются.*

При увеличении размеров уменьшается относительная поверхность тела, а следовательно, и теплоотдача.

Размеры выступающих частей тела также варьируют в соответствии с температурой среды. У видов, живущих в более холодном климате, различные выступающие части тела (хвост, уши, конечности и др.) меньше, чем у родственных видов из более теплых мест. Это явление известно как правило *Аллена*. Правило Аллена наглядно проявляется при сравнении длины ушей у трех видов лисиц, обитающих в разных географических областях.

Третье правило (носит название правила Глогера) гласит, что окраска животных в холодном и сухом климате сравнительно светлее, чем в теплом и влажном. Эти правила (часто их называют законами), управляющие адаптациями млекопитающих, равным образом относятся и к человеку.

Биохимическая адаптация живых организмов к температуре проявляется, прежде всего, в изменении физико-химического состояния веществ, содержащихся в клетках и тканях. Так, при адаптации к низким температурам в клетках растения благодаря увеличению запаса пластических веществ повышается концентрация растворов, увеличивается осмотическое давление клеточного сока, уменьшается содержание свободной воды, не связанной в коллоиды. И это очень важно, так как «связанная» вода трудно испаряется и замерзает, слабо отжимается под давлением, обладает большой плотностью и в значительной степени утрачивает свойство растворителя. Она становится кристаллической по структуре и в то же время сохраняет жидкое состояние. Между частицами цитоплазмы и водой устанавливается единство структуры, обеспечивающее ей таким образом вхождение в структуру макромолекул белков и нуклеиновых кислот. В таком состоянии ее трудно заморозить, перевести в твердое состояние. Важным приспособлением к низким температурам является и отложение запасных питательных веществ в виде высокоэнергетических соединений – жира, масла, гликогена и др.

На основе физиологических процессов многие организмы способны в определенных пределах менять температуру своего тела. Эта способность называется *терморегуляцией*. Как правило, терморегуляция сводится к тому, что температура тела поддерживается на более постоянном уровне по сравнению с температурой окружающей среды. Особенно совершенны механизмы терморегуляции у эндотермных животных.

У животных есть разнообразные *поведенческие* адаптации к температуре. Они проявляются в перемещениях животных в места с более благоприятными температурами (перелеты, миграции), в изменениях сроков активности, сдвигая ее на более светлое время суток и т. д.

При всем многообразии приспособлений живых организмов к воздействию неблагоприятных температурных условий среды выделяют три основных пути: *активный, пассивный и избегание неблагоприятных температурных воздействий.*

Вода. В жизни организмов вода выступает как важнейший экологический фактор. Без воды нет жизни. Живых организмов, не содержащих воду, на Земле не найдено. Она является основной частью протоплазмы клеток, тканей, растительных и животных соков. Все биохимические процессы ассимиляции и диссимиляции, газообмен в организме осуществляются при наличии воды. Вода с растворенными в ней веществами обуславливает

осмотическое давление клеточных и тканевых жидкостей, включая и межклеточный обмен. В период активной жизнедеятельности растений и животных содержание воды в их организмах, как правило, довольно высокое (табл. 3).

Таблица 3 – Содержание воды в растительных и животных организмах, % к массе тела (по Б. С. Кубанцеву, 1973)

Растения	Содержание воды	Животные	Содержание воды
Водоросли	96-98	Губки	84
Корни моркови	87-91	Моллюски	80-92
Листья трав	83-86	Насекомые	46-92
Листья деревьев	79-82	Ланцетник	87
Клубни картофеля	74-80	Земноводные	До 93
Стволы деревьев	40-55	Млекопитающие	68-83

Влажность — это параметр, характеризующий содержание водяного пара (газообразной воды) в воздухе. Различают абсолютную и относительную влажность. *Абсолютная влажность* — количество газообразной воды, содержащейся в воздухе, и выраженное через массу воды на единицу массы воздуха (например, в граммах на 1 кг или на 1 м³ воздуха). *Относительная влажность* — это отношение количества имеющегося в воздухе пара к насыщенному количеству пара при данных условиях температуры и давления. Это соотношение устанавливается по формуле:

$$r = \frac{P}{PS} \cdot 100, \quad (3.4)$$

где r — относительная влажность;

P и PS — абсолютная и насыщающая (максимальная) влажность при данной температуре.

В экологических исследованиях относительная влажность измеряется довольно часто. Большое значение для организмов имеет и *дефицит насыщения* воздуха водяными парами или разность между максимальной и абсолютной влажностью при определенной температуре. Дефицит насыщения воздуха можно обозначить буквой d и определить по формуле:

$$d = PS - P \quad (3.5)$$

По отношению к водному режиму наземные организмы подразделяются на три основные экологические группы: *гигрофильные* (влаголюбивые), *ксерофильные* (сухотлюбивые) и *мезофильные* (предпочитающие умеренную влажность). Примером гигрофилов среди растений могут служить калужница болотная, кислица обыкновенная, лютик ползучий, чистяк лютичный и др.; среди животных — мокрецы, ногохвостки, комары, стрекозы, жужелицы, уж и т. д. Все они не выносят значительного водного дефицита и плохо переносят даже кратковременную засуху.

По способу регулирования водного режима наземные растения подразделяются на две группы: *пойкилогидридные* и *гомеогидридные*. Пойкилогидридные растения — это ви-

ды, не способные активно регулировать свой водный режим. У них нет каких-либо особенностей анатомического строения, которые способствовали бы защите от испарения. У большинства отсутствуют устьица. Транспирация равна простому испарению. Содержание воды в клетках находится в равновесии с давлением паров в воздухе или определяется его влажностью, зависит от его колебаний. К пойкилогидридным растениям относятся грибы, наземные водоросли, лишайники, некоторые мхи, из высших растений – тонколистные папоротники тропических лесов. Немногочисленную группу составляют цветковые растения, имеющие устьица, – представители семейства геснериевых, обитающие в расщелинах скал на Балканах и в Южной Африке.

Лекция № 4. Биотические и антропогенные факторы

В отличие от абиотических факторов, охватывающих всевозможные действия неживой природы, *биотические факторы* — это совокупность влияний жизнедеятельности одних организмов на другие. Среди них обычно выделяют: 1) влияние животных организмов (зоогенные факторы); 2) влияние растительных организмов (фитогенные факторы); 3) влияние человека (антропогенные факторы).

Клементс и Шелфорд (1939) взаимодействиям между различными организмами, населяющими данную среду, дали название *коакций*. Коакции подразделили на два типа.

Гомотипические реакции, или взаимодействия между особями одного и того же вида. Реакции этого типа весьма разнообразны. Основные из них – групповой и массовый эффекты, внутривидовая конкуренция.

Гетеротипические реакции, т.е. взаимоотношения между особями разных видов. Влияние, которое оказывают друг на друга два вида, живущих вместе, может быть нулевым, благоприятным или неблагоприятным. Отсюда типы комбинаций могут быть следующими.

Нейтрализм – оба вида независимы и не оказывают друг на друга никакого влияния.

Конкуренция – каждый из видов оказывает на другой неблагоприятное действие. Виды конкурируют в поисках пищи, укрытий, мест кладки яиц-и т. п. Оба вида называют конкурирующими.

Мутуализм – симбиотические взаимоотношения, когда оба сожительствующих вида извлекают взаимную пользу.

Сотрудничество – оба вида образуют сообщество. Оно не является обязательным, так как каждый вид может существовать отдельно, изолированно, но жизнь в сообществе им обоим приносит пользу.

Комменсализм – взаимоотношения видов, при которых один из партнеров получает пользу, не нанося ущерб другому.

Аменсализм – тип межвидовых взаимоотношений, при котором в совместной среде один вид подавляет существование другого вида, не испытывая противодействия.

Паразитизм – это форма взаимоотношений между видами, при которой организмы одного вида (паразита, потребителя) живут за счет питательных веществ или тканей организма другого вида (хозяина) в течение определенного времени.

Хищничество – такой тип взаимоотношений, при котором представители одного вида поедают (уничтожают) представителей другого, т. е. организмы одного вида служат пищей для другого.

Симбиоз – неразделимые взаимопользные связи двух видов, предполагающие обязательное тесное сожительство организмов, иногда даже с элементами паразитизма.

Протокооперация – простой тип симбиотических связей. При этой форме совместное существование выгодно для обоих видов, но не обязательно для них, т. е. не является непременным условием выживания видов (популяций).

При *комменсализме* как полезно-нейтральных взаимосвязях (+, 0) выделяют нахлебничество, сотрапезничество, квартиранство.

Нахлебничество – потребление остатков пищи хозяина, например взаимоотношения акул с рыбами-прилипалами.

Сотрапезничество – потребление разных веществ или частей их одного и того же ресурса. Например, взаимоотношения между различными видами почвенных бактерий-сапрофитов, перерабатывающих разные органические вещества из перегнивших растительных остатков, и высшими растениями, которые потребляют образовавшиеся при этом минеральные соли.

Квартиранство – использование одними видами других (их тел или их жилищ) в качестве убежища или жилища.

Непосредственное живое окружение организма составляет его *биотическую среду*. Каждый вид способен существовать только в таком биотическом окружении, где связи с другими организмами обеспечивают нормальные условия для их жизни. Отсюда следует, что многообразные. Живые организмы встречаются на нашей планете не в любом сочетании, а образуют определенные сообщества, в которые входят виды, приспособленные к совместному обитанию.

Взаимодействия между особями одного и того же вида, так называемые *гомотипиские реакции*, как было отмечено ранее, проявляются в групповом и массовом эффектах, внутривидовой конкуренции.

Термином *групповой эффект* Grasse, Chauvin (1944) обозначили изменения, связанные с объединением животных в группы по две или более особей. В настоящее время существование группового эффекта известно во многих отрядах насекомых и у позвоночных. Важным следствием этого является значительное ускорение роста.

Массовый эффект. Этот термин, предложенный Грассе, обозначает эффект, вызванный перенаселением среды. Между групповым и массовым эффектами существуют в большинстве случаев переходы, но, как правило, массовый эффект влечет за собой вредные для животных последствия, в то время как групповой эффект на них воздействует благоприятно.

Внутривидовая конкуренция. При внутривидовой конкуренции между особями сохраняются взаимоотношения, при которых они в состоянии размножаться и обеспечивать передачу свойственных им наследственных свойств.

Взаимоотношения между особями разных видов, или *гетеро-типические реакции*, проявляются в виде нейтрализма, межвидовой конкуренции, мутуализма, сотрудничества, комменсализма, паразитизма и хищничества.

При нейтральности особи не связаны друг с другом непосредственно, и сожительство их на одной территории не влечет для них как положительных, так и отрицательных последствий, но зависит от состояния сообщества в целом.

Межвидовой конкуренцией называют активный поиск двумя или несколькими видами одних и тех же пищевых ресурсов среды обитания. Конкуренционные взаимоотношения, как правило, возникают между видами со сходными экологическими требованиями.

Фитогенные факторы. В отечественной литературе наиболее распространена классификация форм взаимоотношений между растениями по В. Н. Сукачеву (рис. 4).

Антропогенные факторы. Действие человека как экологического фактора в природе огромно и чрезвычайно многообразно. В настоящее время ни один из экологических факторов не оказывает столь существенного и всеобщего, т. е. планетарного, влияния, как человек, хотя это наиболее молодой фактор из всех действующих на природу. Влияние антропогенного фактора постепенно усиливалось, начиная от эпохи собирательства (где оно мало чем отличалось от влияния животных) до наших дней, эпохи научно-технического прогресса и демографического взрыва. В процессе своей деятельности человек создал большое количество самых разнообразных видов животных и растений, существенным образом преобразовывал естественные природные комплексы.



Рисунок 4 – Формы взаимоотношений между растениями по В. Н. Сукачеву (1964)

Влияние антропогенного фактора в природе может быть как *сознательным*, так и *случайным*, или *неосознанным*. Человек, распахивая целинные и залежные земли, создает сельскохозяйственные угодья (агроценозы), выводит высокопродуктивные и устойчивые к заболеваниям формы, расселяет одних и уничтожает других. Эти воздействия часто являются положительными, но нередко носят отрицательный характер, например, необдуманное расселение многих животных, растений, микроорганизмов, хищническое уничтожение целого ряда видов, загрязнение среды и др.

К случайным относятся воздействия, происходящие в природе под влиянием человеческой деятельности, но заранее непредусмотренные и незапланированные человеком. И таких примеров немало: распространение различных вредителей, паразитов, случайный завоз различных организмов с грузом, непредвиденные последствия, вызванные созна-

тельными действиями в природе, например нежелательные явления, вызванные осушением болот, постройкой плотин, распашкой целины и др.

Изменения происходят не только в крупных масштабах, но и на примере отдельных видов. Так, на освоенных землях, на посевах злаковых культур стали в больших количествах размножаться пшеничный трипс, злаковые тли, некоторые виды клопов (например, вредная черепашка), различные виды стеблевых блошек, толстоножка и другие. Многие из этих видов стали доминирующими, а ранее существовавшие здесь виды исчезли или были оттеснены в крайние условия. Изменения коснулись не только растительного и животного мира, но и микрофлоры и микрофауны, изменились многие звенья в цепях питания.

Деятельность человека вызывает целый ряд приспособительных реакций и со стороны организмов. Появление сорняков, придорожных растений, амбарных вредителей и других подобных им является следствием приспособления организмов к человеческой деятельности в природе. Появились организмы, частично или полностью утратившие связь со свободной природой, например амбарный долгоносик (*Calandra granaria* L.), мучные жуки из рода (*Tribolium*) и др. Многие местные виды приспособляются не только к жизни в условиях агроценозов, но вырабатывают особые приспособительные черты строения, приобретают ритмы развития, которые соответствуют условиям жизни на обрабатываемых территориях, способные выдерживать уборку урожая, различные агротехнические мероприятия (систему обработки почв, севообороты), химические средства борьбы с вредителями.

В ответ на химические обработки посевов, проводимые человеком, у многих организмов появилась устойчивость к различным инсектицидам, обусловленная появлением особых, видоизмененных по химическому составу липоидов. Способностью жировой ткани растворять и накапливать в себе значительное количество яда, а также и в связи с усилением ферментативных реакций в обмене веществ, способностью превращать ядовитые вещества в нейтральные или неядовитые. К приспособлениям у организмов, связанных с деятельностью человека, относятся сезонные миграции синиц из леса в город и обратно. Зимой в городах эти птицы с поразительной тщательностью и регулярностью обследуют одно окно жилого дома за другим. В поисках корма сдирают клювом бумажную упаковку с коробок, пакетов и других предметов, по внешнему виду далеких от «привычных» кормовых объектов, встречающихся им в условиях леса.

Лекция № 5. Среда обитания. Зависимость организмов от среды обитания. Влияние организмов на среду обитания

На нашей планете живые организмы в ходе длительного исторического развития освоили четыре среды жизни, которые распределились соответственно минеральным оболочкам: гидросфера, литосфера, атмосфера.

Водная среда была первой, в которой возникла и распространилась жизнь. Гидросфера как водная среда жизни занимает около 71% площади и 1/800 часть объема земного шара. Основное количество воды, более 94%, сосредоточено в морях и океанах.

В океане с входящими в него морями прежде всего различают две экологические области: толщу воды – *пелагиаль* и дно – *бенталь*. В зависимости от глубины бенталь де-

лится на *сублииторальную зону* — область плавного понижения суши до глубины 200 м, *батиальную* — область крутого склона и *абиссальную зону* — океанического ложа со средней глубиной 3–6 км. Более глубокие области бентали, соответствующие впадинам океанического ложа (6–10 км), называют *ультраабиссалью*. Кромка берега, заливаемая во время приливов, называется *литоралью*. Часть берега выше уровня приливов, увлажняемая брызгами прибоя, получила название *супралиторали*.

Открытые воды Мирового океана также делятся на зоны по вертикали соответственно зонам бентали: *типелигиаль*, *бати-пелигиаль*, *абиссопелигиаль*.

Характерной чертой водной среды является ее *подвижность*, особенно в проточных, быстро текущих ручьях и реках. В морях и океанах наблюдаются приливы и отливы, мощные течения, штормы. В озерах вода перемещается под действием температуры и ветра.

Экологические группы гидробионтов. Толща воды, или *пелагиаль* (pelages — море), заселена пелагическими организмами, которые обладают способностью плавать или удерживаться в определенных слоях.

Нектон (nektos — плавающий) — это совокупность пелагических активно передвигающихся животных, не имеющих непосредственной связи с дном. Это главным образом крупные животные, которые способны преодолевать большие расстояния и сильные течения воды. Они имеют обтекаемую форму тела и хорошо развитые органы движения. К типичным нектонным организмам относятся рыбы, кальмары, киты, ластоногие. К нектону в пресных водах кроме рыб относятся земноводные и активно перемещающиеся насекомые.

Планктон (planktos — блуждающий, парящий) — это совокупность пелагических организмов, которые не обладают способностью к быстрым активным передвижениям. Как правило, это мелкие животные — *зоопланктон* и растения — *фитопланктон*, которые не могут противостоять течениям. В состав планктона включают и «парящие» в толще воды личинки многих животных. Планктонные организмы располагаются как на поверхности воды, на глубине, так и в придонном слое.

Организмы, располагающиеся на поверхности воды, составляют особую группу — *нейстон*. Состав нейстона зависит также от стадии развития ряда организмов. Проходя личиночную стадию, взрослея, они покидают поверхностный слой, служивший им убежищем, перемещаются жить на дно или в нижележащие и глубинные слои. К таким относятся личинки десятиногих, усонюгих, веслоногих ракообразных, брюхоногих и двустворчатых моллюсков, иглокожих, полихет, рыб и др.

Те же организмы, часть тела которых находится над поверхностью воды, а другая — в воде, получили название *плейстон*. К ним относят ряску (*Lemna*), сифонофоры (*Siphonophora*) и др.

В морском зоопланктоне доминируют мелкие ракообразные (*Copepoda*, *Amphipoda*, *Euphausiacea*), простейшие (*Foraminifera*, *Radiolaria*, *Tintinoidea*). Из крупных представителей — это крылоногие моллюски (*Pteropoda*), медузы (*Scyphozoa*) и плавающие гребневники (*Stenophora*), сальпы (*Salpae*), некоторые черви (*Aleiopidae*, *Tomopteridae*).

Планктонные организмы служат важным пищевым компонентом для многих водных животных, включая и таких гигантов, как усатые киты (*Mystacoceti*).

Бентос (benthos — глубина) — это совокупность организмов, обитающих на дне (на грунте и в грунте) водоемов. Он подразделяется на *зообентос* и *фитобентос*. Большой частью представлен прикрепленными, или медленно передвигающимися, или роющими в

грунте животными. На мелководье он состоит из организмов, синтезирующих органическое вещество (продуценты), потребляющих его (консументы) и разрушающих (редуценты). На глубинах, где нет света, фитобентос (продуценты) отсутствует. В морском зообентосе доминируют фораминифоры, губки, кишечнорастворимые, черви, плеченогие, моллюски, асцидии, рыбы и др. Более многочисленны бентосные формы на мелководьях. Их общая биомасса здесь может достигать десятков килограммов на 1 м².

Фитобентос пресных вод представлен бактериями, диатомовыми и зелеными водорослями. Прибрежные растения располагаются от берега вглубь четко выраженными поясами. *Первый пояс* – полупогруженные растения (камышы, рогоз, осоки и тростники); *второй пояс* – погруженные растения с плавающими листьями (водокрас, кубышки, кувшинки, ряска). В *третьем поясе* преобладают растения — рдесты, элодея и др.

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

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

Особенности адаптации растений к водной среде. Водные растения имеют значительные отличия от наземных растительных организмов. Так, способность водных растений поглощать влагу и минеральные соли непосредственно из окружающей среды отражается на их морфологической и физиологической организации. Характерным для водных растений является слабое развитие проводящей ткани и корневой системы. Корневая система служит главным образом для прикрепления к подводному субстрату и не выполняет функции минерального питания и водоснабжения, как у наземных растений. Питание же водных растений осуществляется всей поверхностью их тела.

У ряда водных организмов развита разнолистность, или *гетерофилия*. Так, у сальвинии (*Salvinia*) погруженные листья обеспечивают минеральное питание, а плавающие – органическое.

Особенности адаптации животных к водной среде. У животных, обитающих в водной среде, по сравнению с растениями адаптивные особенности более многообразны, к ним относятся такие, как *анатомо-морфологические, поведенческие* и др.

Животные, обитающие в толще воды, обладают в первую очередь приспособлениями, которые увеличивают их плавучесть и позволяют противостоять движению воды, течению. Данные же организмы вырабатывают приспособления, которые препятствуют поднятию их в толщу воды или уменьшают плавучесть, что позволяет удержаться на дне, включая и быстро текущие воды.

У мелких форм, живущих в толще воды, отмечается редукция скелетных образований. Так, у простейших (*Radiolaria, Rhizopoda*) раковины обладают пористостью, кремневые иглы скелета внутри полые. Удельная плотность гребневиков (*Stenophora*), медуз (*Scyphozoa*) уменьшается благодаря наличию воды в тканях. Скопление капелек жира в теле (ночесветки – *Noctiluca*, радиолярии – *Radiolaria*) способствует увеличению плавучести. Крупные скопления жира наблюдаются у некоторых ракообразных (*Cladocera, Sorepoda*), рыб и китообразных. Удельную плотность тела снижают и тем самым повышают

плавучесть плавательные пузыри, наполненные газом, которые имеют многие рыбы. У сифонофор (*Physalia*, *Velella*) развиты мощные воздухоносные полости.

Для животных, пассивно плавающих в толще воды, характерно не только уменьшение массы, но и увеличение удельной поверхности тела. Это связано с тем, что чем больше вязкость среды и выше удельная поверхность тела организма, тем он медленнее погружается в воду. У животных уплощается тело, на нем образуются шипы, выросты, придатки, например у жгутиковых (*Leptodiscus*, *Craspeditella*), радиолярий (*Aulacantha*, *Chalengeridae*) и др.

Наземно-воздушная среда жизни. Особенностью наземно-воздушной среды жизни является то, что организмы, которые здесь обитают, окружены воздухом и газообразной средой, характеризующейся низкими влажностью, плотностью и давлением, высоким содержанием кислорода. Как правило, животные в этой среде передвигаются по почве (твердый субстрат), а растения укореняются в ней.

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

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

Малая плотность воздуха создает незначительную сопротивляемость передвижению. Экологические выгоды этого свойства воздушной среды использовали многие наземные животные в ходе эволюции, приобретая способность к полету. 75 % всех видов наземных животных способны к активному полету. Это большей частью насекомые и птицы, но встречаются и млекопитающие, и рептилии.

Развита *анемохория* – расселение с помощью воздушных потоков. Анемохорные семена и плоды растений обладают также очень мелкими размерами (например, семена кипрея) или разнообразными крыловидными (клен *Acer pseudoplatanum*) и парашютовидными (одуванчик *Taraxacum officinale*) придатками.

Количество достигающей поверхности Земли радиации обусловлено географической широтой местности, продолжительностью дня, прозрачностью атмосферы и углом падения солнечных лучей. При разных погодных условиях к поверхности Земли доходит 42–70 % солнечной постоянной. Проходя через атмосферу, солнечная радиация претерпевает ряд изменений не только в количественном отношении, но и по составу. Коротковолновая радиация поглощается озоновым экраном и кислородом воздуха. Инфракрасные лучи по-

глощаются в атмосфере водяными парами и диоксидом углерода. Остальная часть в виде прямой или рассеянной радиации достигает поверхности Земли.

Совокупность прямой и рассеянной солнечной радиации составляет от 7 до 70 % суммарной радиации, тогда как в облачные дни рассеянная радиация составляет 100 %. В высоких широтах преобладает рассеянная радиация, тропиках — прямая. Рассеянная радиация содержит в полдень желто-красных лучей до 80 %, прямая — от 30 до 40 %. В ясные солнечные дни солнечная радиация, достигающая поверхности Земли, на 45 % состоит из видимого света (380–720 нм) и на 45 % из инфракрасного излучения. Только 10 % приходится на ультрафиолетовое излучение. На радиационный режим значительное влияние оказывает запыленность атмосферы. Вследствие ее загрязненности в некоторых городах освещенность может составлять 15 % и менее освещенности за городом.

Таким образом, в разных местообитаниях различаются не только интенсивность радиации, но и ее спектральный состав, продолжительность освещения растений, пространственное и временное распределение света разной интенсивности и т. д. Соответственно разнообразны и приспособления организмов к жизни в наземной среде при том или ином световом режиме. Как уже нами было отмечено ранее, по отношению к свету различают три основных группы растений: *светлюбивые* (гелиофиты), *тенелюбивые* (сциофиты) и *теневыносливые*. Светлюбивые и тенелюбивые растения различаются положением экологического оптимума.

Физиологические адаптации растений к световым условиям наземно-воздушной среды охватывают различные жизненные функции. Установлено, что у светлюбивых растений ростовые процессы более чутко реагируют на недостаток света по сравнению с тенелюбивыми. В результате наблюдается усиленное вытягивание стеблей, которое помогает растениям пробиться к свету, в верхние ярусы растительных сообществ.

Своеобразной формой физиологической адаптации при резком недостатке света служит потеря растением способности к фотосинтезу, переход к гетеротрофному питанию готовыми органическими веществами. Иногда такой переход становился безвозвратным из-за потери растениями хлорофилла, например, орхидеи тенистых еловых лесов (*Goodyera repens*, *Weottia nidus avis*), вертляница (*Monotropa hypopitys*). Они живут за счет мертвых органических остатков, получаемых от древесных пород и других растений. Данный способ питания получил название сапрофитного, а растения называют *сапрофитами*.

Дефицит влаги — одна из наиболее существенных особенностей наземно-воздушной среды жизни. Эволюция наземных организмов проходила путем приспособления к добычанию и сохранению влаги. Режимы влажности среды на суше разнообразны — от полного и постоянного насыщения воздуха водяными парами, где в год выпадает несколько тысяч миллиметров осадков (области экваториального и муссонно-тропического климата) до практически полного их отсутствия в сухом воздухе пустынь.

У растений сильно увлажненных наземных сред обитания нередко возникает необходимость удаления избытка влаги. Как правило, это бывает, когда почва хорошо прогревается и корни активно всасывают воду, а транспирация отсутствует (утром или при тумане, когда влажность воздуха 100 %).

Избыточная влага удаляется путем *гуттации* — это выделение воды через специальные выделительные клетки, расположенные по краю или на острие листа.

К гуттации способны не только гигрофиты, но и многие мезофиты. Например, в украинских степях гуттация обнаружена более чем у половины всех видов растений. Мно-

гие луговые травы гуттируют так сильно, что увлажняют поверхность почвы. Так животные и растения приспосабливаются к сезонному распределению осадков, к их количеству и характеру. Этим определяется состав растений и животных, сроки протекания тех или иных фаз в цикле их развития.

Отличительной чертой наземно-воздушной среды является большой размах температурных колебаний. В большинстве районов суши суточные и годовые амплитуды температур составляют десятки градусов. Особенно значительны изменения температуры воздуха в пустынях и приполярных континентальных районах. Например, сезонный размах температуры в пустынях Средней Азии 68–77 °С, а суточный 25–38 °С. В окрестностях Якутска среднеянварская температура воздуха -43 °С, среднеиюльская +19 °С, а годовой размах от -64 до +35 °С.

Устойчивость к температурным изменениям среды у наземных организмов различна и зависит от конкретного местообитания, где протекает их жизнь. Так, наземные листо-стебельные растения в большинстве своем растут в широком температурном диапазоне, т. е. являются эвритермными. Их жизненный интервал в активном состоянии простирается, как правило, от 5 до 55 °С, при этом между 5 и 40 °С эти растения продуктивны. Растения континентальных областей, для которых характерен четкий суточный ход температуры, развиваются лучше всего, когда ночь на 10–15 °С холоднее, чем день. Это относится к большинству растений умеренной зоны – при разнице температур 5–10 °С, а тропические растения при еще меньшей амплитуде – около 3 °С.

В наземно-воздушной среде условия жизни осложняются существованием *погодных изменений*. Многолетний режим погоды характеризует *климат местности*. В понятие климата входят не только средние значения метеорологических явлений, но и их годовой и суточный ходы, отклонение от него, их повторяемость. Климат определяется географическими условиями района. Каждое местообитание характеризуется определенным экологическим климатом, т. е. климатом приземного слоя воздуха, или *эоноклиматом*.

Для полной характеристики климатических условий того или иного местообитания не всегда достаточно данных эоноклимата или фитоклимата. Местные элементы среды (рельеф, экспозиция, растительность и т. п.) очень часто так изменяют в конкретном участке режим света, температуры, влажности, движение воздуха, что он значительно может отличаться от климатических условий местности. Локальные модификации климата, складывающиеся в приземном слое воздуха, называют *микроклиматом*. Например, условия жизни, окружающие личинок насекомых, живущих под корой дерева, иные, чем в лесу, где это дерево растет. Температура южной стороны ствола может быть на 10–15 °С выше температуры ее северной стороны. Устойчивым микроклиматом обладают заселенные животными норы, дупла деревьев, пещеры. Четких же различий между эоноклиматом и микроклиматом не существует. Считается, что эоноклимат – это климат больших территорий, а микроклимат – климат отдельных небольших участков. Микроклимат оказывает влияние на живые организмы той или иной территории, местности.

Почва как среда жизни. Земля единственная из известных планет, которая имеет удивительную плодородную пленку – почву. В. В. Докучаев (1846–1903) в классических работах о почвах России впервые стал рассматривать почву как динамическую, а не инертную среду. Он доказал, что почва не мертвый организм, а живой, населенный многочисленными организмами, она сложна по своему составу.

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.

В почве, как правило, выделяют три основных горизонта, различающиеся по морфологическим и химическим свойствам:

1. *Верхний перегнойно-аккумулятивный горизонт (А)*, в котором накапливается и преобразуется органическое вещество и из которого промывными водами часть соединений выносится вниз.

2. *Горизонт вымывания, или иллювиальный (В)*, где оседают и преобразуются вымытые сверху вещества.

3. *Материнскую породу или горизонт (С)*, материал которой преобразуется в почву. В пределах каждого горизонта выделяют более дробные слои, также сильно различающиеся по свойствам.

Животные и растения, обитающие на почве и в почве, постоянно воздействуют на субстрат, забирая у него питательные вещества. Поэтому каждый раз нарушается только что установившееся химическое равновесие в почве, происходит дальнейшее углубление процессов разложения и выветривания.

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*.

Большую роль в разрыхлении почвы, механическом перемещении органического и минерального вещества играют подвижные почвенные животные (дождевые черви, грызуны и др.). *В круговороте веществ в почве* растения синтезируют органическое вещество.

Экологические группы почвенных организмов. В среднем почва содержит 2–3 кг/м² живых растений и животных, или 20–30 т/га. При этом в умеренном климатическом поясе корни растений составляют 15 т (на 1 га), насекомые – 1 т, дождевые черви – 500 кг, нематоды – 50 кг, ракообразные – 40 кг, улитки, слизни – 20 кг, змеи, грызуны – 20 кг, бактерии – 3 т, грибы — 3 т, актиномицеты – 1,5 т, простейшие – 100 кг, водоросли – 100 кг.

По степени связи с почвой как средой обитания животных объединяют в три экологические группы: геобионты, геофилы и геоксены.

Геобионты – животные, постоянно обитающие в почве. Весь цикл их развития протекает в почвенной среде. Это такие, как дождевые черви (*Lymbricidae*), многие первичнобескрылые насекомые (*Apterygota*).

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 таракановые (*Blattodea*), многие полужестко-

крылые (Hemiptera), некоторые развивающиеся вне почвы жуки. Сюда же относятся грызуны и другие млекопитающие, живущие в норах.

Почвенных обитателей в зависимости от их размеров и степени подвижности можно разделить на несколько групп.

Микробиотип, микробиота – это почвенные микроорганизмы, составляющие основное звено детритной пищевой цепи, представляют собой как бы промежуточное звено между растительными остатками и почвенными животными. Сюда относятся прежде всего зеленые (Chlorophyta) и сине-зеленые (Cyanophyta) водоросли, бактерии (Bacteria), грибы (Fungi) и простейшие (Protozoa).

Мезобиотип, мезобиота – это совокупность сравнительно мелких, легко извлекающихся из почвы, подвижных животных. Сюда относятся почвенные нематоды (Nematoda), мелкие личинки насекомых, клещи (Oribatei), ногохвостки (Collembola) и др. Эта группа весьма многочисленна – от десятков и сотен тысяч до миллионов особей на 1 м² почвы. Питаются в основном детритом и бактериями. Клещи и насекомые нередко являются хищниками. Отдельные виды нематод паразитируют в корнях растений, зачастую сильно их повреждая.

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. Почва для них является плотной средой, оказывающей значительное механическое сопротивление при движении. Они передвигаются в почве, расширяя естественные скважины путем раздвижения почвенных частиц, роя новые ходы. Оба способа передвижения накладывают отпечаток на внешнее строение животных.

Мегабиотип, мегабиота – это крупные землерои, главным образом из числа млекопитающих.

Живые организмы как среда жизни. Использование одними живыми организмами других в качестве среды обитания – древнее и широко распространенное явление в природе. Установлено, что прокариотические организмы (бактерии, актиномицеты, сине-зеленые водоросли) имеют сожителей. У большого числа одноклеточных эукариотических форм (красные, зеленые и диатомовые водоросли, амёбы, радиолярии и др.) обнаружены внутриклеточные паразиты и симбионты. Практически нет ни одного вида многоклеточных организмов, не имеющих внутренних обитателей. Чем выше организация хозяев, чем больше степень дифференцированности их тканей и органов, тем более разнообразные условия они могут предоставить своим сожителям. Так, английский ученый А. Е. Шитли писал, что каждая птица – это, по сути, настоящий летающий зоопарк.

Паразитизм – явление столь всеобщее, что единственные живые существа, не подверженные нападению паразитов, это те паразиты, которые представляют собой последнее звено длинной цепи питания. Однако чем ниже на эволюционной лестнице находится та или иная группа живых организмов, тем больше она включает видов паразитов.

Для животных и растений, ведущих паразитический образ жизни, организм, на котором или в котором они поселяются (хозяин), является *специфической средой обитания*. Большая часть паразитов практически полностью утратила связь с внешним миром, и все стадии их развития происходят в организме хозяев, например малярийный плазмодий и др.

Между паразитами и хозяевами в процессе эволюции возникли сложные взаимоотношения. Различные их оттенки отражают пути возникновения паразитизма.

Первый путь – простое «квартирантство». Нередко более мелкий организм поселяется в жилище более крупного или вблизи него и со временем переходит на тело хозяина, а затем и внутрь, переключаясь на питание за счет его жизни или соков и таким образом причиняя ему вред. Квартирант может превратиться в конечном итоге в паразита, а тело хозяина становится для него средой обитания.

Второй путь перехода к паразитизму – через хищничество. Так, хищник при нападении на крупную добычу, которую не может уничтожить и съесть сразу, при определенных условиях проникнув внутрь тела хозяина и найдя там благоприятную среду — обилие пищи, может превратиться в паразита. Организм хозяина для паразита становится средой обитания.

Третий путь – случайное проникновение будущего паразита в организм хозяина. Например, крупные животные могут заглатывать с пищей мелкие формы, некоторые из них не погибают, а, приспособившись к новым условиям, превращаются в паразитов. В природе сохранилось немало примеров перехода этих трех путей от квартирантства, хищничества и случайного паразитирования к подлинному паразитизму. Вместе с тем сегодня трудно сказать, когда на Земле появился первый паразит, от какой группы животных или растений он произошел.

Паразитов обычно делят на две группы: *эктопаразитов* и *эндопаразитов*. Эктопаразиты – это наружные паразиты, обитающие на поверхности тела хозяина (клещи, пиявки, блохи). У растений-эктопаразитов большая часть тела находится вне хозяина, а в него внедряются и вступают в контакт с живыми клетками лишь органы чужеядного питания – присоски или гаустории (повилика европейская – *Cuscuta europaea* и др.). Эндопаразиты — внутренние паразиты, живущие внутри тела хозяина. Это большинство гельминтов, бактерии, вирусы, паразитические простейшие. У растений-эндопаразитов почти все тело помещается внутри тканей хозяина, наружу выходят лишь органы размножения (виды рода *Rafflesia*). У многих паразитических грибов тело находится в межклетниках высшего растения, а в клетки внедряются гаустории. Паразитические низшие грибы и бактерии живут внутри клеток растения-хозяина.

Отличают и *стационарный паразитизм*, когда паразит на длительное время, часто на всю жизнь, связывает себя с хозяином. Стационарные паразиты могут быть приурочены к одному хозяину (*постоянные*) – вши, пухоеды, чесоточные зудни, или развитие их протекает со сменой хозяев (*периодические*) – многие ленточные черви, сосальщики. Так, малярийный плазмодий определенную часть жизни проводит в малярийном комаре – окончательный хозяин. Промежуточным хозяином является человек. Окончательным хозяином служит тот организм, в котором обитает половозрелая форма паразита, а промежуточным – в котором паразит проходит личиночную, неполовозрелую стадию.

Среда обитания паразитов ограничена как во времени (жизнью хозяина), так и в пространстве. Поэтому основные адаптации направлены на возможность распространения в этой среде, передачи от одного хозяина к другому.

Громадная плодовитость, свойственная паразитам, получила название «закона большого числа яиц». Так, человеческая аскарида продуцирует в среднем 250 тыс. яиц за сутки, а за всю жизнь – свыше 60 млн. Подавляющее большинство яиц и зародышей паразитов гибнет, не выдержав воздействия различных факторов внешней среды, не попав в очередного хозяина, и только чрезвычайная плодовитость увеличивает шансы на выжива-

ние и завершение жизненного цикла хотя бы немногих потомков, поддерживая существование вида.

У ряда паразитов приспособления к умножению потомства проявляются и в виде *партеногенеза*, *полиэмбрионии* (клетки одного делящегося яйца дают начало множеству зародышей), *бесполого размножения* (почкование у пузырчатых стадий ленточных червей). Это приводит к чередованию поколений – полового и партеногенетического или полового и бесполого.

У многих паразитов чередование поколений сочетается со сменой двух или более хозяев, следовательно, одно поколение существует в одном хозяине, а другое – в другом.

Лекция № 6. Основные характеристики и структура популяции

В природе каждый существующий вид представляет сложный комплекс или даже систему внутривидовых групп, которые охватывают в своем составе особей со специфическими чертами строения, физиологии и поведения. Таким внутривидовым объединением особей и является популяция. Термин «популяция» был впервые введен в 1903 г. датским ученым Йогансеном для обозначения «естественной смеси особей одного и того же вида, неоднородной в генетическом отношении».

Популяция является генетической единицей вида, изменения которой осуществляет эволюция вида. Как группа совместно обитающих особей одного вида, *популяция выступает первой надорганизменной биологической макросистемой*. У популяции приспособительные возможности значительно выше, чем у слагающих ее индивидов. Популяция как биологическая единица обладает определенной структурой и функцией. Структура популяции характеризуется составляющими ее особями и их распределением в пространстве. Функции популяции аналогичны функциям других биологических систем. Им свойствен рост, развитие, способность поддерживать существование в постоянно меняющихся условиях, т. е. популяции обладают конкретными генетическими и экологическими характеристиками.

Пространство или ареал, занимаемое популяцией, может быть различным как для разных видов, так и в пределах одного вида. Величина ареала популяции определяется в значительной мере подвижностью особей или *радиусом индивидуальной активности*. Если радиус индивидуальной активности невелик, величина популяционного ареала обычно также невелика.

У растений радиус индивидуальной активности определяется расстоянием, на которое могут распространяться пыльца, семена или вегетативные части, способные дать начало новому растению. Во многих других случаях *трофический ареал* не совпадает с *репродукционным*. Так, несмотря на огромный трофический ареал белого аиста (*Ciconia alba*), обитающего в Европе, а зимой – в Африке, каждая пара птиц возвращается обычно в район своего старого гнезда, и популяции аистов, хотя и смешиваются на местах зимовок, но во время размножения занимают относительно небольшую территорию.

В зависимости от размеров занимаемой территории Н. П. Наумов (1963) выделяет три типа популяций: элементарные, экологические и географические.

Границы и размеры популяций в природе определяются особенностями не только заселяемой территории, но в первую очередь свойствами самой популяции. Здесь всегда

лежит степень ее генетического и экологического единства. Раздробление вида на множество мелких территориальных группировок носит приспособительный характер к большому разнообразию местных условий, что увеличивает генетическое многообразие вида и обогащает его генофонд. Таким образом, наиболее общим правилом является то, что индивиды любого живого вида всегда представлены не изолированными отдельностями, а их определенным образом организованными совокупностями. Это правило было сформулировано в 1903 г. С. С. Четвериковым (1880–1959) и получило название *правила объединения в популяции*.

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

Плотность популяции определяется количеством особей или биомассой на единицу площади либо объема, например: 400 деревьев на 1 га, 0,5 г циклопов в 1 м³ воды. Нередко важно различать *среднюю плотность*, т. е. численность или биомассу на единицу всего пространства, *кудельную или экологическую плотность* – численность или биомассу на единицу обитаемого пространства, доступной площади объема, которые фактически могут быть заняты популяцией.

Плотность популяции отличается изменчивостью и зависит от ее численности. При возрастании численности не наблюдается увеличение плотности лишь в том случае, когда возможно распределение популяции, расширение ее ареала. Особи, составляющие популяции, имеют различные типы пространственного распределения, выражающие их реакции на различные влияния, например, добычу и благоприятные физические условия или конкурентные реакции. Различают три типа распределения или расселения особей внутри популяции: равномерное, случайное и групповое.

Знание типа распределения организмов имеет большое значение при оценке плотности популяции методом выборки (в случае группового размещения площадь выборки должна быть большая). Возьмем n выборок. Среднее число особей в каждой выборке обозначим через m и получим рассеяние или дисперсию S^2 по формуле:

$$S^2 = \frac{\sum(x-m)^2}{n-1}. \quad (6.1)$$

При равномерном распределении дисперсия S^2 равна нулю, так как число особей в каждой выборке постоянно и равно среднему. В случае *случайного распределения* среднее m и дисперсия S^2 равны. При *групповом распределении* рассеяние S^2 выше среднего и разница между ними тем больше, чем сильнее тенденция животных к образованию скоплений.

Рождаемость – это способность популяции к увеличению численности. Характеризует частоту появления новых особей в популяции. Различают рождаемость абсолютную и удельную. *Абсолютная* (общая) рождаемость – число новых особей (ΔNn), появившихся за единицу времени (Δt). Удельная рождаемость выражается в числе особей на особь в единицу времени:

$$b = \frac{\Delta Nn}{\Delta t N}. \quad (6.2)$$

Так, для популяций человека как показатель удельной рождаемости используют число детей, родившихся в год на 1000 человек. В живых организмах заложена огромная

возможность к размножению и подтверждается *правилом максимальной рождаемости (воспроизводства)*: в популяции имеется тенденция к образованию теоретически максимально возможного количества новых особей. Оно достигается в идеальных условиях, когда отсутствуют лимитирующие экологические факторы и размножение ограничено лишь физиологическими особенностями вида.

Численность и плотность популяции зависит и от ее смертности. *Смертность популяции* – это количество особей, погибших за определенный период. Абсолютная (общая) смертность – это число особей, погибших в единицу времени (ΔNm).

Удельная смертность (d) выражается отношением абсолютной смертности к численности популяции:

$$d = \frac{\Delta Nm}{\Delta t N}. \quad (6.3)$$

Абсолютная и удельная смертность характеризуют скорость убывания численности популяции вследствие гибели особей от хищников, болезней, старости и т. д.

Различают три типа смертности. *Первый тип смертности* характеризуется одинаковой смертностью во всех возрастах. Выражается экспоненциальной кривой (убывающей геометрической прогрессии). Данный тип смертности встречается редко и только у популяций, которые постоянно находятся в оптимальных условиях.

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

Третий тип смертности отличается повышенной гибелью взрослых, в первую очередь старых, особей. Отличается он у насекомых, личинки которых обитают в почве, воде, древесине, а также в других местах с благоприятными условиями. В экологии широкое распространение получило графическое построение «кривых выживания» (рис. 5).

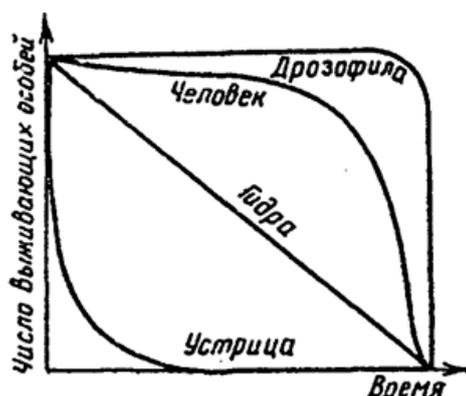


Рисунок 5 – Различные типы кривых выживания

Рождаемость и смертность, динамика численности напрямую связаны с возрастной структурой популяции. Популяция состоит из разных по возрасту и полу особей. Для каждого вида, а иногда и для каждой популяции внутри вида характерны свои соотношения возрастных групп. На эти соотношения влияют общая продолжительность жизни,

время достижения половой зрелости, интенсивность размножения — особенности, вырабатываемые в процессе эволюции как приспособления к определенным условиям. По отношению к популяции обычно выделяют три экологических возраста: *предрепродуктивный*, *репродуктивный* и *пострепродуктивный*.

Большой жизненный цикл растений включает все этапы развития особи — от возникновения зародыша до ее смерти или до полного отмирания всех поколений ее вегетативно возникшего потомства. В жизненном цикле растений выделяют периоды и возрастные состояния.

К периоду *первичного покоя* относятся покоящиеся семена; к *предгенеративному* — проростки (всходы), ювенильные, имматурные, виргинальные; к *генеративному* — молодые генеративные, средневозрастные генеративные, старые генеративные; к *постгенеративному* — субсенильные (старые вегетативные), сенильные.

Возрастная структура ценопопуляции в значительной степени определяется биологическими особенностями вида: периодичностью плодоношения, числом продуцируемых семян и вегетативных зачатков, способностью вегетативных зачатков к омоложению, скоростью перехода особей из одного возрастного состояния в другое, длительностью возрастного состояния, способностью образовывать клоны и др.

В сокращающихся популяциях преобладают старые особи, которые уже не способны интенсивно размножаться. Данная возрастная структура свидетельствует о неблагоприятных условиях. В быстро растущих популяциях преобладают интенсивно размножающиеся молодые особи. В стабильных популяциях это соотношение, как правило, составляет 1:1. При благоприятных условиях в популяции имеются все возрастные группы и поддерживается сравнительно стабильный уровень численности. На возрастной состав популяции помимо общей продолжительности жизни влияют длительность периода размножения, число генераций в сезон, плодовитость и смертность разных возрастных групп.

Популяция лосей в любое время года состоит из 10–11 возрастных групп, однако размножаться особи начинают только с пятой возрастной группы.

Еще более сложная картина наблюдается в популяциях растений. К примеру, дубы (*Quercus*) дают семенную продукцию в течение столетий. И как результат, популяции у них формируются из огромного количества возрастных групп.

Таким образом, следствием правила максимальной рождаемости (плодовитости, воспроизводства) популяции служит *правило стабильности ее возрастной структуры*: любая естественная популяция стремится к стабильной возрастной структуре, четкому количественному распределению особей по возрастам. Это правило сформулировано А. Лоткой в 1925 г.

Правило А. Лотки приложимо лишь к высшим организмам с возрастной структурой популяций и не имеет свойств универсальности, хотя в более широком биосистемном смысле оно универсально.

Половой состав популяции. Генетический механизм определения пола обеспечивает расщепление потомства по полу в отношении 1:1, так называемое соотношение полов. Но из этого не следует, что такое же соотношение характерно для популяции в целом. Сцепленные с полом признаки часто определяют значительные различия в физиологии, экологии и поведении самок и самцов. В силу разной жизнеспособности мужского и женского организмов это первичное соотношение нередко отличается от вторичного и особенно от третичного — характерного для взрослых особей. Так, у человека вторичное соотношение

полов составляет 100 девочек на 106 мальчиков, к 16–18 годам это соотношение из-за повышенной мужской смертности выравнивается и к 50 годам составляет 85 мужчин на 100 женщин, а к 80 годам – 50 мужчин на 100 женщин.

Генетические процессы в популяциях. Все природные популяции *гетерогенны* и насыщены *мутациями*. Генетическая гетерогенность любой популяции при отсутствии давления внешних факторов должна быть неизменной, находиться в определенном равновесии. А. В. Яблоков, А. Г. Юсупов (1998) приводят расчеты на двух примерах, впервые сделанные Г. Харди (1908).

Предположим, что в популяции число форм гомозиготных по разным аллелям одного гена (AA и aa) одинаково. Если особи — носители данных аллелей совершенно свободно скрещиваются друг с другом, то возможны следующие комбинации (табл. 4):

Таблица 4 – Возможные комбинации генов при свободном скрещивании особей

Самки	Самцы	
	0,5A	0,5a
0,5A	0,25AA	0,25Aa
0,5a	0,25Aa	0,25aa

Цифры показывают, что в данном поколении в популяции будут возникать гомозиготы AA и aa с частотой по 0,25, а гетерозиготы Aa – с частотой 0,50. Это же соотношение сохранится и в следующем поколении: частота гамет с рецессивным аллелем a составит 0,5 (0,25 от гомозигот aa+0,25 от гетерозигот Aa), также как и частота гамет с доминантным аллелем A (0,25 от гомозигот AA+0,25 от гетерозигот Aa). Это же соотношение сохранится во всех следующих поколениях, если не будет нарушено каким-либо внешним давлением.

Определенно, в подавляющем большинстве случаев в популяции встречается разное число гомозигот AA и aa. Разберем пример, когда частота аллелей данного гена в популяции будет 0,7 a, 0,3A (табл. 5):

Таблица 5 – Частота аллелей гена с определенным числом гомозигот

Самки	Самцы	
	0,3A	0,7a
0,3A	0,09AA	0,21Aa
0,7a	0,21Aa	0,49aa

Следовательно, в потомстве на 100 зигот будет 9 гомозигот AA, 49 гомозигот aa и 42 гетерозиготы Aa. В следующем поколении гаметы с аллелем A будут возникать с частотой 0,3 (0,09 от гомозигот AA+0,21 от гетерозигот Aa), а гаметы с аллелем a будут возникать опять-таки с частотой 0,7 (0,49 от гомозигот aa+0,21 от гетерозигот Aa). Как и в первом примере, это соотношение сохранится в каждой последующей генерации.

Если частоту встречаемости одного аллеля данного гена определить как q, то частота альтернативного аллеля того же гена может быть определена как 1–q. В потомстве свободно скрещивающихся особей должны быть следующие отношения таких аллелей (табл. б):

Таблица 6 – Соотношение аллелей в потомстве свободно скрещивающихся особей

Самки	Самцы	
	q	(1-q)
q (1 - q)	q·q q·(1 - q)	q·(1 - q) (1 - q)·(1 - q)

При суммировании это дает:

$$q^2 + 2q(1 - q) + (1 - q)^2 \text{ или } [q + (1 - q)]^2. \quad (6.4)$$

Эта формула носит название *формулы Харди-Вайнберга* и позволяет *рассчитывать относительную частоту генотипов и фенотипов в популяции*. Так, предположим, что в популяции каких-либо жуков обнаружены красные формы с частотой 25% (или 0,25) и черные с частотой 75% (или 0,75); черный цвет определяется доминантным аллелем А, а красный — рецессивным аллелем а. При этом частота встречаемости генотипов aa составит $(1 - q)^2 = 0,25$, а частота встречаемости аллеля а составит $\sqrt{(1 - q)^2} = \sqrt{0,25} = 0,5$. Согласно той же формуле частота доминантного аллеля А составит $1 - 0,5 = 0,5$, а частота гомозиготных доминантных генотипов AA составит в популяции $q^2 = 0,5^2 = 0,25$.

Итак, при анализе природных совокупностей особей (популяций) необходимо различать понятия: *частота гена* (количественное соотношение аллелей одного какого-либо локуса), *частота генотипа* (количественное соотношение разных генотипов) и *частота фенотипа* (количественное соотношение разных фенотипов).

Формула Харди-Вайнберга пригодна лишь для предельно упрощенной ситуации, для идеальной бесконечно большой популяции (иногда ее называют «менделевской») и при отсутствии давления каких-либо факторов. Кроме того, как известно, на частоту фенотипов оказывает влияние не только частота данного аллеля, но и такие его свойства, как доминантность, рецессивность, пенетрантность и экспрессивность. Таким образом, при анализе природных популяций данная формула применима лишь с большими оговорками.

Существование двух (или более) генетически различных форм в популяции в состоянии длительного равновесия в таких соотношениях, что частоту даже наиболее редкой формы нельзя объяснить только повторными мутациями, называется *полиморфизмом*.

Положение о генетическом единстве популяции является одним из наиболее важных выводов популяционной генетики: *любая популяция представляет сложную генетическую систему, находящуюся в динамическом равновесии*.

Лекция № 7. Динамика и регуляция численности популяций

Разнообразные группы особей в популяции находятся в постоянном взаимодействии между собой. Поиск источников питания, распределение кормовых угодий, подбор мест для гнездования, спаривание, воспитание потомства, контроль границ занимаемой территории и т. д. осуществляются в процессе постоянного взаимодействия особей, входящих в состав популяции, которая, в сущности, и обеспечивает ее существование.

Эти взаимодействия формировались в процессе образования и развития вида как целостной системы. Именно поэтому все особи, входящие в популяцию, обладают такими

особенностями как общность происхождения и множество специфических приспособлений к совместной жизни.

Взаимоотношения между особями, входящими в состав популяции, зависят, прежде всего, от образа жизни, который свойствен виду – одиночный или групповой. При этом формы существования особей в популяции могут быть самыми разнообразными.

Одиночный образ жизни характерен для многих видов и встречается на определенных стадиях жизненного цикла. При одиночном образе жизни особи в популяции обособлены и не зависят друг от друга. Вместе с тем полностью одиночное существование организмов в природе не встречается. Причина этого явления заключается в невозможности осуществления их основной жизненной функции – размножения. Некоторые виды характеризуются очень слабыми контактами между совместно живущими особями. Например, у видов с внутренним оплодотворением встречи особей противоположного пола могут быть очень кратковременными, только лишь для осуществления копуляции, в другие периоды времени особи живут отдельно, независимо друг от друга. К примеру такой образ жизни характерен для хищных жуков жужелиц, божьих коровок и многих других насекомых.

Семейный образ жизни характеризуется прочными связями между родителями и их потомством. Ярким примером такой связи является забота птиц об отложенных яйцах – охрана кладки, поддержание оптимальной температуры, дополнительное аэрирование и т. д. Забота о потомстве у птиц продолжается до того момента, пока они не встанут на крыло. А вот у крупных млекопитающих, таких, как медведи, тигры, детеныши воспитываются в семейных группах в течение нескольких лет, до наступления их половой зрелости, а иногда и дольше. В зависимости от того, кто из родителей осуществляет уход за потомством, можно выделить семьи *отцовского*, *материнского* и *семейного* типов. В семьях с устойчивым образованием пар охраняют и выкармливают потомство обычно оба родителя.

Чем более сложные поведенческие связи в популяциях, тем более крупные объединения животных формируются — колонии, стаи, стада.

Стаи – временные объединения животных, которые проявляют биологически полезную организованность действий. Объединение в стаи облегчает выполнение определенных функций в жизни вида, например, при добыче пищи, защите от врагов, миграции. Объединение в стаи наиболее широко распространено среди рыб и птиц. Среди млекопитающих такой тип объединения характерен для многих представителей семейства собачьих. В стаях довольно сильно развито подражательство и ориентация на соседей.

По способам координации действия стаи можно разделить на две категории:

- 1) *эквипотенциальные* – без выраженного доминирования отдельных членов;
- 2) *стаи с лидерами*, в которых животные ориентируются на поведение старших, как правило, наиболее опытных особей.

Объединения первого типа характерны для рыб, мелких птиц, перелетной саранчи. У крупных птиц и млекопитающих встречается обычно второй тип стай.

Колонии – групповые поселения оседлых животных, которые существуют длительное время или создаются на период размножения. Примером колоний являются птичьи колонии (гуси, грачи, гагары, чайки и др.) (рис. 6).

Колонии животных весьма разнообразны, в природе встречаются как простые территориальные скопления одиночных форм, так и сложные объединения, в которых от-

дельные особи, как органы в целостном организме, выполняют разные жизненные функции. Например, сифонофора *Salacia*, представляющая на первый взгляд единую особь, на самом деле образована множеством отдельных специализированных особей, объединенных в колонию.

Как правило, начало развитию колонии дает один индивидуум, который размножается почкованием. Новые особи, появляющиеся в результате почкования материнской особи, ведут либо самостоятельную жизнь, либо становятся специализированными частями колонии.

Стада – более постоянные объединения животных в сравнении со стаями. В стаде осуществляются все основные жизненные функции вида: добывание пищи, защита от врагов, миграция, размножение, воспитание молодняка и т. д. Основой группового поведения животных в стадах являются взаимоотношения доминирования-подчинения, базирующиеся на индивидуальных различиях особей между собой. Стада могут формироваться в различных вариантах. Один из вариантов организации стад – группы с временными или относительно постоянными лидерами, которыми могут быть особи, концентрирующие на себе внимание других, а сами они своим поведением определяют направление перемещения, выбор пастбищ, реакцию на хищников и т. п.

В крупных стадах можно выделить объединения, которые формируются как семейные или возрастные группы с внутренними, более дружелюбными контактами, чем с членами других схожих групп. Во внутривидовых группировках, как правило, складываются внутренние отношения администрирования-подчинения независимо от процесса общего лидерства.

Наиболее сложной организационной структурой характеризуются стада, где есть вожаки и иерархическое соподчинение особей. Для вожаков стад в отличие от лидеров характерно поведение, направленное непосредственно на активное руководство стадом. Это может выражаться подачей специальных сигналов, выражением угроз и прямыми нападениями. В таких сообществах могут возникать функциональные подразделения «прав» и «обязанностей» и более сложные формы общественного поведения, выгодные для группы в целом. Ранг каждой особи в стаде зависит от многих факторов: возраста, физической силы, опыта, наследственных качеств животного. Чаще всего, сильные и опытные особи с устойчивым типом нервной системы доминируют над слабыми. Это проявляется в праве на самку, преимуществе при поедании пищи, передвижении в группе и др.

Формы доминирования-подчинения весьма различны у особей разных видов. Основными формами доминирования-подчинения являются следующие: «линейная» иерархия, иерархия типа «треугольника» и деспотия. В случае *линейной* иерархии существует ряд рангов А-В-С и т. д. Особи, принадлежащие к каждому рангу, подчинены предыдущим, но в то же время главенствуют над последующими. Последние животные в таком ряду являются самыми бесправными в группе. Например, в стаях ездовых собак, угрожая и задавая трепку непослушным, вожаки активно подчиняют себе всю стаю. Особи, относящиеся к самому низшему рангу, вынуждены вести себя покорно перед всеми остальными. Они изгоняются с лучших мест отдыха, не подпускаются к самкам, подходят к пище в последнюю очередь и т. д.

У некоторых видов животных иерархическое соподчинение осуществляется по типу «треугольника»: особь А нападает на особь В, в свою очередь особь В – на особь С, а особь С подчиняет себе особь А. Такое соотношение может сохраняться в группе доволь-

но длительно.

Другим вариантом иерархии является *деспотия*, или доминирование одного животного над всеми остальными членами группы.

Биологический смысл иерархической системы доминирования-подчинения заключается в создании согласованного поведения группы, выгодного для всех ее членов. После «расстановки сил» животные не тратят лишней энергии на индивидуальные конфликты, а в целом группа получает преимущества, подчиняясь наиболее сильному и опытному индивидуумам (И.А. Шилов, 2011). Такая организация имеет огромное значение для предупреждения об опасности, обеспечения защиты от хищников, выращивания молодняка, миграциях и т. д.

Эффект группы. Как уже было отмечено выше, для многих видов животных объединение в довольно большие группы является необходимым условием для нормального развития. К примеру, бакланы (*Phalacrocorax bougainvillei*) гнездятся большими колониями, насчитывающими до 10 тысяч особей (рис. 6), при этом на 1 м³ территории приходится не менее 3 гнезд.



Рисунок 6 – Бакланы в местах гнездования

Через нервную и гормональную системы происходит регуляция многих физиологических процессов в организме животного при существовании в группе. Можно наблюдать тесное общение особей посредством запахов, звуков, специфики поведения. В результате наличия сложной системы сигнализации у особей для взаимного обмена информацией существенно увеличивается эффективность функционирования группы, направленная на удовлетворение важных жизненных потребностей всех ее членов.

Оптимизация физиологических процессов, ведущая к повышению жизнеспособности при совместном существовании, и получила название «эффект группы» (И.А. Шилов, 2011). Эффект группы возникает как психофизиологическая реакция отдельной особи на присутствие других особей своего вида. Например, у овец вне стада учащаются частота пульса и дыхания. Как только животное видит приближающееся стадо, пульс и дыхание у него нормализуются. Эффект группы проявляется в таких процессах жизнедеятельности, как увеличение темпов роста животных, повышении плодовитости, более быстром образовании условных рефлексов, повышении средней продолжительности жизни индивидуу-

ма и др. Существовая в группе, животные могут эффективно поддерживать оптимальную температуру, например, в гнездах, в ульях. Если особи, для которых характерен групповой образ жизни, оказываются в условиях существования вне группы, у многих из них не реализуется плодовитость.

Одним из характерных показателей эффекта группы является *фазовая изменчивость*. Впервые этот феномен был обнаружен у саранчовых, Б. П. Уваровым в 1921 г., а позднее и у жесткокрылых, чешуекрылых и других насекомых. Для саранчовых характерны две формы существования: одиночная и стадная (рис. 7).



Рисунок 7 – Саранча азиатская (слева – стадная форма, справа – одиночная)

Основное различие этих форм состоит в разной плотности особей в популяции. Переход к стадной форме существования возможен при большой скученности насекомых. Особи двух этих форм различаются интенсивностью окраски, поведенческими реакциями, скоростью развития, некоторыми особенностями строения. Каждая форма характеризуется различным уровнем активности. В стадной форме особи значительно более подвижны, для них свойственна миграция. Эта закономерность служит инструментом регуляции численности саранчи в ее резервациях. При скученном образе жизни, со временем происходит сокращение яйцевых трубок. В результате, чем выше степень стадности, тем ниже плодовитость. Таким образом, плодовитость у саранчовых при стадной форме существования обратно пропорциональна плотности популяции. По данным И.А. Шилова (2011) изолированные самки азиатской саранчи откладывают 1000–1200 яиц, а находящиеся в сильной скученности – только 300. При этом, у саранчи стадной формы значительно выше масса отрождающихся личинок, их выживаемость и общая жизнеспособность. Эффект группы и такое ее проявление у саранчовых, как фазовая изменчивость, напрямую связаны с плотностью популяции и являются механизмом регуляции их численности. Взаимное воздействие особей саранчи друг на друга способствует формированию стадной формы, для которой характерно снижение плодовитости, сокращение смертности в ранних возрастах, увеличение скорости развития и повышение активности.

Колебания численности и гомеостаз популяций. Для любой популяции характерно наличие строго определенной генетической, фенотипической, половозрастной и другой структуры. Поэтому количество индивидов в популяции не может быть меньше, чем это

необходимо для обеспечения стабильной реализации этой структуры, а также для устойчивости популяции к факторам внешней среды (Коробкин, Передельский, 2011).

В этом состоит *принцип минимального размера популяций*. Для разных видов характерна определенная минимальная численность популяций, которая обеспечивает существование вида. Если численность популяции выходит за пределы минимума, то популяция может погибнуть. К примеру, если бы человек не вмешался в процесс регулирования численности популяции Амурского тигра на Дальнем Востоке, это неизбежно привело бы к их автоматическому вымиранию вследствие того, что оставшиеся особи, не находя с достаточной частотой партнеров для размножения, вымерли бы на протяжении нескольких поколений.

Логично предположить, что если существует минимальный размер популяции, то должен быть и максимальный ее размер. Данное предположение кроме логики базируется на законах «максимума биогенной энергии (энтропии) В. И. Вернадского – Э. С. Бауэра» и «давления среды жизни Ч. Дарвина». В 1975 г. Американский эколог Юджин Одум сформулировал закон максимальной численности популяции как *правило популяционного максимума*. Ю. Одум пишет: «они (популяции) эволюционируют так, что регуляция их плотности осуществляется на значительно более низкой по сравнению с верхней асимптотой* емкости местообитания, достигаемой лишь в том случае, если полностью используются ресурсы энергии и пространства». Чем выше плотность популяции, тем меньше обеспеченность пищей особей в популяции. А поскольку плодовитость многих животных напрямую зависит от потребления пищи, то при увеличении плотности популяции плодовитость снижается, что в свою очередь вызывает прекращение дальнейшего роста численности.

Правило популяционного максимума конкретизирует два обобщения. Одно из них – *теория лимитов популяционной численности или теория Х. Г. Андресарты – Л. К. Бирча (1954)*, которая формулируется следующим образом: «численность естественных популяций ограничена истощением пищевых ресурсов и условий размножения, недоступностью этих ресурсов и слишком коротким периодом ускорения роста популяции» (Коробкин, Передельский, 2011). Второе обобщение является дополнением к первому и называется *теорией биоценотической регуляции численности популяции К. Фридерикса (1927)*, по утверждению которого регуляция численности популяции осуществляется в результате комплексного воздействия факторов абиотической и биотической среды в местообитании вида (Коробкин, Передельский, 2011).

Совокупность всех факторов, способствующих увеличению численности популяции, называется *биотическим потенциалом*. У разных видов в биотический потенциал входят различные элементы. Вместе с тем у всех видов биотический потенциал достаточно высок для того, чтобы при благоприятных условиях среды численность популяции могла стремительно возрасти. Увеличение численности популяции может быть настолько быстрым, что может возникнуть *популяционный взрыв*. Однако вместе с повышением плотности популяций сверх оптимальной величины способно вызвать неблагоприятные последствия, такие как истощение кормовой базы, сокращение жизненного пространства, возникновение эпизоотий и др.

* Асимптота — прямая линия, к которой неограниченно близко стремятся точки некоторой кривой, по мере того как эти точки удаляются в бесконечность.

Колебания численности естественных популяций могут быть периодическими (постоянные) и непериодическими (редко наблюдаемые). Примером *непериодических* колебаний численности популяции среди наземных организмов, являются вспышки массового размножения непарного шелкопряда *Osneria dispar* в 1879 г. в южной и юго-восточной частях России, златогузки *Euproctis chrysorrhoea*, непарного и кольчатого шелкопрядов в период с 1948 по 1969 г. на Русской равнине и др. Зачастую можно наблюдать резкое увеличение численности в популяциях тех организмов, которые оказались на новых местах обитания, как, например, массовое размножение кроликов в Австралии или колорадского жука в Европе.

Периодические колебания численности популяций происходят, как правило, в течение какого-либо периода времени – одного сезона или нескольких лет. Такие периодические изменения численности отмечаются, например, у животных, обитающих в тундре (полярной совы, песца, леммингов). В среднем раз в четыре года в популяциях этих видов регистрируется подъем численности. Колебания численности, связанные с сезоном года, характерны и для мышевидных грызунов, многих насекомых, птиц, мелких водных организмов.

Чаще всего в естественных условиях обитания имеется очень небольшая вероятность того, что все условия окажутся благоприятными для популяции. Более вероятно то, что какой-либо один или несколько абиотических факторов (температура, влажность, соленость, кислотность) будут неблагоприятными. То же самое относится и к биотическим факторам (присутствие хищников, паразитов, болезнетворных организмов, нехватка пищи), которые могут ограничивать рост численности популяции, их называют *лимитирующими факторами*. Совокупность лимитирующих или ограничивающих факторов называют *сопротивлением среды*.

Каждая популяция стремится к поддержанию своей численности на определенном уровне. Свойство поддержания определенной численности популяции или ее равновесное состояние носит название *гомеостаза популяций*. Изменение численности популяций в ту или иную сторону, или поддержание ее на определенном уровне напрямую зависит от соотношения между биотическим потенциалом (прибавлением особей) и сопротивлением среды (гибелью особей). В этом состоит основной *принцип изменения популяций*: «*изменение популяции какого-либо вида — это результат нарушения равновесия между ее биотическим потенциалом и сопротивлением окружающей среды*» (И.А. Шилов, 2011). Такое равновесие называют *динамическим*, или непрерывно регулирующимся, так как факторы сопротивления среды в течение длительного времени редко остаются неизменными. Например, в засушливые года численность популяции может значительно снизиться, а в последующие годы, когда влажность вернется к оптимальным значениям, возможно полное восстановление ее численности. Такие циклические колебания, как правило, происходят неопределенно долго. В связи с этим Ю. Одумом было сформулировано *правило максимума размера колебаний плотности популяционного населения*: «существуют определенные верхние и нижние пределы для средних размеров популяции, которые соблюдаются в природе или которые теоретически могли бы существовать в течение сколь угодно длительного отрезка времени». Ю. Одум (1975) справедливо отмечает: «может быть 100 птиц на 1 га и 20 000 почвенных членистоногих на 1 м², но никогда не бывает 20 000 птиц на 1 м² и 100 членистоногих на 1 га». По другому правилу максимума размера колебаний плотности популяционного населения можно назвать *законом количественной констант-*

ности популяционного населения. Указанная закономерность демонстрирует поддержание среднего по экосистеме числа особей популяций на единицу площади. При изменении этой величины в той или иной экосистеме можно сделать вывод о неблагоприятной ситуации в данном регионе. Следовательно, данный показатель может служить биоиндикатором неблагоприятия в экосистемах. На практике это означает, что в случае подавления численности какого-то вида или его полного уничтожения будут нарушены биотические и абиотические взаимосвязи, что в свою очередь вызовет целый ряд последствий, результаты которых необходимо предвидеть.

Экологические стратегии популяций. Под экологической стратегией популяции понимают совокупность общих характеристик роста и размножения. Основными показателями, характеризующими экологическую стратегию популяции являются темпы роста численности ее особей, сроки наступления половозрелости, плодовитость, периодичность размножения и т. д.

В природе существует большое разнообразие экологических стратегий популяций. Так, при изложении материала роста популяций и кривых роста были использованы символы r и K . Быстро размножающиеся виды имеют высокое значение r и называются r -видами. Это, как правило, пионерные (нередко их называют «оппортунистическими») виды нарушенных местообитаний. Данные местообитания называют r -отбирающими, так как они благоприятствуют росту численности r -видов.

Виды с относительно низким значением r называют K -видами. Скорость их размножения чувствительна к плотности популяции и остается близкой к уровню равновесия, определяемому величиной K . Об этих двух типах видов говорят, что они используют соответственно r -стратегию и K -стратегию.

Эти две стратегии, по существу, представляют два различных решения одной задачи — длительного выживания вида. Виды с r -стратегией быстрее заселяют нарушенные местообитания (обнаженная горная порода, лесные вырубки, выгоревшие участки и т. д.), чем виды с K -стратегией, т. к. они легче распространяются и быстрее размножаются. Виды с K -стратегией более конкурентоспособны, и обычно они вытесняют r -виды, которые тем временем перемещаются в другие нарушенные местообитания. Высокий репродуктивный потенциал r -видов свидетельствует, что, оставшись в каком-либо местообитании, они быстро использовали бы доступные ресурсы и превысили поддерживающую емкость среды, а затем популяция погибла бы. Виды с r -стратегией занимают данное местообитание в течение жизни одного или, самое большее, нескольких поколений. В дальнейшем они переселяются на новое место. Отдельные популяции могут регулярно вымирать, но вид при этом перемещается и выживает. В целом эту стратегию можно охарактеризовать как стратегию «борьбы и бегства».

Следует отметить, что одну и ту же среду обитания разные популяции могут использовать по-разному, поэтому в одном и том же местообитании могут сосуществовать виды с r - и K -стратегией. Между этими крайними стратегиями существуют переходы. Ни один из видов не подвержен только r - или только K -отбору. В целом же r - и K -стратегии объясняют связь между разнокачественными характеристиками популяции и условиями среды.

Лекция № 8. Типы взаимоотношений между организмами

Межвидовые взаимоотношения могут быть безразличными, вредными или полезными для партнеров. При *нейтральности* оба вида живут на одной территории, не вступая в отношения друг с другом, например, дятлы неподалеку от дроздов в буковом лесу или гидроидные полипы на раковине моллюска. Может существовать *конкуренция* за одинаковую пищу или жизненное пространство, например, между двумя видами воробьиных – славкой и соловьем.

При совместном содержании в культуре *Paramecium caudatum* несколько быстрее вытесняется растущей популяцией *P. aurelia*, так как последняя выедает бактерий – пищу, необходимую и первому виду. Однако *P. aurelia*, питающаяся в поверхностной бактериальной пленке, не конкурирует с *P. bursaria*, поедающей микроорганизмы, которые опускаются на дно.

Мутуализм приносит выгоду обоим партнерам – при *симбиозе* жизненно важную, при *протокооперации* не очень значительную. Так, жвачные животные и микроорганизмы их рубца не могут существовать друг без друга, а гидра, напротив, может жить без водоросли хлореллы, как и та без нее.

Нередко польза и вред бывают односторонними. Для льва безразлично, поедают ли грифы и шакалы остатки его пищи (*комменсализм*); для жуков-навозников несущественно, что в полете они переносят нематод-копрофагов к новым навозным кучам – их субстрату. При *паразитизме* и *хищничестве* один из партнеров извлекает для себя пользу во вред другому. Эти два типа взаимоотношений, как уже было отмечено ранее, различаются тем, что в первом случае нападающий организм меньше своей жертвы, а во втором – крупнее. Репродуктивный потенциал, как правило, у паразита больше, чем у хозяина, а у хищника – меньше, чем у жертвы.

Взаимоотношения хищник – жертва. В среде, не имеющей укрытий для размножения, хищник рано или поздно уничтожает популяцию жертвы и после этого вымирает сам. В естественных условиях возникает следующая временная и причинно-следственная цепь: размножение жертвы → размножение хищника → резкое сокращение численности жертвы → падение численности хищника → размножение жертвы и т. д. Эта кибернетическая система с отрицательной обратной связью приводит к устойчивому равновесию. Волны флуктуаций хищника и жертвы следуют друг за другом с постоянным сдвигом по фазе, а в среднем численность как хищника, так и жертвы остается постоянной (рис. 10.13).

В. Вольтерра (1931), изучая отношения хищник – жертва, вывел следующие законы. 1. *Закон периодического цикла* – процесс уничтожения жертвы хищником нередко приводит к периодическим колебаниям численности популяций обоих видов, зависящим только от скорости роста популяций хищника и жертвы, и от исходного соотношения их численности. 2. *Закон сохранения средних величин* – средняя численность популяции для каждого вида постоянна, независимо от начального уровня, при условии, что специфические скорости увеличения численности популяций, а также эффективность хищничества постоянны. 3. *Закон нарушения средних величин* – при сокращении популяций обоих видов пропорционально их численности, средняя численность популяции жертвы растет, а популяции хищников – падает.

Защита от врагов. Она может быть активной, например укусы, уколы, удары, включая электрические (у скатов и других рыб), выбрызгивание секретов и т. д., использование

укрытий, а гораздо чаще пассивной, к которой относятся маскирующая (*миметическая*) внешность, предостерегающая внешность (так называемая мимикрия), маскирующее или предостерегающее поведение. У растений развиваются колючки, шипы, жгучие волоски, яды, горькие вещества.

Маскирующая внешность состоит в подражании несъедобным предметам (палочки и гусеницы пядениц имитируют сучки) или зрительном слиянии с окружающим фоном: зеленая окраска обитателей листвы (гусеницы, клопы, кузнечики и др.), коричневая у наземных обитателей (жаворонки, песочники, самки уток). Приспособление к цвету и узору субстрата может осуществляться и путем физиологического изменения окраски тела (камбала, каракатицы, квакши, скаты) или переменной окраски при очередной линьке, например кузнечики.

Предостерегающая внешность может использоваться для отпугивания агрессора необычным рисунком, глазчатыми пятнами, появляющимися у многих бабочек, когда они раскрывают крылья, имитацией змеиной головы (имеется у многих гусениц) или животных, опасных для нападающего (отпугивающая внешность). Другое использование предостерегающей внешности – предупреждение яркими сигнальными цветами и бросающимся в глаза рисунком о реальных отрицательных для нападающего свойствах жертвы: горьком вкусе, несъедобности, ядовитости, умении кусать или жалить. В качестве примеров можно назвать таких, как божьи коровки, клопы-арлекины, пестрые гусеницы, осы. Следует отметить, что при этом приносится в жертву какая-то часть популяции, на которой агрессор усваивает горький опыт. Нередко безвредные организмы имитируют предупреждающую окраску опасных видов. Например, мухи-журчалки, бабочки-бразники, многие жуки-усачи подражают внешности ос. Эта мимикрия не что иное, как обман.

Взаимоотношения между особями разных видов, или *гетеро-типические реакции*, проявляются в виде нейтрализма, межвидовой конкуренции, мутуализма, сотрудничества, комменсализма, паразитизма и хищничества.

При нейтрализме особи не связаны друг с другом непосредственно, и сожительство их на одной территории не влечет для них как положительных, так и отрицательных последствий, но зависит от состояния сообщества в целом. Так, лоси и белки, обитающие в одном лесу, практически не контактируют друг с другом. Отношения типа нейтрализма развиты в насыщенных видами сообществах.

Межвидовой конкуренцией называют активный поиск двумя или несколькими видами одних и тех же пищевых ресурсов среды обитания. Конкуренционные взаимоотношения, как правило, возникают между видами со сходными экологическими требованиями. При совместном обитании каждый из них находится в невыгодном положении в связи с тем, что присутствие другого вида уменьшает возможности в овладении пищевыми ресурсами, убежищами и другими средствами к существованию, имеющимися в местообитании. Конкуренция относится к форме экологических отношений, отрицательно сказывающейся на взаимодействующих партнерах.

Конкуренционные взаимоотношения могут быть самыми различными – от прямой физической борьбы до мирного совместного существования. И вместе с тем, если два вида с одинаковыми экологическими потребностями оказываются в одном сообществе, то обязательно один конкурент вытесняет другого. Это одно из общих экологических правил, получившее название «закон конкурентного исключения», сформулированное Г. Ф. Гаузе (1910–1986) на основании результатов опытов по содержанию двух видов инфузорий на

одном и том же ограниченном питании (рис. 8).

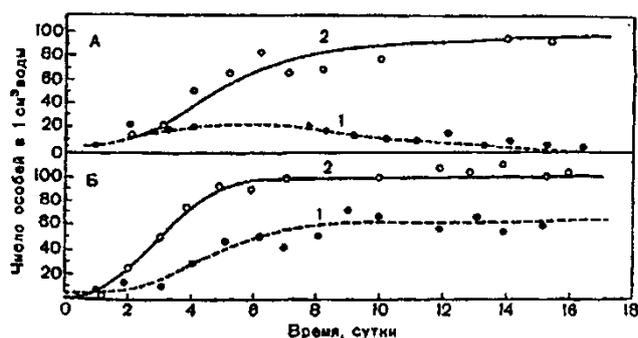


Рисунок 8 – Рост численности инфузорий *Paramecium caudatum* (1) и *P. aurelia* (2): А — в смешанной культуре, Б — в отдельных (по Г. Ф. Гаузе из Н. М. Черновой, А. М. Быловой, 1988)

Как оказалось, через некоторое время в живых остаются особи только одного вида, выжившие в борьбе за пищу, так как его популяция быстрее росла и размножалась. Победителем в конкурентной борьбе оказывается тот вид, который в данной экологической обстановке имеет хотя бы небольшие преимущества перед другим, а следовательно, и большую приспособленность к условиям окружающей среды.

Конкуренция является одной из причин того, что два вида, слабо различающихся спецификой питания, поведения, образа жизни и т. д., редко сожительствуют в одном сообществе. Здесь конкуренция носит характер прямой вражды. Самая жестокая конкуренция с непредвиденными последствиями возникает, если человек вводит в сообщества виды животных без учета уже сложившихся отношений.

Чаще же конкуренция проявляется косвенно, носит незначительный характер, так как различные виды неодинаково воспринимают одни и те же факторы среды. Чем разнообразнее возможность организмов, тем менее напряженной будет конкуренция.

Хищничество и паразитизм. Хищником называют свободно живущий организм, питающийся другими животными организмами или растительной пищей. *Паразит* не ведет свободной жизни, и хотя бы на одной стадии своего развития он связан с поверхностью (эктопаразит) или с внутренними органами (эндопаразит) другого организма, являющегося его хозяином.

Хищник, как правило, вначале ловит жертву, убивает ее, а затем поедает. Для этого у него имеются специальные приспособления.

У жертв также исторически выработались защитные свойства в виде анатомо-морфологических, физиологических, биохимических и других особенностей. Например, выросты тела, шипы, колючки, панцири, защитная окраска, ядовитые железы, способность быстро прятаться, зарываться в рыхлый грунт, строить недоступные хищникам убежища, прибегать к сигнализации об опасности. Вследствие таких обоюдных приспособлений формируются определенные группировки организмов в виде специализированных хищников и специализированных жертв. Так, основной пищей рыси (*Felix lynx*) служат зайцы, а волк (*Canis lupus*) — типичный многоядный хищник.

Большинство плотоядных животных, как было отмечено, в состоянии убить и сразу же съесть свою жертву, так как превосходят ее размерами и силой. Паразиты же выбрали несколько другой путь: они получают от хозяина все необходимое и тем самым подрыва-

ют его здоровье, от которого зависит их собственное благополучие.

Паразитов подразделяют на две основные категории: *микрופаразитов* и *макропаразитов*.

К микрופаразитам относятся те, которые непосредственно размножаются внутри тела хозяина (вирусы, бактерии, простейшие). Микрופаразиты растут в теле хозяина, но, размножаясь, образуют особые формы, которые покидают одного хозяина, чтобы заселить другого. К макропаразитам животных относятся круглые и ленточные черви (главные макропаразиты животных), вши, блохи, клещи, грибы.

Паразитизм, таким образом, возникает в процессе тесного контакта различных видов организмов на базе пищевых и пространственных связей, характерен для многих организмов, наиболее широко распространен среди простейших, червей, в несколько меньшей степени среди членистоногих.

Среди насекомых с полным превращением есть паразитоидные виды, которые вначале ведут себя как паразиты, съедая жизненно важные органы своего хозяина, а под конец развития, съедая своего хозяина, становятся настоящими хищниками. И хищник, и паразит могут существовать за счет одного или нескольких видов. При этом различают следующие виды.

Полифаги — нападающие на большое число видов. К ним относятся многие хищные млекопитающие и насекомые. Насекомые фитофаги питаются самыми различными растениями. Так, гусеница стеблевого мотылька *Pyrusta nubilabis* поражает более чем 200 видов растений.

Олигофаги — живущие за счет нескольких, часто близких видов. Колорадский жук питается картофелем и другими растениями, относящимися, главным образом, к пасленовым. Солитер эхинококк паразитирует в человеке, свинье, различных плотоядных и грызунах.

Монофаги — живущие за счет только одного хозяина. Моно-фагия является правилом для многих паразитических насекомых, например, таких, как афелинус (*Aphelinus mali*) — на кровяной тле, грушевый цветоед (*Anthonomus pruni*) — на груше, шелковичный червь — на тутовом дереве.

Принцип совпадения. Чтобы паразит мог развиваться, необходимо совпадение во времени поражаемой стадии хозяина и агрессивной стадии паразита. Паразит развиваться не может, если нет хозяина, если он недоступен или не находится на приемлемой стадии. Этот принцип Таленхорст (Thalenhorst, 1950) назвал *совпадением*. Изучение совпадения, например между насекомыми-фитофагами и их растениями-хозяевами, имеет практическое значение. Примером может служить яблоневый цветоед. Установлено, что период кладки яиц цветоеда тесно связан со стадиями развития цветочных почек яблони, т. е. существует *фенологическое совпадение* между кладкой долгоносика и развитием его растения-хозяина.

Фенологическое совпадение должно существовать и между двумя видами животных, один из которых живет за счет другого. Совпадение должно быть очень точным в случае паразита, цикл развития которого охватывает нескольких промежуточных хозяев.

Комменсализм. Взаимоотношения, при которых один из партнеров получает пользу, не нанося ущерба другому, как уже было отмечено ранее, называются комменсализмом. Комменсализм, основанный на потреблении остатков пищи хозяев, называют еще и *нахлебничеством*. Таковы, например, взаимоотношения львов и гиен, подбирающих

остатки недоеденной пищи, или акул с рыбами-прилипалами.

Наглядный пример комменсализма дают некоторые усоногие рачки, прикрепляющиеся к коже кита. Они получают при этом преимущество — более быстрое передвижение, а киту не причиняют практически никаких неудобств. В целом же у партнеров нет никаких общих интересов, и каждый отлично существует сам по себе. Однако подобные союзы обычно облегчают одному из участников передвижение или добывание пищи, поиска убежища и т. д. Иногда такие союзы могут быть абсолютно фиктивными. Так, в раковинах моллюсков и панцирях ракообразных порой встречаются различные виды мшанок. Этот союз совершенно случаен, так как мшанки способны прикрепляться к любой твердой поверхности, и все же многие животные, ведущие сидячий образ жизни, оказываются в выигрыше, прикрепившись к живому существу. Хозяин переносит их с места на место. Нередко при движении возникающий поток воды облегчает им добывание пищи.

Комменсализм особенно часто встречается среди морских животных. Хорошо известны отношения, связывающие некоторых рыб с акулами. Рыбки-лоцманы, питающиеся объедками со «стола» акулы, беспрестанно снуют небольшими косячками у ее носа. Другим примером являются животные, нора которых служит убежищем для различных «гостей», питающихся объедками со стола хозяина. В норах млекопитающих, гнездах птиц и жилищах общественных насекомых насекомые-комменсалы представлены большим числом видов (например, в норах альпийского сурка до 110 видов жуков).

Среди комменсалов различают *фолеоксенов*, которые в норах и гнездах встречаются случайно, *фолеофилов*, встречающихся в этих убежищах чаще, чем в окружающей среде, и *фолеобистов*, которые проводят в них всю жизнь. Отношения типа комменсализма играют важную роль в природе, так как способствуют более тесному сожителству видов, более полному освоению среды и использованию пищевых ресурсов.

Мутуализм, симбиоз. Можно привести многочисленные *примеры мутуализма*, или обоюдодовыгодных отношений особей разных видов. Таковы, например, взаимоотношения птиц и носорога. Птицы кормятся насекомыми-паразитами на коже носорога, а их взлет служит ему сигналом опасности.

Собственно *симбиоз* – неразделимые взаимопользные связи двух видов, предполагающие обязательное тесное сожителство организмов, иногда даже с элементами паразитизма. Классические примеры симбиоза — сожителство рака-отшельника (*Pagurus bernhardus*) и актинии (*Sagartia parasitica*), зеленой гидры с одноклеточными водорослями.

Одноклеточные водоросли (зоохлорелла) живут в протоплазме клеток, выстилающих пищеварительную полость зеленой гидры. Они поставляют своему хозяину кислород и пищу, а взамен получают вещества, необходимые для фотосинтеза, и надежное укрытие.

форму симбиоза приобретают взаимоотношения при питании муравьев (*Formica cingerea*) сахаристыми выделениями гусениц бабочки-голубянки. Муравьи защищают этих гусениц от хищников и паразитов, а гусеницы перед окукливанием зарываются в муравейник. Аналогичные отношения отмечаются у многих муравьев и тли: муравьи защищают тлю от врагов, а сами питаются их выделениями.

В животном мире пример наиболее совершенного симбиоза дают термиты, пищеварительный тракт которых служит приютом для жгутиковых или бактерий. Благодаря симбиозу, термиты в состоянии переваривать древесину, а микроорганизмы получают убежище, вне которого они существовать не способны.

Следует отметить, что комплекс отношений типа симбиоза содержит в себе самые

разнообразные переходы – от отношений более или менее индифферентных до таких, когда оба члена сожительства обеспечивают взаимное существование. «Хотя таким образом нет доказательства, чтобы какое бы то ни было животное совершало действие, исключительно полезное для другого вида, – писал Чарльз Дарвин в «Происхождении видов», – однако каждый стремится извлечь выгоду из инстинктов других».

Лекция № 9. Динамика экосистем и экологическое равновесие

Понятие о биоценозе. Термин «биоценоз» (от лат. *bios* – жизнь, *cenosis* – общий) предложил К. Мебиус в 1877 г. После того, как он провел изучение устричных банок и приуроченных к ним организмов. По его определению, биоценоз – это «объединение живых организмов, соответствующее по своему составу, числу видов и особей некоторым средним уровням среды, объединение, в котором организмы связаны взаимной зависимостью и сохраняются благодаря постоянному размножению в определенных местах». Со времен Мебиуса (1825–1908) в термин «биоценоз» нередко вкладывают другое содержание. Получило широкое распространение следующее определение: *биоценоз – это совокупность популяций всех видов живых организмов, населяющих определенную географическую территорию, отличающуюся от других соседних территорий по химическому составу почв, вод, а также по ряду физических показателей (высота над уровнем моря, величина солнечного облучения и т. д.)*. В состав биоценоза, таким образом, входят такие компоненты, как *растительный*. Он представлен тем или иным растительным сообществом – *фитоценозом*; животный компонент – *зооценоз*; *микроорганизмы*. Они образуют в почве, в водной или воздушной среде микробные биокомплексы – *микробиоценозы*. Конкретные сообщества складываются в строго определенных условиях окружающей среды (почва и грунтовые воды, климат, осадки). Взаимодействуя с компонентами биоценоза (растениями, микроорганизмами и др.), почва и грунтовые воды образуют *эдафотоп*, а атмосфера – *климатоп*. Компоненты, относящиеся к неживой природе, образуют косное единство – *экотоп*. Относительно однородное по абиотическим факторам среды пространство, занятое биоценозом, называют *биотопом*.

Биоценоз и биотоп оказывают друг на друга взаимное влияние, выражающееся главным образом в непрерывном обмене энергией как между двумя составляющими, так и внутри каждой из них.

Естественные объединения живых существ имеют собственные законы сложения, функционирования и развития. Важнейшими особенностями систем, относящихся к надорганизменному уровню организации жизни, по В. Тишлеру (1971), являются следующие.

1. Сообщества всегда возникают, складываются из готовых частей (представителей различных видов или целых комплексов видов), имеющих в окружающей среде. Способ их возникновения этим отличается от формирования отдельного организма, особи, которое происходит путем постепенного дифференцирования зачатков.

2. Части сообщества заменяемы. Один вид или комплекс видов может занять место другого со сходными экологическими требованиями, без ущерба для всей системы. Части (органы) же любого организма уникальны.

3. Сообщества существуют главным образом за счет уравнивания противополо-

ложно направленных сил. Интересы многих видов в биоценозе прямо противоположны. Так, хищники — антагонисты своих жертв, и тем не менее они существуют вместе, в рамках единого сообщества.

4. Сообщества основаны на количественной регуляции численности одних видов другими.

5. Предельные размеры организма ограничены его внутренней, наследственной программой. Размеры надорганизменных систем определяются внешними причинами.

6. Сообщества часто имеют расплывчатые границы, иногда неувлимо переходя одно в другое. Однако они вполне объективно, реально существуют в природе.

Структура любой системы — это закономерности в соотношении и связях ее частей. Под *видовой структурой* биоценоза понимают разнообразие в нем видов и соотношение их численности или массы. Каждый конкретный биоценоз характеризуется строго определенным видовым составом. Везде, где условия абиотической среды приближаются к оптимальным для жизни, возникают богатые видами сообщества, например тропические леса, коралловые рифы, долины рек в аридных районах и др. Увеличение видового разнообразия по мере продвижения с севера на юг было сформулировано А. Уоллесом в 1859 г. и получило название *правило Уоллеса*. Оно касается как видов, так и составляющих ими сообществ. Видовой состав биоценозов зависит как от длительности их существования, так и истории каждого биоценоза.

Молодые, формирующиеся сообщества, как правило, имеют меньший набор видов, чем давно сложившиеся, зрелые. Биоценозы, созданные человеком (огороды, сады, поля и т. д.), обычно беднее видами по сравнению со сходными с ними природными системами (лесными, луговыми, степными). Однако даже самые обедненные биоценозы включают несколько десятков видов организмов, которые принадлежат к разным систематическим и экологическим группам. При этом одни виды биоценоза могут быть представлены многочисленными популяциями, а другие малочисленными. Отсюда следует, что в любом биоценозе можно выделить один или несколько видов, определяющих его облик. Так, облик лесного или степного биоценоза представлен одним либо несколькими видами растений. В бору — сосна, ель; в ковыльно-типчачковой степи — ковыль и типчак. Для оценки количественного соотношения видов в биоценозах в экологической литературе используют *индекс разнообразия*, вычисляемый по формуле Шеннона:

$$H = \sum p_i \cdot \log_2 P_i, \quad (9.1)$$

где Σ — знак суммы,

p_i — доля каждого вида в сообществе (по численности или массе),

$\log_2 P_i$ — двоичный логарифм p_i .

Для оценки роли отдельного вида в видовой структуре биоценоза используют разные показатели, основанные на количественном учете. *Обилие вида* — это число особей данного вида на единицу площади или объема занимаемого пространства. Например, число птиц, гнездящихся на 1 км² степного участка, или число мелких ракообразных в 1 дм³ воды в водоеме и т. д. Для расчета обилия вида вместо числа особей иногда используют значение их общей биомассы. Обилие вида как показатель изменяется во времени (сезонные, годовые и случайные колебания численности) и в пространстве (от одного биоценоза к другому). Точно определить обилие видов бывает не всегда легко. В связи с этим на

практике нередко ограничиваются применением менее точной балльной оценки, выделяя пять степеней обилия: 0 – отсутствие; 1 – редко и рассеянно; 2 – нередко; 3 – обильно; 4 – очень обильно.

Частота встречаемости характеризует равномерность или неравномерность распределения вида в биоценозе. Рассчитывается как процентное отношение числа проб и учетных площадок, где встречается вид, к общему числу таких проб или площадок. Можно высчитать частоту для одной выборки и для всех выборок данного биоценоза и на этой основе построить гистограмму частот.

Постоянство. Представляет собой следующее отношение, выраженное в процентах:

$$C = \frac{p \cdot 100}{P} \quad (9.2)$$

где p — число выборок, содержащих изучаемый вид,
 P — общее число взятых выборок.

В зависимости от значения C есть следующие категории видов:

- *постоянные* виды встречаются более чем в 50 % выборок;
- *добавочные* виды встречаются в 25–50 % выборок;
- *случайные* виды встречаются менее чем в 25 % выборок.

Численность и встречаемость вида не связаны прямой зависимостью. Вид может быть малочисленным, но встречаемость довольно высокая, или многочисленным, но с низкой встречаемостью. В лесу, который состоит из десятков видов растений, обычно один или два из них дают до 90% древесины. Данные виды называют *доминирующими и доминантными*. Они занимают ведущее, господствующее положение в биоценозе. Наземные биоценозы, как правило, носят название по доминирующим видам: березовый лес, ковыльно-типчаковая степь, сфагновое болото.

Степень доминирования – это показатель, который отражает отношение числа особей данного вида к числу особей всех видов рассматриваемой группировки. Так, если из 200 птиц, зарегистрированных на данной территории, 100 составляют зяблики, степень доминирования этого вида среди птиц составит 50 %.

Во всех биоценозах численно преобладают мелкие формы – бактерии и другие микроорганизмы. При сравнении разноразмерных видов показатель доминирования по численности не может отразить особенности сообщества. Его рассчитывают не для сообщества в целом, а для отдельных группировок, в пределах которых разницей в размерах можно пренебречь.

Виды, живущие за счет доминантов, получили название *предоминантов*. К примеру, в сосновом лесу таковыми являются кормящиеся на сосне насекомые, белки, мышевидные грызуны.

Однако не все доминантные виды одинаково влияют на биоценоз. В биоценозе есть и так называемые *эдификаторы* – виды, которые своей жизнедеятельностью в наибольшей степени создают среду для всего сообщества и без которых в связи с этим существование большинства других видов невозможно. Это строители сообщества. Удаление вида-эдификатора из биоценоза влечет за собой изменение физической среды, в первую очередь микроклимата биотопа. Эдификаторами наземных биоценозов выступают опреде-

ленные виды растений: в березовых лесах – береза, в сосновых – сосна, в степях – злаковые растения (ковыль, типчак и т. д.). Ель в таежной зоне образует густые, сильно затененные леса. Под ее пологом могут обитать только растения, которые приспособлены к условиям сильного затенения, повышенной влажности воздуха, кислых оподзоленных почв. В соответствии с этим в еловых лесах формируется и специфичное население животных. В данном случае ель выступает в роли мощного эдификатора, обуславливающего определенный биоценоз.

Внутри биоценоза формируются в той или иной степени тесные группировки, комплексы популяций, которые зависят от растений-эдификаторов или от других элементов биоценоза, создаются своеобразные структурные единицы биоценоза – консорции. Впервые термин «консорция» был введен Л.Г. Раменским(1952).

Консорция – это совокупность популяций организмов, жизнедеятельность которых в пределах одного биоценоза трофически или топически связана с центральным видом – автотрофным растением. В роли центрального вида обычно выступает эдификатор – основной вид, который определяет особенности биоценоза. Популяции остальных видов консорции образуют ее ядро, за счет которого существуют виды, разрушающие органическое вещество, создаваемое автотрофами. Популяции автотрофного растения, например березы, на базе которого формируется консорция, называют *детерминантом*, а виды, объединенные вокруг него, – *консортами*.

Все виды консорции делят на консортов I порядка, консортов II порядка и т. д. Консортами I порядка являются виды, связанные непосредственно с детерминантом, а виды, идущие в так называемой свите консортов I порядка, составляют группу консортов II порядка. Группы консортов того или иного порядка, объединенные вокруг детерминанта, названы В.В. Мазингом (1966) *концентрами* (рис. 9).

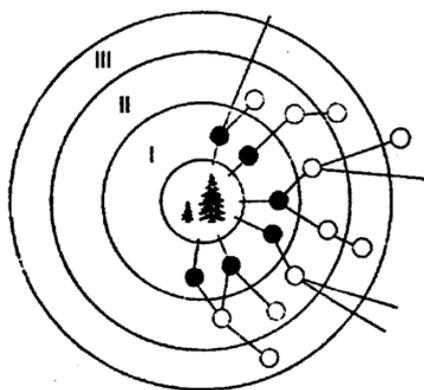


Рисунок 9 – Схема строения консорции:  – центральный вид (детерминант консорции); I, II, III – концентры ●○ – консорты, среди них: I – фитофаги, эпифиты, симбионты; II, III – зоофаги (по В. В. Мазингу, 1966)

Состав консорции – результат длительного процесса подбора видов, способных существовать в условиях местообитания детерминанта. Каждая консорция представляет собой особую структурную единицу биоценоза, экосистемы.

Пространственная структура биоценоза определяется прежде всего сложением его растительной части – фитоценоза, распределением наземной и подземной массы растений. Заселение организмами того или иного биотопа определяется его экологическими факто-

рами, и в первую очередь особенностями атмосферы, горной породы, почвы и ее вод. В ходе длительного эволюционного развития, приспособляясь к определенным абиотическим и биотическим условиям, живые организмы так разместились в биоценозе, что практически не мешают друг другу, их распределение носит ярусный характер. *Ярусность* – это вертикальное расслоение биоценозов на равновысокие структурные части. Особенно четко она выражена в растительных сообществах (фитоценозах).

В растительных сообществах животные также приурочены преимущественно к определенному ярусу. Среди насекомых, например, выделяются следующие группы: обитатели почвы – *геобий*, наземного поверхностного слоя – *герпетобий*, мохового яруса – *бриобий*, травостоя – *филлобий*, более высоких ярусов – *аэробий*. Среди птиц есть виды, гнездящиеся только на земле (куриные, тетеревиные, коньки, овсянки и т. д.), другие – в кустарниковом ярусе (певчие дрозды, снегири, славки) или в кронах деревьев (зяблики, корольки, щеглы, крупные хищники и т.п.). Однако следует отметить, что некоторые животные могут перемещаться из одного яруса в другой. Так, серая белка кормится на земле, а спит и выводит потомство на деревьях. Птицы могут отдыхать на одном ярусе, а питаться на других. Неясыть обыкновенная охотится на млекопитающих в травянистом и приземном ярусах, а гнездится в древесном пологе.

В биоценозе вертикальное распределение организмов обуславливает и определенную структуру в горизонтальном направлении. Расчлененность в горизонтальном направлении получила название *мозаичности* и свойственна практически всем фитоценозам.

Обусловлена мозаичность такими причинами, как неоднородность микрорельефа почв, средообразующее влияние растений и их биологические особенности. Мозаичность может возникнуть как результат деятельности человека (выборочная рубка, кострища и др.) или животных (выбросы почвы и их последующее зарастание, образование муравейников, вытаптывание, стравливание травостоя копытными и т. д.), вывалов древостоя во время ураганов и т. д.

Неравномерность древесного полога в лесу сильно отражается на нижележащих ярусах, на их животном населении, почве, лесной подстилке, микробном составе, климате. В этом случае синузии называют парацеллами. *Парацеллы* — это структурные части горизонтального расчленения биоценоза, отличающиеся составом, структурой, свойствами компонентов, спецификой их связей и материально-энергетического обмена. В отличие от синузии и яруса по геоботаническим понятиям парацелла является комплексной единицей, так как на правах участников обмена веществ и энергии в нее входят растения, животные, микроорганизмы, почва, атмосфера.

Отношения организмов в биоценозах. Прямые и косвенные межвидовые отношения по значению, которое они имеют для занятия видом в биоценозе определенного положения, по классификации В. Н. Беклемишева (1970), подразделяются на четыре типа: 1) трофические, 2) топические, 3) форические и 4) фабрические.

Экологическая ниша – положение вида, которое он занимает в общей системе биоценоза, комплекс его биоценологических связей и требований к абиотическим факторам среды. Экологическая ниша отображает участие вида в биоценозе. При этом имеется в виду не территориальное его размещение, а функциональное проявление организма в сообществе. По выражению Ч. Элтона (1934), экологическая ниша — «это место в живом, окружении, отношение вида к пище и к врагам». Концепция экологической ниши оказалась весьма плодотворной для понимания законов совместной жизни видов. Помимо Ч. Элтона

над ее развитием работали многие экологи, среди них Д. Гриннелл, Г. Хатчинсон, Ю. Одум и др.

Экологическая структура биоценоза. Биоценозы слагаются из определенных экологических групп организмов, выражающих экологическую структуру сообщества. Экологические группы организмов, занимая сходные экологические ниши, в разных биоценозах могут иметь разный видовой состав. Так, на увлажненных территориях доминируют гигрофиты, в сухих аридных условиях – склерофиты и суккуленты. Отражает экологическую структуру биоценоза и соответствие групп организмов, которые объединяются сходным типом питания.

Таким образом, *экологическая структура биоценоза – это его состав из экологических групп организмов, выполняющих в сообществе в каждой экологической нише определенные функции.*

Экологическая структура биоценоза в комплексе с видовой и пространственной, с особенностями экологической ниши служит его макроскопической характеристикой. Макроскопическая характеристика в отличие от микроскопической характеристики, дающей представление о связях каждой популяции и вида в сообществе, дает возможность определить свойства того или иного биоценоза, выяснить его устойчивость в пространстве и во времени, а также предвидеть последствия изменений, вызванных влиянием антропогенных факторов.

Пограничный эффект. Важнейшим признаком структурной характеристики биоценозов является наличие границ сообществ. Вместе с тем следует отметить, что они весьма редко бывают четкими. Как правило, соседние биоценозы постепенно переходят один в другой. И как результат, образуются обширные пограничные зоны, или переходные зоны, отличающиеся особыми условиями. Когда озеро окружено болотом, переходящим в сухой лес, границы между озером и болотом, болотом и лесом продвигаются в связи с влажностью, меняющейся в течение сезона. Однако независимо от сезонного изменения условий границы между этими биоценозами не являются резкими, так как растения и животные, характерные для каждого из них, проникая на соседние территории, создают специфическую «опушку», пограничную полосу, называемую *эктоном*.

В таких переходных зонах возникает сгущение видов и особей, наблюдается так называемый краевой эффект, или эффект опушки. *Правило эктона*, или краевого эффекта, и состоит в том, что на стыках биоценозов увеличивается число видов и особей в них.

Понятие об экосистемах. В настоящее время широкое распространение получило следующее определение экосистемы. *Экосистема – это любая совокупность организмов и неорганических компонентов, в которой может осуществляться круговорот веществ.* По Н. Ф. Реймерсу (1990), *экосистема – это любое сообщество живых существ и его среда обитания, объединенные в единое функциональное целое, возникающее на основе взаимозависимости и причинно-следственных связей, существующих между отдельными экологическими компонентами.* Следует подчеркнуть, что совокупность специфического физико-химического окружения (биотопа) с сообществом живых организмов (биоценозом) и образует экосистему.

В отечественной литературе широко применяется термин «*биогеоценоз*», предложенный в 1940 г. В. Н. Сукачевым. По его определению, биогеоценоз – «это совокупность на известном 1 протяжении земной поверхности однородных природных явлений (атмосферы, горной породы, почвы и гидрологических условий), имеющая свою особую спе-

цифику взаимодействий этих слагающих ее компонентов и определенный тип обмена веществом и энергией их между собой и другими явлениями природы и представляющая собой внутренне противоречивое диалектическое единство, находящееся в постоянном движении, развитии».

Сложение экосистем в значительной мере зависит от их функциональной «предназначенности» и наоборот. По Н. Ф. Реймерсу (1994), это находит отражение в *принципе экологической комплементарности (дополнительности)*: никакая функциональная часть экосистемы (экологический компонент, элемент и т. д.) не может существовать без других функционально дополняющих частей. Близок к нему и расширяющий его *принцип экологической конгруэнтности (соответствия)*: функционально дополняя друг друга, живые составляющие экосистемы вырабатывают для этого соответствующие приспособления, скоординированные с условиями абиотической среды, в значительной мере преобразуемой теми же организмами (биоклимат и т. д.), т. е. наблюдается двойной ряд соответствия – между организмами и средой их обитания – внешней и создаваемой ценозом. Например, виды, составляющие экосистемы пустыни, приспособлены одной стороны, к ее климатическим и другим абиотическим условиям, а с другой – к среде экосистемы и друг к другу. Это же характерно для организмов любого биома и другого более низко или высоко стоящего в иерархии систем подразделения биосферы. В связи с этим здесь уместно привести *принцип (закон) формирования экосистемы* (функционально-пространственной экологической целостности, связи биотоп – биоценоз): длительное существование организмов возможно лишь в рамках экологических систем, где их компоненты и элементы дополняют друг друга и соответственно приспособлены друг к другу, что обеспечивает воспроизводство среды обитания каждого вида и относительно неизменное существование всех экологических компонентов. Совершенно очевидно, что принцип формирования экосистемы есть суммарное отражение принципа экологической комплементарности (дополнительности и принципа экологической конгруэнтности (соответствия)).

Сложение экосистем – динамический процесс. В экосистемах постоянно происходят изменения в состоянии и жизнедеятельности их членов и соотношении популяций. Многообразные изменения, происходящие в любом сообществе, относят к двум основным типам: циклические и поступательные.

Циклические изменения сообществ отражают суточную, сезонную и многолетнюю периодичность внешних условий и проявления эндогенных ритмов организмов. Суточная динамика экосистем связана главным образом с ритмикой природных явлений и носит строго периодический характер.

Более значительные отклонения в биоценозах наблюдаются при сезонной динамике. Это обусловлено биологическими циклами организмов, которые зависят от сезонной циклическости явлений природы. Так, смена времени года значительное влияние оказывает на жизнедеятельность животных и растений (спячка, зимний сон, диапауза и миграции у животных; периоды цветения, плодоношения, активного роста, листопада и зимнего покоя у растений).

Многолетние изменения в составе биоценозов повторяются и в связи с периодическими изменениями общей циркуляции атмосферы, в свою очередь, обусловленной усилением или ослаблением солнечной активности.

В процессе суточной и сезонной динамики целостность биоценозов обычно не нарушается. Биоценоз испытывает лишь периодические колебания качественных и коли-

чественных характеристик.

Поступательные изменения в экосистеме приводят в конечном итоге к смене одного биоценоза другим, с иным набором господствующих видов. Причинами подобных смен могут являться внешние по отношению к биоценозу факторы, действующие длительное время в одном направлении, например увеличивающееся загрязнение водоемов, возрастающее в результате мелиорации иссушение болотных почв, усиленный выпас скота и т. д. Данные смены одного биоценоза другим называют *экзогенетическими*. В том случае, когда усиливающее влияние фактора приводит к постепенному упрощению структуры биоценоза, обеднению их состава, снижению продуктивности, подобные смены называют *дигрессивными* или *дигрессиями*.

Эндогенетические смены возникают в результате процессов, которые происходят внутри самого биоценоза. *Последовательная смена одного биоценоза другим называется экологической сукцессией* (от лат. *succession* — последовательность, смена). Сукцессия является процессом саморазвития экосистем. В основе сукцессии лежит неполнота биологического круговорота в данном биоценозе. Известно, что живые организмы в результате жизнедеятельности меняют вокруг себя среду, изымая из нее часть веществ и насыщая ее продуктами метаболизма. При сравнительно длительном существовании популяций они меняют свое окружение в неблагоприятную сторону и как результат — оказываются вытесненными популяциями других видов, для которых вызванные преобразования среды оказываются экологически выгодными. В биоценозе таким образом происходит смена господствующих видов. Здесь четко прослеживается *правило* (принцип) *экологического дублирования*. Длительное существование биоценоза возможно лишь в том случае, если изменения среды, вызванные деятельностью одних живых организмов благоприятны для других, с противоположными требованиями.

Последовательный ряд постепенно и закономерно сменяющих друг друга в сукцессии сообществ называется *сукцессионной серией*.

Сукцессии в природе чрезвычайно разномасштабны. Их можно наблюдать в банках с культурами, представляющими собой планктонные сообщества – различные виды плавающих водорослей и их потребителей – коловраток, жгутиковых в лужах и прудах, на заброшенных пашнях, выветрившихся скалах и др. В организации экосистем иерархичность проявляется и в сукцессионных процессах – более крупные преобразования биоценозов складываются из более мелких. В стабильных экосистемах с отрегулированным круговоротом веществ также постоянно осуществляются локальные сукцессионные смены, поддерживающие сложную внутреннюю структуру сообществ.

Типы сукцессионных смен. Выделяют два главных типа сукцессионных смен: 1 – с участием автотрофного и гетеротрофного населения; 2 – с участием только гетеротрофов. Сукцессии второго типа совершаются лишь в таких условиях, где создается предварительный запас или постоянное поступление органических соединений, за счет которых и существует сообщество: в кучах или буртах навоза, в разлагающейся растительной массе, в загрязненных органическими веществами водоемах и т. д.

Процесс сукцессии. По Ф. Клементсу (1916), процесс сукцессии состоит из следующих этапов: 1. Возникновение незанятого жизнью участка. 2. Миграция на него различных организмов или их зачатков. 3. Приживание их на данном участке. 4. Конкуренции их между собой и вытеснение отдельных видов. 5. Преобразование живыми организмами местообитания, постепенной стабилизации условий и отношений. Сукцессии со сменой рас-

тельности могут быть первичными и вторичными.

Первичной сукцессией называется процесс развития и смены экосистем на незаселенных ранее участках, начинающихся с их колонизации. Классический пример — постоянное обрастание голых скал с развитием в конечном итоге на них леса.

Вторичная сукцессия — это восстановление экосистемы, когда-то уже существовавшей на данной территории. Она начинается в том случае, если уже в сложившемся биоценозе нарушены установившиеся взаимосвязи организмов в результате извержения вулкана, пожара, вырубki, вспашки и т. д. Смены, ведущие к восстановлению прежнего биоценоза, получили название в геоботанике *демутационных*. Примером может служить динамика видового разнообразия на острове Кракатау после полного уничтожения аборигенной флоры и фауны вулканическим взрывом в 1893 году.

Климаксовая экосистема. Сукцессия завершается стадией, когда все виды экосистемы, размножаясь, сохраняют относительно постоянную численность и дальнейшей смены ее состава не происходит. Такое равновесное состояние называют *климаксом*, а экосистеме — *климаксовой*. В разных абиотических условиях формируются неодинаковые климаксовые экосистемы.

Изменения в экосистеме во время сукцессии. Основными называют четыре типа сукцессионных изменений.

1. В процессе сукцессии виды растений и животных непрерывно сменяются. 2. Сукцессионные изменения всегда сопровождаются повышением видового разнообразия организмов. 3. Биомасса органического вещества увеличивается по ходу сукцессии. 4. Снижение чистой продукции сообщества и повышение интенсивности дыхания — важнейшие явления сукцессии.

Смена фаз сукцессии идет в соответствии с определенными правилами. Каждая фаза готовит среду для возникновения последующей. Здесь действует *закон последовательности прохождения фаз развития*: фазы развития природной системы могут следовать лишь в эволюционно закреплённом (исторически, экологически обусловленном) порядке, обычно от относительно простого к сложному, как правило, без выпадения промежуточных этапов, но, возможно, с очень быстрым их прохождением или эволюционно закреплённым отсутствием. Когда экосистема приближается к состоянию климакса, в ней, как и во всех равновесных системах, происходит замедление всех процессов развития. Это положение находит отражение в *законе сукцессионного замедления*: процессы, идущие в зрелых равновесных экосистемах, находящихся в устойчивом состоянии, как правило, проявляют тенденцию к снижению темпов. При этом восстановительный тип сукцессии меняется на вековой их ход, т. е. саморазвитие идет в пределах климакса или узлового развития. Эмпирический закон сукцессионного замедления является следствием *правила Г. Одум и Р. Пинкертона, или правила максимума энергии поддержания зрелой системы*: сукцессия идет в направлении фундаментального сдвига потока энергии в сторону увеличения ее количества, направленного на поддержание системы. Правило Г. Одум и Р. Пинкертона, в свою очередь, базируется на правиле максимума энергии в биологических системах, сформулированном А. Лоткой. Вопрос этот в дальнейшем был хорошо разработан Р. Маргалёфом, Ю. Одумом и известен как доказательство *принципа «нулевого максимума»*, или минимализации прироста в *зрелой экосистеме*: экосистема в сукцессионном развитии стремится к образованию наибольшей биомассы при наименьшей биологической продуктивности.

Линдеман (1942) экспериментально доказал, что сукцессии сопровождаются повышением продуктивности вплоть до климаксового сообщества, в котором превращение энергии происходит наиболее эффективно. Данные исследований сукцессии дубовых и дубово-ясеневых лесов показывают, что на поздних стадиях их продуктивность действительно возрастает. Однако при переходе к климаксовому сообществу обычно происходит снижение общей продуктивности. Таким образом, продуктивность в старых лесах ниже, чем в молодых, которые, в свою очередь, могут иметь меньшую продуктивность, чем предшествовавшие им более богатые видами ярусы травянистых растений. Сходное падение продуктивности наблюдается и в некоторых водных системах. Для этого есть несколько причин. Одна из них то, что накопление питательных веществ в растущей биомассе леса на корню может вести к уменьшению их круговорота. Снижение общей продуктивности могло быть просто результатом уменьшения жизненности особей по мере увеличения их среднего возраста в сообществе.

По мере прохождения сукцессии все большая доля доступных питательных веществ накапливается в биомассе сообщества, и соответственно уменьшается их содержание в абиотическом компоненте экосистемы (в почве или воде).

Возрастает также количество образующегося детрита. Главными первичными консументами становятся не травоядные, а детритоядные организмы. Соответствующие изменения происходят и в трофических сетях. Детрит становится основным источником питательных веществ.

В ходе сукцессии увеличивается замкнутость биогеохимических круговоротов веществ. Примерно за 10 лет с момента начала восстановления растительного покрова замкнутость круговоротов уменьшается со 100 до 10 %, а далее она еще больше снижается, достигая минимума в климаксовой фазе. *Правило увеличения замкнутости биогеохимического круговорота веществ в ходе сукцессии*, со всей уверенностью можно утверждать, нарушается антропогенной трансформацией растительности и вообще естественных экосистем. Несомненно, это ведет к длинному ряду аномалий в биосфере и ее подразделениях.

Снижение разнообразия видов в климаксе не означает малой его экологической значимости. Разнообразие видов формирует сукцессию, ее направление, обеспечивает заполненность реального пространства жизнью. Недостаточное количество видов, составляющих комплекс, не могло бы сформировать сукцессионный ряд, и постепенно, с разрушением климаксовых экосистем произошло бы полное опустынивание планеты. Значение разнообразия функционально как в статике, так и в динамике. Следует отметить, что там, где разнообразие видов недостаточно для формирования биосферы, служащей основой нормального естественного хода сукцессионного процесса, а сама среда резко нарушена, сукцессия не достигает фазы климакса, а заканчивается узловым сообществом – *параклимаксом*, длительно или кратковременно производным сообществом. Чем глубже нарушение среды того или иного пространства, тем на более ранних фазах оканчивается сукцессия.

Закон эволюционно-экологической необратимости гласит: экосистема, потерявшая часть своих элементов или сменившаяся другой в результате дисбаланса экологических компонентов, не может вернуться к первоначальному своему состоянию в ходе сукцессии, если в ходе изменений произошли эволюционные (микроэволюционные) перемены в экологических элементах (сохранившихся или временно утерянных). В том случае, когда ка-

кие-то виды утеряны в промежуточных фазах сукцессии, то данная потеря может быть функционально скомпенсирована, но не полностью. При снижении разнообразия за критический уровень, ход сукцессии искажается, и фактически климакс, идентичный прошлому, достигнут не может быть.

Для оценки характера восстановленных экосистем закон эволюционно-экологической необратимости имеет важное значение.

Лекция № 10. Продуктивность экосистем

Существующие на Земле экосистемы разнообразны. Выделяют *микроэкосистемы* (например, ствол гниющего дерева), *мезоэкосистемы* (лес, пруд и т. д.), *макроэкосистемы* (континент, океан и др.) и *глобальную* – биосфера.

Крупные наземные экосистемы называют *биомами*. Каждый биом включает в себя целый ряд меньших по размерам, связанных друг с другом экосистем. Существует несколько классификаций экосистем.

Зональность макроэкосистем. Экосистемы не разбросаны в беспорядке, наоборот, сгруппированы в достаточно регулярных зонах как по горизонтали (по широте), так и по вертикали (по высоте). Это подтверждается *периодическим законом географической зональности А. А. Григорьева–М. И. Будыко*: со сменой физико-географических поясов Земли аналогичные ландшафтные зоны и их некоторые общие свойства периодически повторяются. Об этом шла речь и при рассмотрении наземно-воздушной среды жизни. Установленная законом периодичность проявляется в том, что величины индекса сухости меняются в разных зонах от 0 до 4–5, трижды между полюсами и экватором они близки к 1. Этим значениям соответствует наибольшая биологическая продуктивность ландшафтов.

Периодическое повторение свойств в рядах систем одного иерархического уровня, вероятно, является общим законом мироздания, сформулированного как *закон периодичности строения системных совокупностей, или системно-периодический закон*.

— конкретные природные системы одного уровня (подуровня) организации составляют периодический или повторяющийся ряд морфологически аналогичных структур в пределах верхних и нижних системных пространственно-временных границ, за которые существование систем данного уровня делается невозможным. Они переходят в неустойчивое состояние или превращаются в иную системную структуру, в том числе другого уровня организации.

С точки зрения *трофической структуры* (от греч. *τροφή* – питание), экосистему можно разделить на два яруса. 1. Верхний – *автотрофный* (самостоятельно питающийся) ярус, или «зеленый пояс», включающий растения или их части, содержащие хлорофилл, где преобладают фиксация энергии света, использование простых неорганических соединений. 2. Нижний – *гетеротрофный* (питаемый другими) ярус, или «коричневый пояс» почв и осадков, разлагающихся веществ, корней и т. д., в котором преобладают использование, трансформация и разложение сложных соединений

С биологической точки зрения, в составе экосистемы выделяют следующие компоненты: 1) *неорганические вещества* (С, N, CO₂, H₂O и др.), включающиеся в круговороты; 2) *органические соединения* (белки, углеводы, липиды, гумусовые вещества и т. д.), связывающие биотическую и абиотические части; 3) *воздушную, водную и субстратную среду*,

включающую климатический режим и другие физические факторы; 4) *продуцентов, автотрофных* организмов (зеленые растения, сине-зеленые водоросли, фото- и хемосинтезирующие бактерии), производящих пищу из простых неорганических веществ, 5) *консументов*, или фаготрофов (от греч. phagos – пожиратель), – гетеротрофных организмов, главным образом животных, питающихся другими организмами или частицами органического вещества; 6) *редуцентов и детритофагов* — гетеротрофных организмов, в основном бактерий и грибов, получающих энергию либо путем разложения мертвых тканей, либо путем поглощения растворенного органического вещества, выделяющегося самопроизвольно или извлеченного сапрофитами из растений и других организмов.

Организмы, участвующие в различных процессах круговорота, частично разделены в пространстве. Автотрофные процессы наиболее активно протекают в верхнем ярусе («зеленом поясе»), где доступен солнечный свет. Гетеротрофные процессы наиболее интенсивно протекают в нижнем ярусе («коричневом поясе»), где в почвах и осадках накапливаются органические вещества. Основные функции компонентов экосистемы отчасти разделены и во времени, так как возможен значительный разрыв во времени между продуцированным органическим веществом автотрофными организмами и его потреблением гетеротрофами. В целом же три живых компонента экосистем (продуценты, консументы и редуценты) можно рассматривать как три функциональных царства природы, так как их разделение основано на типе питания и используемом источнике энергии.

Продуктивность экосистем тесно связана с потоком энергии, проходящим через ту или иную экосистему. В каждой экосистеме часть приходящей энергии, попадающей в трофическую сеть, накапливается в виде органических соединений. Безостановочное производство биомассы (живой материи) – один из фундаментальных процессов биосферы. Органическое вещество, создаваемое продуцентами в процессе фотосинтеза или хемосинтеза, называют *первичной продукцией экосистемы* (сообщества). Количественно ее выражают в сырой или сухой массе растений или в энергетических единицах – эквивалентном числе калорий или джоулей. Первичной продукцией определяется общий поток энергии через биотический компонент экосистемы, а следовательно, и биомасса живых организмов, которые могут существовать в экосистеме.

Теоретически возможная скорость создания первичной биологической продукции определяется возможностями фотосинтетического аппарата растений. А, как известно, лишь часть энергии света, получаемой зеленой поверхностью, может быть использована растениями. Из коротковолнового излучения Солнца только 44 % относится к фотосинтетически активной радиации (ФАР) – свет по длине волны, пригодный для фотосинтеза. Максимально достигаемый в природе КПД фотосинтеза 10–12 % энергии ФАР, что составляет около половины от теоретически возможного, отмечается в зарослях джугары и тростника в Таджикистане в кратковременные, наиболее благоприятные периоды. КПД фотосинтеза в 5 % считается очень высоким для фитоценоза. В целом по земному шару усвоение растениями солнечной энергии не превышает 0,1 % из-за ограничения фотосинтетической активности растений множеством факторов, среди них таких, как недостаток тепла и влаги, неблагоприятные физические и химические свойства почвы и т. д. Средний коэффициент использования энергии ФАР для территории России равен 0,8 %, на европейской части страны составляет 1,0–1,2%, а в восточных районах, где условия увлажнения менее благоприятны, не превышает 0,4–0,8%. Скорость, с которой растения накапливают химическую энергию, называют *валовой первичной продуктивностью* (ВПП). Около

20 % этой энергии расходуется растениями на дыхание и фотодыхание. Скорость накопления органического вещества за вычетом этого расхода называется *чистой первичной продуктивностью* (ЧПП). Это энергия, которую могут использовать организмы следующих трофических уровней. Количество органического вещества, накопленного гетеротрофными организмами, называется *вторичной продукцией*. Вторичную продукцию вычисляют отдельно для каждого трофического уровня, так как прирост массы на каждом из них происходит за счет энергии, поступающей с предыдущего. Гетеротрофы, включаясь в трофические цепи, в конечном итоге живут за счет чистой первичной продукции сообщества. Полнота ее расхода в разных экосистемах различна. Постепенное увеличение общей биомассы продуцентов отмечается, если скорость изъятия первичной продукции в цепях питания отстает от темпов прироста растений.

Мировое распределение первичной биологической продукции весьма неравномерно. Чистая продукция меняется от 3000 г/м^2 в год до нуля в экстраридных пустынях, лишенных растений, или в условиях Антарктиды с ее вечными льдами на поверхности суши, а запас биомассы – соответственно от 60 кг/м^2 до нуля. Р. Уиттекер (1980) делит по продуктивности все сообщества на четыре класса.

1. Сообщества высшей продуктивности, $3000\text{--}2000 \text{ г/м}^2$ в год. Сюда относятся тропические леса, посевы риса и сахарного тростника. Запас биомассы в этом классе продуктивности весьма различен и превышает 50 кг/м^2 в лесных сообществах и равен продуктивности у однолетних сельскохозяйственных культур.

2. Сообщества высокой продуктивности, $2000\text{--}1000 \text{ г/м}^2$ в год. В этот класс включены листопадные леса умеренной полосы, луга при применении удобрений, посевы кукурузы. Максимальная биомасса приближается к биомассе первого класса. Минимальная биомасса соответственно равна чистой биологической продукции однолетних культур.

3. Сообщества умеренной продуктивности, $1000\text{--}250 \text{ г/м}^2$ в год. К этому классу относится основная масса возделываемых сельскохозяйственных культур, кустарники, степи. Биомасса степей меняется в пределах $0,2\text{--}5 \text{ кг/м}^2$.

4. Сообщества низкой продуктивности, ниже 250 г/м^2 в год – пустыни, полупустыни (в отечественной литературе их называют чаще опустыненными степями), тундры.

На территории России в зонах достаточного увлажнения первичная продуктивность увеличивается с севера на юг, с увеличением притока тепла и продолжительности вегетационного периода (сезона). Годовой прирост растительности изменяется от 20 ц/га на побережье и островах Северного Ледовитого океана до более чем 200 ц/га в Краснодарском крае, на Черноморском побережье Кавказа составляет $150\text{--}200 \text{ млрд т}$. Две трети его образуется на суше, третья часть – в океане (табл. 7).

Практически вся чистая первичная продукция Земли служит для поддержки жизни всех гетеротрофных организмов. Энергия, недоиспользованная консументами, запасается в их телах, гумусе почв и органических осадках водоемов. Питание людей большей частью обеспечивается сельскохозяйственными культурами, занимающими около 10 % площади суши. Годовой прирост культурных растений равен примерно 16 % всей продуктивности суши, большая часть которой приходится на леса.

Половина урожая идет непосредственно на питание людей, остальное – на корм домашним животным, используется в промышленности и теряется в отходах. Всего человек потребляет около 0,2 % первичной продукции Земли. Ресурсы, имеющиеся на Земле, включая продукцию животноводства и результаты промысла на суше и в океане, могут

обеспечить ежегодно только 50% потребностей современного населения Земли.

Таблица 7 – Биомасса и первичная продуктивность основных типов экосистем (по Т. Д. Акимовой, В. В. Хаскину, 1994)

Экосистемы	Биомасса, т/га	Продукция, т/га в год
Пустыни	0,1—0,5	0,1—0,5
Центральные зоны океана	0,2—1,5	0,5—2,5
Полярные моря	1—7	3—6
Тундра	1—8	1—4
Степи	5—12	3—8
Агроценозы	—	3—10
Саванна	8—20	4—15
Тайга	70—150	5—10
Лиственный лес	100—250	10—30
Влажный тропический лес	500—1500	25—60
Коралловый риф	15—50	50—120

За успехам и в мировом производстве продовольствия скрывается тот факт, что с 1950 по 1988 г. среднедушевое производство продовольствия сократилось в 43 развивающихся странах (22 африканские страны), где проживает каждый седьмой житель планеты. Самый большой спад наблюдается в Африке. Здесь в период между 1960 и 1988 г. среднее производство продовольствия в перерасчете на душу населения упало на 21 %. Предполагается, что в ближайшие 25 лет оно сократится еще на 30%. Особенно трудно обеспечить население вторичной продукцией. В рацион человека должно входить не менее 30 г белков в день.

Следовательно, увеличение биологической продуктивности экосистем и особенно вторичной продукции является одной из основных задач, стоящих перед человечеством.

Лекция № 11. Антропогенные воздействия на компоненты биосферы

Деятельность человека ведет к гомогенизации систем биосферы. Все больше «стираются» элементарные экосистемы, превращаясь в «монотонные» агросистемы, однообразные по биогеохимическим характеристикам культурные ландшафты. При этом снижается степень замкнутости биогеохимических циклов. Вероятно, в этом заключается секрет накопления в биосфере, и в первую очередь в атмосфере, малых газовых примесей, выброса тех веществ, которые, естественно, образуются в меньшем количестве и обычно ранее утилизируются биотой практически полностью. Чем больше организмы воздействовали на среду биосферы, тем интенсивнее шла эволюция. Этот *принцип максимума эффекта внешней работы, закон саморазвития биосистем или закон исторического развития биологических систем*, был сформулирован в 1935 г. Э. Бауэром: развитие биологических систем является результатом увеличения их внешней работы — воздействия этих систем на окружающую среду.

Физико-математическое подтверждение вышеназванных обобщений дает *теорема порога возрастания энтропии в биосфере, или теорема К. С. Тринчера*, выведенная в 1964 г., — продукция энтропии живым веществом биосферы возрастает до порога, определяе-

мого уравнением:

$$\frac{dS_{sp}}{dt} \cdot \frac{dS_{sp}}{dt} \cdot (1 - e^{-(t/r)}), \quad (11.1)$$

где t – абсолютное время;

r – единица биологического (системно характерного) времени;

S_{sp} – специфическая энтропия одного вида живого,

e – основание натурального логарифма.

Важно здесь то, что минимум энтропии возникает при неравномерном распределении веществ в системе. Человеческая деятельность нарушает эту неравномерность, делает живое вещество гомогенным или даже, образно говоря, сдирает «живую кожу» с лика Земли, видоизменяет энтропийные и неэнтропийные процессы.

Антропогенное воздействие на окружающую среду оказалось деструктивным. Эволюция вынуждена идти экстенсивно, под воздействием внешних факторов, с темпом, диктуемым не ходом естественных явлений, а трансформацией природы человеком. Закон исторического развития биосистем работает не в полной мере или совсем не работает в силу того, что роль биотического воздействия на среду относительно снизилась. Преобладает преобразующая деятельность человека (рис. 10).

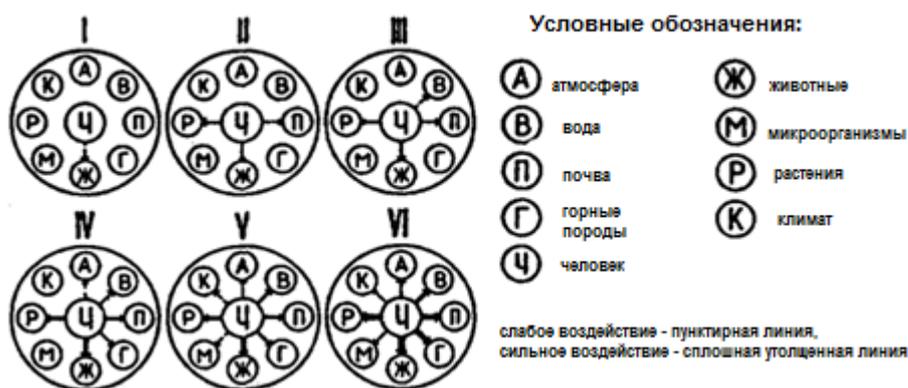


Рисунок 10 – Воздействие человека на природу на разных стадиях развития производства:

I — период до времени использования огня; II — период со времени использования огня, появления и совершенствования примитивных орудий труда (100—10 тыс. лет до н. э.); III — период становления и развития земледелия и скотоводства (10 тыс. лет до н. э. — XIV в.); IV — период развития ремесел, появления и роста мануфактуры, расширения сельскохозяйственного производства (XV—XVIII вв.); V — период машинной индустрии, развития различных отраслей хозяйств (XIX в. — 1-я половина XX в.); VI — период научно-технической революции (2-я половина XX в.)

Этот процесс фактически и идет в виде массового размножения отдельных организмов, разрушающих сложившиеся экосистемы. Насколько такое положение опасно для биосферы? Все зависит от темпов изменений. Следует учесть, что эволюция биосферы не была равномерной, и, несмотря на увеличение степени совершенства биогеохимического круговорота, этот процесс не шел гладко.

Сегодня известны эволюционные катастрофы, происшедшие на нашей планете. Например, 650 млн лет назад эволюционно-экологический кризис привел к «внезапному» исчезновению многих видов одноклеточных водорослей. На рубеже 450 млн лет назад

вымерло большинство панцирных обитателей океана, 230 млн лет назад исчезли многие виды гигантских амфибий, и, по эволюционным меркам, сравнительно быстро – 65 млн лет назад – вымерли гигантские рептилии и многие виды других групп организмов. Взгляды ученых на вымирание живых организмов неоднозначны. Так, вымирание гигантских рептилий связывают с похолоданием, прошедшим на Земле в результате падения огромного метеорита-астероида (предполагается, что он образовал крупнейший метеоритный кратер на территории современной Мексики). Похолодание привело к срыву инкубации яиц рептилий, а также могло дать преимущества для эволюции ночных групп животных и привести к исчезновению особо теплолюбивых дневных млекопитающих. Конечно, причины вымирания, его механизмы могли быть и другими. К едва заметным на взгляд человека, энергетическим перестройкам ведут даже незначительные изменения абиотической среды. Одно несомненно – вид никогда не исчезает один, всегда наблюдается изменение пищевых и информационных сетей. Происходит глобальная перестройка на всех уровнях экосистем. Одни виды исчезают, другие их замещают. Это явление находит отражение в *правиле (принципе) катастрофического толчка*: глобальная природная или природно-антропогенная катастрофа (сближение Земли с другим крупным космическим телом, столкновение с астероидом, резкое изменение климата, обеднение биоты и т. д.) всегда приводит к существенным эволюционным перестройкам, которые относительно прогрессивны для природы (адаптируют ее системы к новым условиям среды), но не обязательно полезны для вида или иной систематической категории, в том числе для человека и его хозяйственной деятельности. В связи с тем что отмечаются ускорения и замедления эволюции, действует и *принцип прерывности и непрерывности развития биосферы*: процесс медленного эволюционного изменения организмов закономерно прерывается фазами бурного развития и вымирания практически без переходных (палеонтологических) форм. Здесь интересен не столько механизм эволюции, а сам факт различного ускорения эволюционных процессов и их направленности. В случае, если ведущую роль в отборе играли верхние уровни природных систем и они же фактически направляли эволюцию, то антропогенные изменения биосферы, которые идут с большей скоростью, могут для нового ускорения эволюционных перестроек дать толчок в любой момент, вследствие чего произойдет капитальная перестройка экологических условий на Земле. Человечество как биологическое и социально-экономическое образование к таким преобразованиям едва ли готово. Нужны хотя бы общие показатели-рамки для установления, что является опасным, а что еще не грозит опасностью в ходе эволюции среды и жизни. По мнению ряда ученых, такими критическими показателями могут быть точки Пастера и правила одного и десяти процентов. Как известно, основной точкой Л. Пастера является момент, когда уровень содержания кислорода в атмосфере Земли в процессе эволюции составил 1% современного. Аэробная жизнь стала возможной с этого времени, что соответствует геохронологически архею. Считается, что накопление кислорода шло взрывообразно, в течение около 20 тыс. лет

Принцип Ле Шателье-Брауна гласит, что при внешнем воздействии, выводящем систему из состояния устойчивого равновесия, равновесие смещается в том направлении, при котором эффект внешнего воздействия ослабляется. Так, растительность не давала прироста биомассы в соответствии с увеличением концентрации CO₂ и т. д. Прирост связанного растениями углерода наблюдался лишь в XIX в.

Достаточно признанным считается порог потребления 5–10 % суммы вещества, ко-

торый приводит с переходом через него к заметным изменениям в системах природы. Он в большей степени принят на эмпирическо-интуитивном уровне, без различия форм и характера управления в данных системах. Приблизительно намечающиеся переходы для природных систем можно разделить на с организменным и консорционным типом управления и популяционных систем. Для первых порог выхода из стационарного состояния до 1 % от потока энергии или «нормы» потребления и порог саморазрушения составляет около 10 % этой «нормы». Для популяционных систем превышение в среднем 10 % объема изъятия приводит к выходу этих систем из стационарного состояния.

Обратим внимание на формулировку «выход из стационарного состояния». Для глобальной энергетической системы такой выход, вероятно, происходит в рамках 0,1–0,2 % возмущения общепланетных процессов, т. е. значительно раньше, чем наступают сбои в действии принципа Ле Шателье-Брауна и заметные природные аномалии. В подтверждение вышесказанного можно указать на то, что опустынивание начало существенно расти еще в прошлом веке. Трудно доказать или опровергнуть антропогенность климатических процессов, происходящих в последние два столетия.

Эволюционные переходы в биосфере занимают относительно небольшое время. *Правила усиления интеграции биологических систем* И. И. Шмальгаузена гласят, что в процессе эволюции биологические системы становятся все более интегрированными, со все более развитыми регуляторными механизмами, обеспечивающими такую интеграцию. Н. Ф. Реймерс в работе «Системные основы природопользования» указывал на то, что разрушение более трех уровней иерархии экосистем абсолютно необратимо и катастрофично. Для поддержания надежности биосферы обязательна множественность конкурентно взаимодействующих экосистем. Таким путем шла эволюция биосферы. Антропогенные же воздействия нарушают этот ход. *Правило множественности экосистем* вытекает и из правила экологического дублирования, и вообще из теории надежности. Здесь интеграция оказывается «скользящей» по иерархической лестнице экосистем.

За последние сто лет произошли два важных сдвига. *Во-первых*, резко увеличилась численность населения Земли. *Во-вторых*, еще более резко выросло промышленное производство, производство энергии и продуктов сельского хозяйства. В результате потоки вещества и энергии, вызываемые деятельностью человека, стали составлять заметную долю от общей величины биогенного круговорота. Человечество стало оказывать заметное воздействие на функционирование биосферы.

Биологически человек уже на предысторической фазе развития отличался от всех других одинаковых по размеру млекопитающих исключительной подвижностью, проходя за сутки обычно вдвое большее расстояние, чем они. Люди жили в условиях энергетической недостаточности и вынуждены были охранять огромную кормовую территорию, в которой периодически или постоянно кочевали. И, несмотря на это, они долгое время находились в рамках весьма скромного энергетического баланса.

Расход энергии на одного человека (в ккал/сут.) в каменном веке был около 4 тыс., в аграрном обществе – 12 тыс., в индустриальную эпоху – 70 тыс., а в передовых развитых странах конца XX в. – 230–250 тыс., т. е. в 58–62 раза больше, чем у наших далеких предков.

Рост народонаселения требует увеличения продуктов питания, создания новых рабочих мест и расширения промышленного производства.

Всеми отраслями человеческого хозяйства ежедневно добывается почти 300 млн. тонн веществ и материалов, сжигается около 30 млн т топлива, используется 2 млрд м³ воды и 65 млрд м³ кислорода. Все это сопровождается расходом природных ресурсов и массированные загрязнением среды.

Сравнение антропогенных материальных потоков с параметрами биосферного круговорота показывает, что человеческая деятельность определяет существенную долю биогеохимической динамики вещества на планете. Общее потребление пресной воды человечеством достигло 2 % объема влаги, вводимой в биосферный круговорот транспирацией всех растений суши. Антропогенный обмен газов в атмосфере составляет 15–18 % всего биотического газообмена. Уровень использования продукции биомассы достиг 10 %. Т.А. Акимов, В.В. Хаскин (1994) приводят данные о том, что человечество в результате своей жизнедеятельности возвращает в атмосферу 1,5 Гт выдыхаемых углекислого газа и паров. При этом выделяется 18 ЭДж теплоты. На поверхность земли и в водоемы переходит 3,9 Гт жидких и 0,7 Гт твердых отходов (экскрементов людей и бытового мусора). Разница между приходом и расходом, близкая к 100 млн т в год, указывает на рост численности, массы человечества и массы предметов и материалов индивидуального потребления.

Главной причиной противоречий оказывается именно *количественная экспансия человеческого общества* – высший уровень и быстрое нарастание совокупной антропогенной нагрузки на природу, усиление его разрушающего воздействия. Все это имеет очень серьезные не только экологические, но и социально-биологические и экономические последствия.

Существенным отличием антропогенного массообмена от *биотического круговорота веществ в природе* является то, что первый не образует или почти не образует замкнутых циклов. Он существенно разомкнут как в качественном, так и количественном отношении. Может быть реально возобновлена только часть изъятых человеком из природы биологических ресурсов. Может быть утилизирована биотой или нейтрализована в результате биогеохимической миграции веществ только часть отходов производства. Темпы возобновления, утилизации и нейтрализации в современную эпоху отстают от темпов изъятия ресурсов и загрязнения среды.

Антропогенное воздействие оказывает заметное влияние на *круговорот кислорода* в биосфере. С развитием промышленности и транспорта кислород используется на процессы горения. Например, на сжигание разных видов топлива требуется от 10 до 25 % кислорода, производимого зелеными растениями. Уменьшается поступление кислорода в атмосферу из-за сокращения площадей лесов, степей и увеличения пустынь. Сокращается число продуцентов кислорода и в водных экосистемах. Главная причина – загрязнение океанов и морей, рек и озер.

Деятельность человека нарушает естественный баланс *круговорота углерода*. Глобальное равновесие (углекислый газ – живое вещество – отмершая органика) сильно сдвинуто практически во всех звеньях. *Во-первых*, при сгорании топлива при существующем уровне его потребления ежегодно в атмосферу дополнительно поступает $5-6 \cdot 10^9$ т С. *Во-вторых*, выжигание тропических лесов для расширения пашни, необходимого в связи с ежегодным приростом населения в тропических и субтропических странах на 2,4%, приводит к высвобождению в виде углекислого газа около $5 \cdot 10^8$ т С ежегодно. *В-третьих*, примерно такое же количество органического С фитомассы тропических лесов переходит в атмосферу вследствие лесозаготовок, при которых вывозится в виде древесины только

часть фитомассы, а отходы (ветви, хвоя и т. д.) и поврежденные деревья сгнивают и минерализуются. *В-четвертых*, из почвы пашен, в первую очередь тропиков, в атмосферу ежегодно переходит еще $3-10 \cdot 10^8$ С, первоначально содержащегося в органическом веществе почвы. Общее количество органического С, потерянного всеми наземными экосистемами, включая и нетропические, за исторический период составляет около $7-10 \cdot 10^{11}$ т. Таким образом, целый ряд антропогенных процессов существенно сдвигает биосферный баланс углерода в сторону увеличения концентрации углекислого газа в атмосфере. Хотя часть CO_2 выделившуюся при сгорании топлива, поглощают океаны, большая же ее часть остается в атмосфере. Результаты анализов убедительно свидетельствуют о неуклонном возрастании CO_2 в атмосфере, начиная с 50-х гг. XX в.

В развивающемся мировом сельском хозяйстве различаются по количеству поступающей и используемой человеком энергии и ее источнику несколько типов экосистем (М.С. Соколов и др. 1994).

1. *Естественные экосистемы*. Единственным источником энергии является солнечная (океан, горные леса). Эти экосистемы представляют собой основную опору жизни на Земле (приток энергии в среднем $0,2$ ккал/см² в год).

2. *Высокопродуктивные естественные экосистемы*. Кроме солнечной, используются другие естественные источники энергии (каменный уголь, торф и т. д.). К ним относятся лиманы, дельты крупных рек, влажные тропические леса и другие естественные экосистемы, обладающие высокой продуктивностью. Здесь в избытке синтезируется органическое вещество, которое используется или накапливается (приток энергии в среднем 2 ккал/см² в год).

3. *Агрэкосистемы, близкие к естественным экосистемам*. Наряду с солнечной энергией используются дополнительные источники, создаваемые человеком. Сюда относятся системы сельского и водного хозяйства, которые производят продовольствие и сырье. Дополнительные источники энергии — ископаемое топливо, энергия обмена веществ людей и животных (приток энергии в среднем 2 ккал/см² в год).

4. *Агрэкосистемы интенсивного типа*. Связаны с потреблением больших количеств нефтепродуктов и агрохимикатов. Они более продуктивны в сравнении с предыдущими экосистемами, отличаясь высокой энергоемкостью (приток энергии в среднем 20 ккал/см² в год).

5. *Промышленные (городские) экосистемы*. Получают готовую энергию (газ, уголь, электричество). К ним относятся города, пригородные и промышленные зоны. Они являются как генераторами улучшения жизни, так и источниками загрязнения среды (поскольку прямая солнечная энергия не используется):

Эти системы биологически связаны с предыдущими. Промышленные экосистемы очень энергоемкости (приток энергии в среднем 200 ккал/см² в год).

Основные отличительные особенности функционирования природных экосистем и агроэкосистем.

1. *Разное направление отбора*. Для природных экосистем характерен естественный отбор, который ведет к фундаментальному их свойству — устойчивости, отмечая неустойчивые, нежизнеспособные формы организмов их сообществ.

2. *Разнообразие экологического состава фитоценоза* обеспечивает устойчивость продукционного состава в естественной экосистеме при колебании в различные годы погодных условий.

3. Наличие разнообразия видового *состава растений с различными фенологическими ритмами* дает возможность фитоценозу как целостной системе осуществлять непрерывно в течение всего вегетационного периода продукционный процесс, полно и экономно расходуя ресурсы тепла, влаги и питательных элементов.

4. Существенным различием естественных экосистем и агроэкосистем является *степень скомпенсированности круговорота* веществ внутри экосистемы.

Часть вещества в агроценозах безвозвратно изымается из экосистемы. При высоких нормах внесения удобрений для отдельных элементов может наблюдаться явление, когда величина входа элементов питания в растения из почвы оказывается меньше величины поступления элементов питания в почву из разлагающихся растительных остатков и удобрений. С хозяйственно полезной продукцией в агроценозах отчуждается 50–60% органического вещества от его количества, аккумулированного в продукции.

5. Природным экосистемам свойственна саморегуляция, а агроценозы *управляются человеком*.

Самый строгий контроль состояния агроэкосистем (М.С. Соколов и др., 1994), который требует значительных затрат энергии, можно осуществить только в закрытом пространстве. К данной категории относят *полуоткрытые системы* с весьма ограниченными каналами сообщения с внешней средой (теплицы, животноводческие комплексы), где регулируются и в значительной степени контролируются температура, радиация, круговорот минеральных и органических веществ. Это – *управляемые агроэкосистемы*. Все другие агроэкосистемы – *открытые*. Со стороны человека эффективность контроля тем выше, чем они проще.

В *полуоткрытых и открытых* системах усилия человека сводятся к обеспечению оптимальных условий роста организмов и строгому биологическому контролю за их составом. Исходя из этого, возникают следующие практические задачи:

– во-первых, по возможности полное устранение нежелательных видов;

– во-вторых, отбор генотипов, обладающих высокой потенциальной продуктивностью.

Воздействие человека на экологические системы, связанное с их разрушением или загрязнением, непосредственно ведет к прерыванию потока энергии и вещества, а значит, и к снижению продуктивности. Поэтому первая задача, стоящая перед человечеством, – предотвращение снижения продуктивности агроэкосистем, а после ее решения может быть решена и вторая важнейшая задача — повышение продуктивности.

В 90-х гг. XX в. годовая первичная продуктивность обрабатываемых земель на планете составляла 8,7 млрд т, а запас энергии – $14,7 \cdot 10^{17}$ кДж.

Лекция № 12. Экологические проблемы современности

Под загрязнением окружающей среды понимают любое внесение в ту или иную экологическую систему не свойственных ей живых или неживых компонентов, физических или структурных изменений, прерывающих или нарушающих процессы круговорота и обмена веществ, потоки энергии со снижением продуктивности или разрушением данной экосистемы.

Различают *природные загрязнения*, вызванные природными, нередко катастрофиче-

скими, причинами, например извержение вулкана, и *антропогенные*, возникающие в результате деятельности человека.

Антропогенные загрязнители делятся на *материальные* (пыль, газы, зола, шлаки и др.) и *физические*, или *энергетические* (тепловая энергия, электрические и электромагнитные поля, шум, вибрация и т. д.). Материальные загрязнители подразделяются на *механические, химические и биологические*. К *механическим* загрязнителям относятся пыль и аэрозоли атмосферного воздуха, твердые частицы в воде и почве. *Химическими* (ингредиентами) загрязнителями являются различные газообразные, жидкие и твердые химические соединения и элементы, попадающие в атмосферу, гидросферу и вступающие во взаимодействие с окружающей средой – кислоты, щелочи, диоксид серы, эмульсии и другие.

Биологические загрязнители – все виды организмов, появляющиеся при участии человека и наносящие ему вред – грибы, бактерии, сине-зеленые водоросли и т. д.

Последствия загрязнения окружающей среды:

1. Ухудшение качества окружающей среды.
2. Образование нежелательных потерь вещества, энергии, труда и средств при добыче и заготовке человеком сырья и материалов, которые превращаются в безвозвратные отходы, рассеиваемые в биосфере.
3. Необратимое разрушение не только отдельных экологических систем, но и биосферы в целом, в том числе воздействие на глобальные физико-химические параметры окружающей среды.
4. Потери плодородных земель, снижение продуктивности экологических систем и в целом биосферы.
5. Прямое или косвенное ухудшение физического и морального состояния человека – главной производительной силы общества.

Загрязнение атмосферы имеет естественное и искусственное происхождение.

Среди *естественных* факторов выделяются:

- а) *внеземное* загрязнение воздуха космической пылью и космическим излучением;
- б) *земное* загрязнение атмосферы при извержении вулканов, выветривании горных пород, пыльных бурях, лесных пожарах, возникающих от ударов молний, выносе морских солей.

Условно разделяют естественное загрязнение атмосферы на континентальное и морское, а также неорганическое и органическое. К источникам органического загрязнения относят аэропланктон – бактерии, в том числе болезнетворные, споры грибов, пыльцу растений (включая и ядовитую пыльцу амброзии) и т. д.

На долю естественных факторов в конце XX в. приходилось 75 % общего загрязнения атмосферы. Остальные 25% возникали в результате деятельности человека.

Искусственное загрязнение атмосферы разделяют на радиоактивное, электромагнитное, шумовое, дисперсное и газообразное, а также по отраслям промышленности и видам технологических процессов.

Главными и наиболее опасными источниками загрязнения атмосферы являются промышленные, транспортные и бытовые выбросы. По особенностям строения и характеру влияния на атмосферу загрязнители, как правило, подразделяют на механические и химические.

Вследствие деятельности человека в атмосферу поступают углекислый газ CO_2 и угарный газ CO , диоксид серы SO_2 , метан CH_4 , оксиды азота NO_2 , NO и N_2O . При исполь-

зовании аэрозолей в атмосферу поступают хлорфторуглероды, в результате работы транспорта—углеводороды (бенз(а)пирен и др.).

Вещества, загрязняющие атмосферу, подразделяют также на первичные и вторичные. *Первичные* – это вещества, содержащиеся непосредственно в выбросах предприятий и поступающие с ними от разных источников. *Вторичные* являются продуктами трансформации первичных или вторичного синтеза. Они нередко более опасны по сравнению с первичными веществами.

За счет газов антропогенного происхождения образуются кислотные осадки и смог. Кислотные осадки – это серная и азотная кислоты, образующиеся при растворении в воде диоксидов серы и азота, и выпадающие на поверхность земли вместе с дождем, туманом, снегом или пылью.

Попадая в озера, кислотные осадки нередко вызывают гибель рыб или всего животного населения. Они также могут вызывать повреждения листьев, а часто гибель растений, ускорять коррозию металлов и разрушение здания. Кислотные дожди большей частью наблюдаются в районах с развитой промышленностью. Хотя капельки воды и быстро удаляются из атмосферы, они все же распространяются на сотни километров от производящих выбросы теплостанций, промышленных предприятий и т. д. Среди вредных веществ, содержащихся в воздухе городов, имеется большая группа, обладающая канцерогенной активностью. Это в первую очередь бенз(а)пирен и другие ароматические углеводороды, поступающие от котельных промышленных предприятий и с выхлопными газами автотранспорта

Исследования канцерогенных веществ, содержащихся в воздушной среде, показывают, что возникновение раковых болезней у людей происходит, в частности, от постоянного суммирования небольших доз канцерогенов в течение длительного времени. Неблагоприятное влияние на организм человека оказывают соединения свинца, имеющиеся в выхлопных газах автотранспорта. Присутствие свинца в крови человека возрастает с увеличением его содержания в воздухе, что приводит к снижению активности ферментов, участвующих в насыщении крови кислородом, к нарушению обменных процессов.

В атмосферном воздухе, в первую очередь промышленных центров и городов, в результате сложных химических реакций смеси газов (главным образом окислов азота и углеводородов, содержащихся в выхлопных газах автомобилей), протекающих в нижних его слоях под действием солнечного света, образуются различные вещества, ядовитый туман. Такой ядовитый туман получил название «смог». Его возникновению способствуют определенные метеорологические условия: отсутствие ветра и дождя, а также температурная инверсия. Смог крайне вреден для живых организмов. Во время смога ухудшается самочувствие людей, резко увеличивается число легочных и сердечно-сосудистых заболеваний, возникают эпидемии гриппа.

Густой ядовитый туман, появляющийся в осенне-зимнее время, получил название *смога лондонского типа*. Его главным компонентом является сернистый газ, вызывающий катар верхних дыхательных путей, бронхит. Более опасный тип смога – *фотохимический, или лос-анджелеский*, наблюдающийся в теплое время года, например в Нью-Йорке, Бостоне, Детройте, Чикаго, Милане, Мадриде. Он возникает в воздухе, загрязненном выбросами автотранспорта, под действием солнечной радиации и в результате фотохимических реакций. Фотохимический смог вызывает раздражение глаз, слизистых оболочек носа и горла, обострение легочных и различных хронических заболеваний, приводит к болезни и

гибели домашних животных, растений. Он вызывает коррозию металлов, растрескивание красок, резиновых и синтетических изделий, порчу одежды.

Одним из вредных компонентов смога является и озон (O_3). В крупных городах при образовании смога его естественная концентрация ($1 \cdot 10^{-8}$) повышается в 10 раз и более. Озон здесь начинает оказывать вредное воздействие на легкие и слизистые оболочки человека и на растительность.

С антропогенными изменениями атмосферы связано и разрушение озонового слоя, который является защитным экраном от ультрафиолетового излучения. Особенно быстро процесс разрушения озонового слоя происходит над полюсами планеты, где появились так называемые озоновые дыры. В 1987 г. зарегистрирована расширяющаяся год от года (темпы расширения – 4 % в год) озоновая дыра над Антарктикой (выходящая за контуры материка) и менее значительное аналогичное образование в Арктике. Исследованиями в течение 1969–1986 гг. установлено, что наибольшее уменьшение общего количества озона в зоне $53\text{--}64^\circ$ с. ш. наблюдалось в зимние месяцы.

Опасность истощения озонового слоя заключается в том, что может снизиться поглощение губительного для живых организмов ультрафиолетового излучения. Ученые считают, что основной причиной истощения озонового слоя (экрана) является применение людьми хлорфторуглеродов (фреонов), которые широко используются в быту и производстве в виде аэрозолей, дореагентов, пенообразователей, растворителей и т. д. В 1990 г. мировое производство озоноразрушающих веществ составляло более 1300 тыс. т. Хлорфторуглероды (CFC_{13} и CP_2C_{12}), попадая в атмосферу, разлагаются в стратосфере с выделением атомов хлора, которые катализируют превращение озона в кислород. В нижних слоях атмосферы фреоны могут сохраняться в течение десятилетий. Отсюда они поступают в стратосферу, где в настоящее время их содержание ежегодно увеличивается на 5 %. Предполагается, что одной из причин истощения озонового слоя может быть и сведение лесов как продуцентов кислорода на Земле.

Быстрыми темпами растет в атмосфере содержание углекислого газа и метана. Эти газы обуславливают «парниковый эффект». Они пропускают солнечный свет, но частично задерживают тепловое излучение, испускаемое поверхностью Земли. За последние 100 лет концентрация в атмосфере углекислого газа выросла на 25 %, а метана — на 100 %. Это сопровождалось глобальным повышением температуры. Так, за 80-е гг. средняя температура воздуха в северном полушарии повысилась по сравнению с концом XIX в. на $0,5\text{--}0,6$ °С. На Земле, по прогнозам, средняя температура к 2000 году повысится на $1,2$ °С, а в ближайшие 50 лет – на $2\text{--}5$ °С по сравнению с доиндустриальной эпохой. Потепление может привести к интенсивному таянию ледников и повышению на $0,5\text{--}1,5$ м уровня Мирового океана, при этом окажутся затопленными многие густонаселенные прибрежные районы. Однако при общем увеличении количества осадков в центральных районах материков климат может стать более засушливым.

В конце XX в. огромную опасность представляет радиоактивное и химическое загрязнение атмосферы, да и биосферы в целом в результате деятельности человека. Все острее встает проблема складирования и хранения радиоактивных отходов военной промышленности и атомных электростанций, хранения химического оружия. С каждым годом они представляют все большую опасность для окружающей среды.

Современное промышленное производство загрязняет атмосферу не только газообразными и твердыми примесями, но и тепловыми выбросами, электромагнитными поля-

ми, ультрафиолетовыми, инфракрасными, световыми излучениями и другими физическими факторами. Наиболее распространенным видом физического воздействия на атмосферу в городах и крупных поселках является шум, возникающий при работе транспортных средств, оборудования промышленных и бытовых предприятий, вентиляционных и газотурбинных установок, реактивных самолетов при взлете и посадке.

Уровень шума в 20–30 дБ практически безвреден для человека, является естественным шумовым фоном. У людей же, живущих и работающих в неблагоприятных акустических условиях (80 дБ и более), имеются признаки изменения функционального состояния центральной нервной и сердечно-сосудистой систем.

В настоящее время уровень электромагнитных полей (ЭМП), созданных человеком и «загрязняющих» атмосферу, в сотни раз превышает средний уровень естественных диапазонов.

Электромагнитные поля оказывают влияние на нервную и эндокринную системы, на репродуктивную функцию, на сердечно-сосудистую систему и обмен веществ. Наиболее высока чувствительность организмов к многократным воздействиям электромагнитных полей.

Эффективный путь снижения вредных выбросов в атмосферу – внедрение безотходных и малоотходных производств и технологических процессов, повышение эффективности действующих установок очистки воздуха, внедрение замкнутых воздушных циклов с частичной рециркуляцией воздуха. Промышленные агрегаты, особенно вновь вводимые, должны быть оборудованы пыле- и газоулавливающими установками.

Более эффективно применять полностью или частично замкнутые воздушные циклы. Таким образом, загрязненный воздух удаляется от оборудования и из зоны дыхания рабочих. Пройдя через пылеуловители, он частично выбрасывается в атмосферу. Эффективность схем и методов очистки воздуха возрастает, если они являются составной частью технологического оборудования. Улавливание вредных для окружающей среды веществ позволяет сохранить ценные готовые продукты и сырье во многих отраслях промышленности. Так, улавливание серы из отходящих газов Магнитогорского комбината (Челябинская область) обеспечивает санитарную очистку и одновременно дает возможность получить многие тысячи тонн серной кислоты в год по сравнительно дешевой цене. Улавливание цемента позволило отказаться от сооружения нескольких заводов.

В улучшении воздушной среды городов и поселков большое значение имеют архитектурные и планировочные мероприятия. Структура планировки должна способствовать улучшению микроклимата и защите воздушного бассейна. Необходимо учитывать основные источники загрязнения окружающей среды – промышленные объекты и установки, автомобильные дороги, аэропорты и аэродромы, железные дороги, телецентры, ретрансляторы, радиостанции, электростанции, ЛЭП, дискомфортные природно-климатические условия, организацию очистки и утилизацию отходов и т. д.

В целом защита атмосферного воздуха от загрязнений должна проводиться не только в региональном или местном масштабе, а в первую очередь в глобальном, поскольку воздух не знает никаких границ и находится в вечном движении.

Лекция № 13. Экологические проблемы Краснодарского края

Воздействие хозяйственной деятельности на окружающую среду, масштабы загрязнения воздуха, воды, почв, степень истощения природных ресурсов обусловлены характером и объемами производств, а также эффективностью управления экологической деятельностью предприятий. Эффективность управления определяется, во-первых, нормативно-правовой базой природопользования, а, во-вторых, уровнем их соблюдения экономическими субъектами хозяйственной деятельности.

Краснодарский край по итогам 2014 г. находится на пятом месте в стране по общему объему доходов – 232,9 млрд. рублей. По объему собственных доходов бюджета в 2014 г. Краснодарский край поднялся с 6-го на 5-е место среди субъектов РФ. В консолидированный бюджет края в прошлом году мобилизовано 200,6 млрд. рублей.

Промышленное производство

Основой промышленности Кубани являются обрабатывающие производства, на долю которых по итогам 2014 года приходится свыше 82,4 % промышленной продукции в крае.

В этом секторе преобладают производство пищевых продуктов (30,7% от общего объема промышленной продукции) и нефтепереработка (26,4%).

На долю производства строительных материалов приходится 6,2%, на долю металлургии и производства металлических изделий – 6%, производства машин и оборудования – 2,7%, химического производства – 2,5%, резиновых и пластмассовых изделий – 1,5 %, целлюлозно-бумажной и полиграфической продукции – 1,5%, на долю производства транспортных средств и оборудования – 1,1 %.

Добыча полезных ископаемых по итогам года заняла в структуре продукции промышленных производств 2,6 %, из которых 2 % приходится на добычу топливно-энергетических ресурсов.

Производство и распределение электроэнергии, газа и воды составляет 15,0 %, в том числе производство, передача и распределение электроэнергии – 11,1%, производство, передача и распределение тепловой энергии – 2%, производство и распределение газообразного топлива – 0,9 %, сбор, очистка и распределение воды – 1,0 %.

По итогам 2014 года рост промышленного производства в крае составил 102,6 % и во многом определен динамикой обрабатывающих производств, где индекс так же сложился на уровне 102,6 %.

В производстве и распределении электроэнергии, газа и воды индекс промышленного производства составил 115,5%. Выработка электроэнергии в крае увеличена на 21,6% и достигла 12021 млн. кВт-ч, в том числе ТЭС – 11720 млн. кВтч (с ростом на 22,2%), ГЭС – 301 млн. кВт ч (с ростом на 2,9%).

Сельское хозяйство

Производство продукции сельского хозяйства в 2014 г. составило 278,1 млрд. руб. и увеличилось по сравнению с предыдущим годом на 2,7%. Хозяйствами всех категорий получено 12,9 млн. тонн зерна с ростом на 6,9% к уровню 2013 года. Средняя урожайность зерновых культур составила 53,7 ц/га и превысила прошлогодний показатель на 6,1% в результате благоприятных климатических условий и своевременного проведения комплекса агротехнических работ.

Так же за счет роста урожайности (порядка 6-8%) увеличены валовые сборы кар-

тофеля – на 7,4% до 603,8 тыс. тонн и овощей – на 7,1% до 766,9 тыс. тонн.

Увеличение валовых сборов сахарной свеклы – на 0,5% до 6,7 млн. тонн связано с наращиванием площади посевов (на 6%), в то время как урожайность сахарной свеклы уменьшилась на 4,6% в связи с засушливыми погодными условиями в период роста свекло-корней.

Несмотря на сложную ситуацию в животноводстве, идёт постепенное восстановление поголовья свиней – к 1 января 2015 года их насчитывалось 333,2 тыс. голов или 115,2% к аналогичной дате прошлого года. Отмечено увеличение поголовья овец и коз в фермерских хозяйствах на 11,5%, а в хозяйствах населения – на 4,7%. В результате в целом по краю численность овец и коз в 2014 г. достигла 190,9 тыс. голов, что на 6% превышает уровень 2013 года. Птицы на начало 2015 года насчитывалось около 23 млн. голов, что составляет 95,9% к уровню прошлого года.

Транспорт

Транспортная система края включает в себя разветвленную сеть железнодорожных путей и автомобильных дорог, морские порты, внутренние водные пути, аэропорты, портовые терминалы, нефте- и газопроводы и обеспечивает растущие из года в год объемы экспортно-импортных и транзитных перевозок, прежде всего, в международном сообщении.

Объём услуг организаций транспорта (с учетом транспортирования по трубопроводам) составил 331,5 млрд. руб. и увеличился по сравнению с предыдущим годом на 25,6% (в сопоставимых ценах).

Это стало следствием роста грузооборота – на 5,1%. Из 245 млн. тонн перевезенных грузов более половины (127,3 млн. тонн) приходится на трубопроводный транспорт, грузооборот которого возрос на 11,4%.

Кроме того, объем перевалки грузов в морских портах по итогам года составил 132,4 млн. тонн внешнеторговых грузов (без учета нефти, поступающей по трубопроводам) или 110,4% к уровню 2013 года.

Развитие и конкурентные преимущества Краснодарского края во многом предопределяются состоянием и эффективностью использования уникального природно-ресурсного потенциала, а также противоречивыми взаимодействиями хозяйственного комплекса, системы расселения и природной среды. В этой связи анализ экологического фактора региональной воспроизводственной системы, необходимость учета природно-экологической компоненты в ее динамике становятся первостепенными задачами.

Значимость экологического состояния территории края для первоочередной реализации стратегии устойчивого развития определяется высокой плотностью населения, наличием особо охраняемых территорий с уникальными биоресурсами, традиционной специализацией на сельском хозяйстве и рекреации, т.е. отраслях особенно чувствительных к качественным параметрам окружающей среды. Возрастающий многокомпонентный техногенный прессинг создаёт угрозы профильной хозяйственной деятельности в регионе и негативно влияет на медико-демографическую ситуацию. В связи с этим вопросы охраны окружающей среды являются основополагающими в создании благоприятных условий жизни населения Краснодарского края, повышения его инвестиционной, туристической и рекреационной привлекательности.

В системе «региональная экономика – окружающая среда» выделяют ресурсно-экологическую и социально-экономическую подсистемы, которые взаимосвязаны и зави-

симы друг от друга.

Для оценки состояния окружающей среды в регионе существует определенный научно обоснованный алгоритм, позволяющий анализировать различные факторы, оказывающие влияние на формирование экологической ситуации.

В системе региональных экологических индикаторов выделяют показатели, которые позволяют характеризовать:

- 1) состояние ресурсно-экологического потенциала и степень его использования;
- 2) воздействие на окружающую среду и характер ее изменения;
- 3) состояние здоровья населения в связи с экологической ситуацией.

Исходя из этих условий и учитывая международный опыт, в Краснодарском крае с 2013 года внедрена система обобщенной оценки экологической ситуации территорий муниципальных образований на основе комплексного экологического мониторинга, что предполагает:

- осуществление наблюдений собственными силами и сбор данных по наблюдениям за биосферой другими участниками экологического мониторинга;
- проведение диагноза и прогноза состояния окружающей среды;
- анализ степени воздействия антропогенных факторов на нее, выявление и оценку факторов и источников воздействия;
- установление приоритетных экологических проблем на уровне муниципальных образований и края в целом: выработку рекомендаций по решению выявленных проблем.

Используется метод обработки и интерпретации исходных данных экологического мониторинга (метод функции желательности), который позволяет оценить экологическую ситуацию на территории каждого административного образования края (района и города), а также ситуацию в целом по Краснодарскому краю. Расчет и формирование матрицы значений индикаторов обобщенной оценки экологической ситуации осуществляется по каждой административной единице и в целом по краю.

Детальный анализ отдельных индикаторов и их групп позволяет идентифицировать проблемы, влияющие на состояние окружающей среды, в муниципальном образовании (на величину интегрального показателя экологической обстановки), оценить масштабы выявленных проблем, а по результатам проведения сравнительного анализа отдельных индикаторов и их групп за определенный временной период – оценить достаточность и эффективность принятых управленческих решений в области охраны окружающей среды и экологической безопасности.

При экспертной балльной оценке (0 - 1 баллов) рассматривается один или несколько показателей, характеризующих уровень нагрузки на окружающую среду (воздействие) и уровень качества компонентов природной среды и экосистем (отклик на воздействие), уровень управления качеством окружающей среды (планирование и реализация природоохранных мероприятий, объем средств, выделяемых на природоохранную деятельность).

Предусмотрено использование следующей системы индикаторов:

1. Индикаторы группы А (индикаторы антропогенной нагрузки на территорию): плотность населения, производственная активность, транспортная нагрузка, сельскохозяйственная нагрузка, нагрузка на водные объекты за счет поступления загрязняющих веществ со сточными водами, нагрузка на природную среду за счет поступления загрязняющих веществ в выбросах в атмосферу, нагрузка на природную среду за счет размещения промышленных отходов, нагрузка на природную среду за счет размещения бытовых отхо-

дов, индикатор платы за негативное воздействие на окружающую среду, индекс изъятия пресного стока на нужды отраслей экономики.

2. Индикаторы группы В (индикаторы, характеризующие биотическое состояние территории): лесистость, наличие ООПТ.

3. Индикаторы группы С (индикаторы геохимического состояния территории): индикатор деградации почв, индикатор состояния водных объектов (по УКИЗВ), индикатор состояния атмосферного воздуха (по ИЗА).

4. Индикаторы группы D (индикаторы, характеризующие состояние здоровья населения): индекс демографической напряженности (ИДН).

5. Индикаторы группы Е (индикаторы, характеризующие принимаемые меры по охране окружающей среды): индикатор затрат на выполнение природоохранных мероприятий, индекс улавливания промышленных выбросов, индекс эффективности очистки сточных вод, индекс утилизации бытовых отходов, индекс утилизации промышленных отходов, залесение прибрежных полос малых рек.

Сбор, обработка, анализ и оценка получаемой информации, а также процесс хранения и обработки исходных данных, содержащихся в предоставленной различными организациями информации, осуществляется в автоматизированном режиме с помощью созданной информационно-аналитической системы экологического мониторинга (ИАСЭМ).

При этом используются источники официальной информации по установленным формам статистической и ведомственной отчетности. Муниципальные образования Краснодарского края предоставляют информацию по 33 показателям.

Опасные природные явления и чрезвычайные ситуации (ЧС) природного характера

Краснодарский край по своему географическому положению, климатическим условиям, геоморфологическому и геолого-тектоническому строению подвержен частому воздействию опасных природных явлений и стихийных бедствий, вызываемых, главным образом, опасными метеорологическими, гидрологическими, геологическими процессами и явлениями.

По данным министерство гражданской обороны, чрезвычайных ситуаций и региональной безопасности Краснодарского края (в 2014 году на территории Краснодарского края, в соответствии с критериями, утвержденными приказом МЧС России от 8 июля 2004 года № 329 «Об утверждении критериев информации о чрезвычайных ситуациях», зарегистрировано 28 чрезвычайных ситуаций (на 75,0% больше чем в 2013 году). Увеличение произошло в основном за счет ДТП.

Из всех зарегистрированных ЧС - 12 ЧС природного характера (в 2013 году – 4), в том числе федерального характера -1, регионального - 7, межмуниципального - 2, муниципального – 1 и локального характера - 1. По видам и источникам возникновения природные ЧС распределяются следующим образом:

- опасные геологические явления (оползни, сели, обвалы, осыпи) - 1 (в 2013 году - 1);
- бури, ураганы, смерчи, шквалы – 4 (в 2013 году - 0);
- сильный дождь, сильный снегопад, крупный град - 2 (в 2013 году - 0);
- сильное гололедно-изморозевое отложение -1 (в 2013 году – 0);
- опасные гидрологические явления (наводнения) – 3 (в 2013 году – 3);

- опасные морские гидрологические явления (нагонная волна) – 1 (в 2013 году – 0).

Установленный ущерб от природных ЧС в 2014 году составил 626,7 млн. руб. (в 2013 году – 28,0 млн. руб.). Характерной особенностью многих природных ЧС является комплекс опасных источников метеорологического и гидрологического характера.

Состояние атмосферного воздуха

Качество атмосферного воздуха в Краснодарском крае определяется выбросами загрязняющих веществ от стационарных источников, расположенных на его территории, и передвижных источников, к которым, прежде всего, относится автомобильный транспорт.

Суммарный объём выбросов загрязняющих веществ, поступивших в 2014 году в атмосферный воздух на территории Краснодарского края от стационарных и передвижных источников, составляет 718,489 тыс. тонн, что незначительно отличается по сравнению с 2013 годом (в 2013 году - 719,2 тыс. тонн). При этом на долю выбросов от передвижных источников в среднем приходится 73,7% (в 2013 - 71,5%) от суммарного объёма выбросов загрязняющих веществ в атмосферный воздух.

По данным Росстата РФ и Краснодарстата, в 2014 году в Краснодарском крае на учёте состояло 84,9 тыс. стационарных источников выбросов, включая ИП, из них 31,4 тыс. организованных. Количество вредных примесей, поступивших в атмосферный воздух от стационарных источников, составило 188,889 тыс. тонн. Основная масса загрязняющих веществ, поступивших в 2014 году в атмосферный воздух на территории Краснодарского края от стационарных источников (94,2%), приходится на газообразные и жидкие вещества и составляет 177,998 тыс. тонн (в 2013 году - 194,2 тыс. тонн).

Значительная доля в выбросах газообразных и жидких веществ (по отношению к общему количеству выбросов) приходится на оксид углерода – 49,142 тыс. тонн – 27,60% (в 2013 году - 53,4 тыс. тонн (27,50%)), летучие органические соединения (ЛОС) – 41,156 тыс. тонн – 23,12% (в 2013 году - 39,7 тыс. тонн (20,44%)), оксиды азота – 26,986 тыс. тонн – 15,16% (в 2013 году - 26,0 тыс. тонн (13,39%)), диоксид серы – 7,057 тыс. тонн – 3,96% (в 2013 году - 5,7 тыс. тонн (2,93%)). Доля прочих газообразных и жидких веществ, поступивших в атмосферный воздух от стационарных источников в 2014 году, составила 7,184 тыс. тонн – 4,04%.

Значительный вклад в загрязнение атмосферного воздуха Краснодарского края в 2014 году внесли предприятия, относящиеся к следующим видам экономической деятельности:

- Обрабатывающие производства - 63,0 тыс. тонн. Среди обрабатывающих производств наибольший вклад в загрязнение воздуха вносят предприятия по производству прочих неметаллических минеральных продуктов (23,3 тыс. тонн или 36,98%), по производству пищевых продуктов, включая напитки и табака (15,8 тыс. тонн или 25,08%), по производству кокса, нефтепродуктов и ядерных материалов (11,5 тыс. тонн или 18,25%) и металлургическое производство и производство готовых металлических изделий (7,8 тыс. тонн или 12,38%);
- добыча полезных ископаемых – 58,7 тыс. тонн, что составило 31,07% от всех выбросов;
- транспорт и связь – 27,6 тыс. тонн, что составило 14,61% от всех выбросов;
- производство и распределение электроэнергии, газа и воды – 17,5 тыс. тонн., что составило 9,26% от всех выбросов.

На качество атмосферного воздуха в Краснодарском крае негативно влияют также следующие природные факторы: высокая интенсивность солнечной радиации, слабые ветры, застои атмосферного воздуха, которые способствуют протеканию фотохимических реакций с образованием загрязняющих веществ и их последующему накоплению в приземном слое атмосферы.

Состояние водных ресурсов и объектов

По данным Кубанского бассейнового водного управления Федерального агентства водных ресурсов на территории Краснодарского края насчитывается: 7751 река общей протяжённостью 29125 км (таблица 1.3.1), самая крупная из которых – река Кубань, 1090 озёр и лиманов, 80% которых сосредоточено в Восточном Приазовье и в дельте реки Кубань, гидротехнических сооружений (прудов и водохранилищ) – 2177 шт.

Водопотребление

Значительное влияние на состояние водных объектов оказывают изъятие воды для различных нужд и сброс использованной воды в водные объекты.

В 2014 году общий объём воды, забранной из поверхностных и подземных природных водных объектов, составил 6399,73 млн. м³ (в 2013 г. – 6331,98 млн. м³), в том числе:

- пресной воды в объёме 6394,70 млн. м³, забранной из поверхностных источников – 5867,89 млн. м³ и из подземных источников – 526,81 млн. м³;
- морской воды из Чёрного и Азовского морей – 2,29 млн. м³;
- минеральной воды – 0,36 млн. м³;
- термальной воды – 2,13 млн. м³.

Количество использованной в 2014 году пресной воды составило 3005,12 млн. м³ (в 2013 г. – 3009,05 млн. м³), в том числе: забранной из поверхностных водоисточников – 2654,15 млн. м³ (в 2013 г. – 2651,26 млн. м³), из подземных источников – 346,21 млн. м³ (в 2013 г. – 357,79 млн. м³).

При этом использовано на нужды: орошения – 2336,13 млн. м³ (в 2013 г. – 2275,72 млн. м³), производственные – 287,12 млн. м³ (в 2013 г. – 335,05 млн. м³), питьевые и хозяйственно-бытовые – 238,73 млн. м³ (в 2013 г. – 265,51 млн. м³), сельхозводоснабжения – 12,81 млн. м³, на прочие нужды – 130,33 млн. м³.

Потенциальными антропогенными и техногенными источниками загрязнения водоносных комплексов на территории Краснодарского края являются:

- бытовые отходы (коммунальные), всевозможные жидкие и твердые;
- в сельском хозяйстве: пестициды, гербициды, удобрения, отходы животноводческих объектов (навозо- и пометохранилища, поля фильтрации и др.);
- в промышленности: первое место по сбросу сточных вод занимает теплоэнергетическая промышленность, далее идут предприятия пищевой промышленности нефтяной индустрии, машиностроительной и др., нефтяные и газоконденсатные месторождения.

Все вышеперечисленные техногенные факторы имеют значение, главным образом, для грунтовых вод. Напорные эксплуатационные водоносные комплексы, согласно принятой схеме защищенности подземных вод от загрязнения в работе по «Оценке обеспеченности населения Краснодарского края ресурсами подземных для хозяйственно-питьевого водо-снабжения (II этап) 1997-2000 гг.», относятся:

- к защищенным (большая часть территории края - центральная, северо-западная, северная, северо-восточная);

- к условно защищенным (селитебные зоны городов: Краснодар, Тихорецк, Кропоткин, Лабинск, Гулькевичи и др.);

- к незащищенным (инфильтрационные водозаборы в пос. Мостовском, Чернореченское и Курганинское (Правобережный участок) месторождения).

В последние годы техногенная нагрузка на подземные воды существенно возросла.

Запасы подземных вод распределены на территории края неравномерно, что создает проблемы в решении вопроса водоснабжения в районах с дефицитом подземных вод питьевого качества. Недостаток в воде в Анапском, Крыловском и Успенском районах составляет 236,2 тыс. м³/сут.

Минеральные подземные воды

Краснодарский край обладает большими разведанными запасами минеральных вод. К настоящему времени разведано 74 участка на 58 месторождениях минеральных вод с общими запасами 23699.9 м³/сут. На 50 участках месторождений у различных предприятий имеются лицензии на эксплуатацию, из них 6 участков месторождений не эксплуатируются, а 3 участка месторождений эксплуатируются периодически. Уровень добычи на эксплуатируемых месторождениях (по отчетным данным водопользователей) из разведанных запасов минеральных вод в крае составляет 26,7 %, а из общих разведанных запасов - 21,7 %.

Термальные воды

Всего в крае разведано 16 месторождений термальных вод, эксплуатационные запасы которых составляют по категориям А+В+С1 - 47,801 тыс. м³/сут.

Система мониторинга водных объектов

Государственный мониторинг водных объектов состоит из мониторинга поверхностных водных объектов суши, мониторинга подземных вод и мониторинга водохозяйственных систем и сооружений. В состав наблюдательной сети входят утвержденные постоянный створы в количестве 298 точек отбора, в том числе в водоемах 1-й категории – 44, 2-й категории – 134, в морях – 120.

Результаты лабораторных исследований воды открытых водоемов в 2014 г. свидетельствуют о значительном ухудшении санитарно-химических показателей, в сравнении с 2013 годом и 2012 годом в водоемах, используемых для хозяйственно-питьевого водоснабжения (1-я категория), где удельный вес проб, не отвечающих гигиеническим нормативам составил 5,94% (в 2012 году – 8,4%, в 2013 году – 1,69%). Удельный вес проб воды в водоемах I-й категории по микробиологическим показателям, не отвечающих гигиеническим нормативам, составил 32,52%.

Из исследованных проб воды в водоемах 2-й категории в 2014 году удельный вес проб, не отвечающих требованиям гигиенических нормативов, составил 34,43%, по микробиологическим показателям – 14,16%.

Река Кубань - город Краснодар

Водородный показатель в основном в пределах нормы. Повышенные значения рН = 8,59 и 9,00 отмечены в створе выше города, рН = 8,55 и 8,97 в створе 0,5 км ниже сброса сточных вод II очереди ОС и рН = 8,58 и 9,00 в створе 6,0 км ниже сброса сточных вод II очереди ОС в августе и в сентябре.

Среднегодовое содержание кислорода составило 11,61 мг/дм³ (2013 год – 11,46 мг/дм³).

Среднегодовая величина легкоокисляемых органических веществ (по БПК₅), как и в

предшествующем году, не превышала допустимого уровня.

Среднегодовое содержание меди, как и в 2013 году, составило 5 ПДК, железа общего - 1 ПДК (2013 год - 1 ПДК) с частотой превышения ПДК 92% и 67% случаев соответственно.

Максимальная концентрация меди (20 ПДК) была обнаружена в июле в створе 0,5 км ниже сброса сточных вод II очереди ОС.

Максимальная концентрация железа общего была обнаружена в июле в створе 6,0 км ниже сброса сточных вод II очереди ОС (3 ПДК).

Среднегодовое содержание азотов аммонийного, нитритного, нитратного, СПАВ, сероводорода, нефтепродуктов, фенолов не превышало 1 ПДК.

Вода реки в створе 0,5 км выше города, как и в 2013 году, относится к 3 классу разряда «б» - «очень загрязненная». Качество воды в створах 0,5 км и 6,0 км ниже сброса сточных вод II очереди ОС ухудшилось на 1 разряд, перейдя из 3 класс разряд «а» - «загрязненная» в 3 класс разряд «б» - «очень загрязненная». УКИЗВ в целом по пункту равен 3,24 (в 2013 году – 3,01). Вода реки в районе города Краснодара относится к 3 классу разряда «б» - «очень загрязненная». Коэффициент комплексности равен 27% (в 2013 году - 23%). Показатель изменений ($P_{и}$) в 2014 году составил 21% (в 2013 году - 18%).

Химический состав вод дельты реки Кубань

В 2014 году наблюдения за химическим составом вод дельты реки Кубани проводились от вершины дельты у хутора Тиховский до города Темрюк (река Кубань) и до хутора Слободка (рукав Протока). По сравнению с предыдущим годом в 2014 году по всей дельте на 2–8% увеличилось среднее содержание растворенного кислорода, на 9–33% – азота аммонийного, на 1–16% – азота нитратного, на 1–6% – сульфатов. Повсеместно на 1–6% уменьшилась средняя концентрация взвешенных веществ, органических веществ по БПК₅ - на 3–9% – (кроме хутора Тиховский), на 12–29% – железа общего (исключая станицу Гривенская и Курчанский канал).

Кислородный режим р. Кубань и её рукавов удовлетворительный. По сравнению с 2013 годом он улучшился во всех без исключения пунктах наблюдений. Среднегодовое содержание **растворенного кислорода** увеличилось повсюду на 2–8% и составило в дельте Кубани 10,43–11,04 мг/дм³. Улучшению кислородного режима, вероятно, способствовало увеличение средней скорости ветра и уменьшение средних температур воды и воздуха. Минимальное содержание кислорода отмечено 1 июля в Курчанском канале – 7,88 мг/дм³ (94% насыщения). Наименьшее насыщение воды кислородом зафиксировано 8 октября у хутора Дубовый Рынок – 81% насыщения (8,49 мг/дм³).

Средняя концентрация **взвешенных веществ** по сравнению с 2013 годом уменьшилась по всей дельте на 1–6%, что, возможно, связано с ослаблением поверхностного стока из-за уменьшения на 25% годового количества осадков. Среднегодовые величины в 2014 г. изменялись от 22,7 до 29,6 мг/дм³. Максимум имел место 1 июля у хутора Дубовый Рынок – 35,8 мг/дм³. Он наблюдался при усилении поверхностного стока после сильных осадков.

Среднегодовое содержание **органических веществ по БПК₅** составило в дельте Кубани 1,36–1,57 мгО₂/дм³. По сравнению с 2013 г. оно уменьшилось на 3–9% во всех контролируемых пунктах, за исключением хутора Тиховский, что, видимо, вызвано уменьшением сред-ней температуры воды и ослаблением стока с водосборной площади после осадков. Максимальное значение выявлено 6 августа у хутора Дубовый Рынок – 1,99

мгО₂/дм³. Случаев превышения 1 ПДК, равной 2 мгО₂/дм³, в 2014 году в дельте Кубани не зафиксировано.

Среднегодовое содержание **органических веществ по ХПК** в 2014 году по сравнению с 2013 годом увеличилось на 8% у станции Гривенская и мало изменилось в других пунктах, составив в дельте 25,2–28,6 мгО/дм³. Максимум отмечен 6 августа у хутора Дубовый Рынок – 35,6 мгО/дм³ (>2 ПДК). Превышение 1 ПДК имело место во всех пробах, отобранных в дельте Кубани.

Среднегодовая концентрация **азота аммонийного** составила в дельте Кубани 0,12–0,14 мг/дм³. По сравнению с 2013 годом она увеличилась на 9–33% во всех пунктах наблюдений. Наибольшее увеличение среднегодовой величины произошло выше города Славянска-на-Кубани, станции Гривенская и хутора Слободка – на 30–33%. Максимальная величина зарегистрирована 1 августа в Курчанском канале и 6 августа у хутора Дубовый Рынок – 0,18 мг/дм³, что в 2,2 раза меньше ПДК. Максимум, очевидно, вызван процессами минерализации отмирающей летом органики.

Среднее содержание **азота нитритного** составило в 2014 году 0,010–0,013 мг/дм³. По сравнению с прошлогодним оно увеличилось на 10% ниже города Славянск-на-Кубани и на 18% в Курчанском канале, не изменилось у города Темрюк и у хутора Дубовый Рынок, а в других пунктах уменьшилось на 8–20%. Наибольшее уменьшение наблюдается у станции Гривенская – на 20%. Максимальное значение выявлено 1 и 6 августа в Курчанском канале и у хутора Дубовый Рынок – 0,019 мг/дм³ (<1 ПДК). Случаев превышения 1 ПДК по азоту нитритов в 2014 году не зафиксировано (в 2013 году в дельте Кубани было 4 таких случая, что составило 3% от общего числа наблюдений).

Среднегодовая концентрация **азота нитратного** по сравнению с 2013 годом увеличилась на 1–16% по всей дельте, составив в 2014 году 2,47–2,95 мг/дм³. Наибольшее увеличение произошло в Курчанском канале – на 16%. Максимум отмечен 6 августа у хутора Дубовый Рынок – 3,93 мг/дм³, что меньше ПДК в 2,3 раза.

Средняя концентрация **нефтепродуктов** в 2014 году составила в дельте Кубани 0,06–0,08 мг/дм³. По сравнению с прошлогодней она увеличилась на 0,02 мг/дм³ выше города Темрюк, на 0,01 мг/дм³ у хутора Тиховский, ниже города Темрюк и выше города Славянск-на-Кубани, уменьшилась у станции Гривенская и в Курчанском канале, а в остальных пунктах контроля не изменилась. Максимальная величина, составившая 0,10 мг/дм³ (2 ПДК), в течение 2014 года имела место 8 раз – 3 случая выше города Темрюк, 1 случай ниже города Темрюк и по 2 случая у хутора Дубовый Рынок и в Курчанском канале. Загрязнение, вероятно, поступает в дельту с ливневым поверхностным стоком или с маломерного флота. В 2014 году концентрация нефтепродуктов в дельте Кубани превысила 1 ПДК в 87% отобранных проб (130 случаев).

Среднегодовое содержание **фенолов** составило в дельте 0,001–0,002 мг/дм³. Максимум отмечен 2 июня у хутора Дубовый Рынок, 1 августа в Курчанском канале и 5 августа у хутора Слободка – 0,003 мг/дм³ (3 ПДК). Повторяемость случаев превышения 1 ПДК по фенолам составила в дельте Кубани 43% (65 случаев), а превышения 2 ПДК – 2% (3 случая).

Среднегодовая концентрация **СПАВ** составила в дельте 0,01–0,02 мг/дм³. По сравнению с 2013 годом она увеличилась в 2 раза ниже города Темрюк, ниже города Славянск-на-Кубани. Максимум наблюдался 4 июня у станции Гривенская и хутора Слободка, 2 июня и 6 августа у хутора Дубовый Рынок и 1 августа в Курчанском канале – 0,03 мг/дм³,

но он в 3,3 раза ниже санитарной нормы.

Среднегодовое содержание **меди** составило в дельте Кубани 0,001 – 0,002 мг/дм³ и по сравнению с прошлогодним уменьшилось в 2 раза ниже города Темрюк и не изменилось в других пунктах. Максимальное значение выявлено 1 июля и 1 августа в Курчанском канале, 5 августа у хутора Слободка и 6 августа у хутора Дубовый Рынок – 0,003 мг/дм³ (3 ПДК). Загрязнение, скорее всего, поступило с поверхностным стоком. В 2014 году содержание меди в дельте превысило 1 ПДК в 56% отобранных проб (84 случая).

В 2014 году среднегодовая концентрация **цинка** составила в дельте Кубани 0,006 – 0,008 мг/дм³. В течение года максимум регистрировался 6 раз с мая по октябрь у хутора Тиховский, хутора Дубовый Рынок и в Курчанском канале – 0,009 мг/дм³ (<1 ПДК).

Среднегодовое содержание **железа общего** в 2014 году составило в дельте 0,05 – 0,08 мг/дм³. Максимум выявлен 1 октября в Курчанском канале – 0,09 мг/дм³ (<1 ПДК). Он, видимо, вызван ливневым поверхностным стоком.

Растворенная ртуть. В 2014 году ртуть у города Темрюк была обнаружена только в 2-х пробах из 24 отобранных и ещё в 1-й пробе были отмечены «следы» ртути. Ртуть, очевидно, поступает в рукав Кубань транзитом с верховьев реки и, возможно, с поверхностным стоком. Ниже города Темрюк среднегодовое содержание металла составило 0,001 мкг/дм³, а выше города Темрюк – 0,000 мкг/дм³.

Хлорорганические пестициды (ХОП): в дельте реки Кубань контролируются α -ГХЦГ, γ -ГХЦГ, ДДЭ и ДДТ. В 2009–2014 годах случаев обнаружения указанных ХОП в дельте Кубани не зарегистрировано. Для сравнения: в 2008 году таких случаев не было ни разу, но в одной пробе были зафиксированы «следы» ДДЭ и ДДТ – у хутора Слободка. В 2007 г. в дельте имел место 1 случай обнаружения ХОП – у хутора Слободка был обнаружен ДДТ. С 2006 года у хутора Тиховский, выше и ниже города Темрюк проводятся наблюдения за гербицидом трифлуралин.

Фосфорорганические пестициды (ФОП). Из фосфорорганических пестицидов в дельте Кубани контролируются: метафос, карбофос, рогор и фозалон. В 2007 – 2014 годах эти ФОП в дельте ни разу не были обнаружены. Но в 2006 году здесь 6 раз обнаруживался метафос и 1 раз фозалон.

Среднегодовое содержание **сульфатов** в 2014 году составило в дельте Кубани 109 – 122, а в Курчанском канале – 134 мг/дм³. По сравнению с прошлогодним оно повсеместно увеличилось на 1–6%. Максимальная величина сульфатов зафиксирована 1 апреля в Курчанском канале – 144 мг/дм³ (>1 ПДК). Повторяемость случаев превышения 1 ПДК по сульфатам составила в дельте 100%.

Среднегодовая концентрация **магния, хлоридов и минерализации** в Курчанском канале в 2014 года составила соответственно 21,6; 293 и 892 мг/дм³. Превышение ПДК по минерализации в Курчанском канале отмечено в 17% проб, а по хлоридам – в каждой третьей пробе.

Чёрное и Азовское моря

Качество морских вод оценивалось на основе соответствия значений гидрохимических показателей установленным общим требованиям и предельно допустимым концентрациям для воды водных объектов, имеющих рыбохозяйственное значение.

Акватория портов Анапа, Новороссийск, Геленджик и Туапсе.

Соленость. В поверхностном слое акватории портов среднегодовые величины солености изменялись от 17,304 до 18,4680/00 (в 2013 году: от 18,068 до 18,4720/00).

Наибольшее значение – 19,2000/00 (в 2013 году в ноябре в п. Туапсе - 19,0800/00), зафиксировано в январе в п. Анапа, наименьшее (11,500/00) отмечено в мае в п. Туапсе (в 2013 году в апреле в п. Туапсе - 16,2100/00).

Водородный показатель. Весь спектр разброса значений среднегодовых величин водородного показателя по всем портам контроля находится в пределах от 8,31 до 8,37 (в 2013 году: от 8,38 до 8,42).

Общая щёлочность. Среднегодовые величины общей щёлочности варьировали в пределах от 3,015 до 3,136 мг-экв/дм³.

Нитриты. В поверхностном слое всех контролируемых портов Черноморского побережья среднегодовые значения азота нитритного изменялись в пределах от 1,3 до 2,4 мкг/дм³ (в 2013 году: от 1,5 до 3,3 мкг/дм³).

Фосфаты. Среднегодовые величины содержания фосфатов изменялись от 10,9 до 40 мкг/дм³ (в 2013 году: от 13,1 до 18,2 мкг/дм³).

Кремний. Среднегодовые значения содержания кремния в морских водах в течение года изменялись от 114 до 297 мкг/дм³ (2013 год: от 227 мкг/дм³ до 290 мкг/дм³).

СПАВ. Среднегодовые концентрации СПАВ менялись от 5,3 до 6,9 мкг/дм³ (2013 год: от 2,5 до 5,0 мкг/дм³).

НУ в воде. Среднегодовое значение содержания нефтяных углеводородов в воде менялось от 0,004 до 0,03 мг/дм³ (2013 год: от 0,01 до 0,02 мг/дм³). Максимальное значение 0,41 мг/дм³ зафиксировано на ст. 2 в п. Туапсе в декабре (2013 год: 0,08 мг/дм³ на ст. 2 в п. Новороссийск в апреле).

ХОП. В течение 2014 года не было зафиксировано ни одного случая содержания в воде хлорорганических пестицидов.

Азот аммонийный. Среднегодовые величины содержания азота аммонийного изменялись от 51 до 114 мкг/дм³ (2013 год: от 32 до 63 мкг/дм³).

Растворённый кислород. Среднегодовые значения содержания кислорода изменялись от 103,2% до 114,6% насыщения (2013 год: от 100,8% до 118,1% насыщения).

Общая растворенная ртуть. Единичные значения данного загрязнителя изменялись от 0,001 мкг/дм³ на ст. 2 п. Туапсе до 0,014 мкг/дм³ на ст. 2 п. Новороссийск.

Постоянно и повсеместно отмечается наличие в воде нефтяных углеводородов во всех контролируемых портах.

В 2014 году в портах Анапа, Геленджик, Новороссийск и Туапсе прослеживается тенденция к увеличению как среднегодовых, так и максимальных значений азота аммонийного. В порту Анапа по среднегодовым показателям произошло увеличение с 51,8 мкг/дм³ до 104 мкг/дм³, по максимальным показателям произошло увеличение с 130 мкг/дм³ до 220 мкг/дм³. В порту Новороссийск по среднегодовым показателям увеличилось с 63 мкг/дм³ до 94 мкг/дм³, по максимальным значениям с 139 мкг/дм³ до 175 мкг/дм³. В порту Геленджик по среднегодовым показателям увеличилось с 37,2 мкг/дм³ до 114 мкг/дм³, по максимальным значениям с 93 мкг/дм³ до 184 мкг/дм³. В порту Туапсе по среднегодовым значениям аммонийного азота произошло увеличение с 31,9 мкг/дм³ до 51 мкг/дм³, по максимальным с 57 мкг/дм³ до 112 мкг/дм³. На станции 2 порта Туапсе среднегодовые показатели тоже увеличены 53 мкг/дм³ до 80 мкг/дм³, максимальные с 130 мкг/дм³ до 157 мкг/дм³.

Сброс загрязняющих веществ в поверхностные водные объекты

В 2014 г. в природные поверхностные водные объекты Краснодарского края было

сброшено 2966,39 млн. м³ сточных вод, в том числе нормативно чистых (без очистки) 2032,86 млн. м³. Из 933,53 млн. м³ загрязнённых и требующих очистки сточных вод в природные поверхностные водные объекты края сброшено: без очистки – 691,50 млн. м³, недостаточно очищенных – 141,39 млн. м³, нормативно-очищенных на сооружениях очистки – 100,64 млн. м³.

В составе требующих очистки сточных вод объёмом 933,53 млн. м³ в водные объекты Краснодарского края поступило 46448,566 тонн химических веществ, из них основные: сульфаты – 13667,86 тонн, хлориды – 10387,310 тонн, кальций – 2584,468 тонн, магний – 842,299 тонн, фосфаты – 555,300 тонн, нитраты – 12905,702 тонн. Масса прочих 18 загрязняющих веществ, определяемых в составе сброшенных в поверхностные воды края сточных вод, составила около 12 % от общей массы загрязняющих примесей. Тем не менее, сброс некоторых из них может приводить к ухудшению качества воды природных водных объектов (нитриты, СПАВ, нефть и нефтепродукты, органические вещества по БПКп, медь, цинк, свинец и др.).

За последние 5 лет (2010-2014 гг.) значительных изменений в количестве основных загрязняющих веществ, поступающих в водоёмы в составе сточных вод, не произошло. Однако в 2014 году отмечено увеличение на 44% содержания в сбросных водах кальция и магния и уменьшение массы сброшенных в составе сточных вод нефти и нефтепродуктов на 33%, нитрит-ионов – на 21% (в сравнении с 2013 г.).

Основным источником загрязнения водных ресурсов Краснодарского края, в разрезе отраслей промышленности, является жилищно-коммунальное хозяйство. На долю объектов ЖКХ, в целом по краю, приходится около 90% сбрасываемых в составе сточных вод органических и взвешенных веществ, а также значительное количество других загрязняющих примесей.

Наличие проблем в области охраны водных ресурсов края, обусловлены следующими негативными факторами:

- отсутствие требуемого количества канализационных очистных сооружений;
- большинство сооружений, предназначенных для очистки сточных вод в Краснодарском крае, было построено в 70-е годы прошлого столетия. Исключение составляет город-курорт Сочи, где ведётся строительство новых очистных сооружений;
- санитарно-техническое состояние значительной части канализационных очистных сооружений – неудовлетворительное: существующие ОСК эксплуатируются по 20 - 30 лет без проведения реконструкции и внедрения передовых технологий очистки, основное технологическое оборудование физически изношено;
- применяемые схемы очистки сточных вод морально устарели, сооружения по доочистке не внедряются.

Недропользование, оценка состояния и использование минерально-сырьевой базы Краснодарского края

Краснодарский край обладает значительными запасами минерально-сырьевых ресурсов, которые позволяют покрывать не только потребности края, но и частично других регионов Российской Федерации, а по отдельным группам могут успешно конкурировать на мировом рынке. В недрах края открыто более 60 видов полезных ископаемых, в том числе: нефть, природный газ, подземные питьевые, минеральные и промышленные (в

первую очередь, йодо-бромные) воды, цементные мергеля, мрамор, известняк, песчаник, гравий, кварцевый песок, железные, медные апатитовые и серпентинитовые руды, каменная соль, гипс, ртуть, немного золота и другие; открыты и используются бальнеологические грязи. Больше всего залежей полезных ископаемых в предгорных и горных районах Краснодарского края. Но есть они и в степной части (в основном, нерудного происхождения).

Углеводородное сырье (нефть, горючие газы, конденсат). Краснодарский край – один из старейших нефтедобывающих регионов России. В крае учтено 98 месторождений углеводородного сырья (63 нефтяных, 24 газонефтяных, 11 нефтегазоконденсатных) с суммарными извлекаемыми запасами нефти категорий А+В+С1 – 44,363 млн. т, категории С2 – 13,430 млн. т, из которых запасы распределенного фонда недр составляют категории А+В+С1 – 34,241 млн. т (77 %), С2 – 5,799 млн. т (43 %).

Освоением месторождений в Краснодарском крае заняты более 20 предприятий нефтегазодобывающего комплекса страны.

Государственным балансом учтено 127 месторождений горючих газов, в том числе 93 – с запасами свободного газа, включая газ газовых шапок (35 – газовых, 23 – газоконденсатных, 24 – газонефтяных, 11 нефтегазоконденсатных) – всего категорий А+В+С1 – 0,102 млрд. м³ и категории С2 – 0,009 млрд. м³.

Битуминозные пески. На балансе запасов числится одно (Нефтегорское) месторождение битуминозных песков с запасами 981,78 тыс.м³ по сумме категорий А, В и С1 и категории С2 – 38,96 тыс.м³.

Месторождение относится к группе нераспределенного фонда.

Черные металлы. Железные руды. В Краснодарском крае известно 45 проявлений железных руд. Количественная оценка запасов и ресурсов железа (по основным 18 проявлениям) составляет 116,8 млн. т. Из них 87,2 млн. т размещены на Таманском полуострове. Основная часть (104 млн. т) запасов железа в 50-е годы прошлого века была отнесена, по степени изученности, к категории С2. Железосодержащие руды по своим химико-техническим свойствам не пригодны для использования в черной металлургии.

Марганцевые руды. В Краснодарском крае промышленные концентрации марганца известны в дельтовых и дельтово-морских отложениях междуречья Малой Лабы и Белой.

Цветные и драгоценные металлы. В Краснодарском крае из цветных металлов присутствуют месторождения ртути, которые приурочены к нижнемеловым терригенным образованиям северного и южного склонов северо-западного окончания Главного Кавказского хребта. По составу и типу эти руды относятся к кварц-диккитовому геолого-промышленному типу.

На балансе запасов числится 4 ртутных месторождения. В сумме запасы балансовых руд по краю составляют 766 тыс. т., запасы ртути 2963 т., в том числе категорий А+В+С1 руды – 464 тыс. т., ртути – 2004 т. Запасы забалансовых руд, в целом по краю, составляют 331 тыс. т., ртути – 317 т. Месторождения относятся к нераспределенному фонду.

На территории Краснодарского края работами последних лет подтверждены перспективы попутной добычи мелкого и тонкого золота при разработке месторождений песчано-гравийных смесей из хвостов классификации. Проведенные, хотя и в незначительных объемах, работы позволяют оценить прогнозные ресурсы россыпного золота в разрабатываемых месторождениях ПГС (140 млн. м³) в 1,4 т металла (Савин, 2000 г.).

Прогнозные ресурсы золота в русловых отложениях р. Малая Лаба в пределах Се-

верной юрской депрессии составляют 5515 кг, при среднем содержании золота около 10 мг/м³ и глубине подсчета – 20 м.

Неметаллические полезные ископаемые.

Числятся четыре месторождения *поделочных камней*: два месторождения яшмы с запасами 346 т категорий С1 и 256 т категории С2, одно месторождение жадеита и одно – мраморного оникса с запасами соответственно 360 и 81 т категории С2.

Все четыре месторождения относятся к группе нераспределенного фонда.

Горно-химическое сырье

Фосфаты. В Краснодарском крае известно Маркопиджское месторождение апатитов. Представлено оно жило- и линзобразными телами апатит-карбонатных, апатит-роговообманковых пород. Среднее содержание Р₂О₅ в рудах – 6,2%. Лабораторные технологические испытания показали возможность получения апатитового концентрата, содержащего Р₂О₅ от 32,7% до 33,8% при извлечении 83,6 %. При плавлении шихты из апатитового концентрата и серпентинита (t = 1450°) были получены ПФМУ с Р₂О₅ до 18 %.

Руды комплексные. В них, кроме апатита, содержится от 25,8 до 53,4% вермикулита, образованного в результате гидротизации слюд в поверхностных условиях (до глубины 10 м) и редкоземельные элементы.

Мелиоранты. Нетрадиционные мелиоранты (фосфорсодержащие пески, глауконитовые пески, цеолиты, бентониты) известны в Мостовском районе и междуречье р. Псефирь - Малая Лаба.

Перспективы фосфор - и калийсодержащих агроруд изучаемой площади междуречья р. Псефирь – Малая Лаба оцениваются в 20-25 млн. куб. м по категории Р2.

Соль каменная. Шедокское месторождение каменной соли открыто в 1965 г. Оно приурочено к титонским отложениям, слагающим Лабинский соляной бассейн. В строении продуктивной толщи выделяется три пачки: нижняя (соленосная), средняя (ангидритовая) и верхняя (соленосная).

Подземные воды и лечебные грязи

Общее количество месторождений подземных вод на территории Краснодарского края – 68, находящихся в эксплуатации - 39, в том числе разведанных – 26. Общее количество водозаборных скважин – более 8 тысяч.

Разведанные запасы подземных вод составляют более 4500 тыс. м³/сут с минерализацией до 1 г/л; все воды – хозяйственно-питьевого назначения.

Состояние земельных ресурсов

Площадь земельного фонда Краснодарского края по состоянию на 1 января 2015 года составила 7548,9 тыс. га.

Большую часть территории края – 4734,7 тыс. га (62,72%) занимают земли сельскохозяйственного назначения. Земли поселений занимают 609,3 тыс. га (8,07%); земли промышленности, транспорта, связи, радиовещания, телевидения, информатики, космического обеспечения, обороны и иного назначения - 145,9 тыс. га (1,93%); земли особо охраняемых территорий - 379,3 тыс. га (5,03%); земли лесного фонда - 1211,8 тыс. га (16,05%); земли водно-го фонда - 324,4 тыс. га (4,3%); земли запаса - 143,5 тыс. га (1,9%).

В составе земель населённых пунктов общей площадью 609,28 тыс. га на долю земель городских населённых пунктов приходится 154,3 тыс. га (25,3% общей площади земель данной категории и 2,04% площади территории края), площадь сельских населённых пунктов – 454,9 тыс. га (74,7% и 6,03%, соответственно).

Земли промышленности, энергетики, транспорта, связи, радиовещания, телевидения, информатики, земли для обеспечения космической деятельности, земли обороны и земли иного специального назначения (1,93% от территории края) предоставляются предприятиям промышленности под транспортные артерии (автомобильный, трубопроводный, морской, воздушный транспорт), для обеспечения обороноспособности страны, под объекты связи, радиовещания, телевидения, информатики и космического обеспечения. Наибольшая доля земель данной категории приходится на земли обороны и безопасности – 43,3%, земли транспорта – 30,2%, земли иного специального назначения – 13,3%, на остальные земли (земли промышленности, энергетики, связи, радиовещания, телевидения, информатики, космического обеспечения) – 13,2%.

В составе земель транспорта общей площадью 44,099 тыс. га на долю железнодорожного транспорта приходится 50,6% (от общей площади земель данной категории), трубопроводного – 3,8%, воздушного – 0,65%, автомобильного – 0,07%, морского, внутреннего водного – 0,07%.

Общая площадь земель особо охраняемых территорий и объектов составляет 379,3 тыс. га. Категория земель особо охраняемых территорий включает участки земли (изъятые и отведенные на основании соответствующих решений), где располагаются природные комплексы и объекты, имеющие особое природоохранное, научное, культурное, эстетическое и оздоровительное значение. Большая часть территории земель данной категории (99,2%) занята особо охраняемыми природными территориями (ООПТ).

Кроме того, отнесённые к данной категории земли рекреационного назначения занимают площадь 3,0 тыс. га, земли лечебно-оздоровительных местностей и курортов – 0,887 тыс. га, земли историко-культурного наследия – 0,001 тыс. га.

Общая площадь земель лесного фонда в крае составляет 1211,8 тыс. га, что составляет 16,05% от общей территории края. В соответствии с Лесным планом Краснодарского края на 2009-2018 годы, утвержденным постановлением главы администрации (губернатора) Краснодарского края от 31 марта 2009 года № 249, леса, расположенные на землях лесного фонда, отнесены к защитным лесам.

Почти все земли лесного фонда представлены лесами 1-ой группы и расположены в южной части края, в предгорье и горах Северного Кавказа.

Земли водного фонда занимают 324,4 тыс. га или 4,3 % от площади края.

К землям водного фонда относятся земли, занятые водными объектами, а также земли, выделяемые под полосы отвода гидротехнических и иных сооружений, необходимых для использования водных объектов. Земли данной категории используются для водохозяйственных, сельскохозяйственных, рыбохозяйственных, транспортных и других государственных и общественных нужд.

Земли запаса – это земельные участки, находящиеся в государственной или муниципальной собственности, и не предоставленные гражданам или юридическим лицам, за исключением земель фонда перераспределения земель (ст. 103 ЗК РФ). На территории края земли запаса размещены на площади 143,5 тыс. га (1,9 %) от площади края.

Характеристика почвенного покрова

Краснодарский край отличается большим разнообразием почв. Почвенный покров представлен 108 наименованиями почв: мощные и сверхмощные чернозёмы, чернозёмы обыкновенные, серые лесные, бурые лесные, дерново-карбонатные, коричневые, лугово-чернозёмные, луговые и прочие. Степи, расположенные на территории края, распаханы на

80%.

В Краснодарском крае выделяют следующие типы почв:

- почвы равнинных степей (чернозёмы);
- почвы предгорий лесостепи (серые лесные и серые лесостепные);
- почвы предгорий и гор (серые лесные, бурые лесные, подзолисто-бурые лесные, дерново-карбонатные, коричневые, лугово-лесные, горно-луговые), почвы степных западин, речных дельт и долин (луговые, лугово-болотные, лугово-чернозёмные, аллювиальные луговые, аллювиальные болотные, солончаки, солонцы, солоди);
- почвы предгорий и гор (серые лесные, бурые лесные, подзолисто-бурые лесные, дерново-карбонатные, коричневые, лугово-лесные, горно-луговые), почвы степных западин, речных дельт и долин (луговые, лугово-болотные, лугово-чернозёмные, аллювиальные луговые, аллювиальные болотные, солончаки, солонцы, солоди);
- почвы рисовников (тип рисовые, подтип лугово-чернозёмные, бывшие до использования под рис чернозёмами);
- почвы влажных субтропиков Черноморского побережья (желтозёмы, подзолисто-желтозёмные и подзолисто-желтозёмно-глеевые).

Деградация почв

Существующие системы земледелия односторонне ориентированы на получение максимальных урожаев и не выполняют основную свою функцию - воспроизводство почвенного плодородия.

Отмечено снижение средневзвешенного содержания гумуса, подвижного фосфора и обменного калия и перераспределение их в группы более низкой обеспеченности, что в значительной степени обусловлено недостаточным применением органических и минеральных удобрений.

В целом по краю снижение гумуса отмечено с 4,01% до 3,77% или 8,5 тонны с 1 га, снижение подвижного фосфора за этот период отмечено с 33,4 до 28,7 мг/кг. Кислотность почв края также претерпела определенные изменения. В отдельных районах наметилась тенденция подкисления почв.

В целом по краю уже в течение многих лет складывается отрицательный баланс питательных веществ.

Основные негативные процессы, происходящие в почвах Краснодарского края

- ветровая эрозия;
- водная эрозия;
- сокращение содержания гумуса в почве;
- уплотнение и слитизация;
- переувлажнение и заболачивание;
- засоление и солонцеватость.

Загрязнение почв.

Исследования почв края, выполненные по программе мониторинга земель, выявили, что на загрязнение почв повлияли различные причины: выбросы химических комбинатов, промпредприятий, производственных объектов нефтегазодобычи, нефтепереработки, а также химические склады, свалки, внесение минеральных удобрений и средств защиты растений, экзогенные геологические процессы на рудопроявлениях.

Территория края, в зависимости от её функциональной специализации, густоты, размеров и интенсивности эколого-геохимических аномалий с превышением ПДК содер-

жания тяжёлых металлов и мышьяка, может быть разделена на зоны с различной качественной оценкой загрязнения: *благополучные, выборочно-благополучные, мало-благополучные, неблагоприятные.*

Благополучная зона охватывает сельскохозяйственные поля богарного землепользования в Белоглинском, Новопокровском, Крыловском административных районах и территорию Кавказского государственного заповедника. Здесь нет комплексных геохимических аномалий, наблюдаются точечные и моноэлементные аномалии. Общая площадь зоны составляет 12,3 тыс. кв. км.

Выборочно-благополучная зона занимает лесостепной, лесной Северский, Туапсинский районы, а также полосу сельскохозяйственных земель шириной 100 км северо-западного простирания от г. Гулькевичи до г. Ейска. На фоне редких моноэлементных аномалий выделяются локальные (100 – 250 кв. км) комплексные аномалии вокруг населённых пунктов: городов Кропоткин, Тихорецк, Ейск и Туапсе, станиц Павловская и Ленинградская. Общая площадь этой зоны – 30,3 тыс. кв. км.

Малоблагополучная зона распространена в районах возделывания винограда (Темрюкский район и северная часть Черноморского побережья), сельскохозяйственных районах поливного земледелия, примыкающих к долине р. Кубань от Краснодара до Армавира, а также на полях богарного земледелия. В данной зоне значительную площадь занимают моноэлементные аномалии мышьяка, цинка, меди, свинца и контрастные комплексные аномалии вокруг городов Краснодар, Усть-Лабинск, Армавир, Тамань, Анапа. Общая площадь зоны составляет 17,5 тыс. км².

Неблагополучная зона включает сельскохозяйственные поля заливного земледелия (рисосеющие), территории рекреационного назначения (район г-к Сочи), а также промышленные и промышленно-транспортные узлы (нефтедобывающие районы, города Белореченск и Новороссийск). Эколого-геохимические аномалии данной зоны характеризуются широким спектром элементов, значительными размерами, но относительно аномальными концентрациями (рисосеющие районы), небольшой площадью, но высокой контрастностью, густотой их расположения. Общая площадь зоны – 23,5 тыс. кв. км.

Загрязнение городских агломераций промышленными и транспортными выбросами, оценка которых дана по результатам анализа 2-3 проб на город, наблюдается повсеместно, вне зависимости от ландшафтных условий. По степени убывания концентраций загрязняющих элементов города расположились следующим образом: Новороссийск, Тихорецк, Краснодар, Хадыженск, Апшеронск, Армавир, Сочи, Кропоткин, Ейск, Геленджик, Анапа и др.

Помимо тяжёлых металлов, земли сельхозназначения в отдельных районах загрязнены естественными радионуклидами (ЕРН) и искусственными радионуклидами. Первые выходят на земную поверхность с рудопроявлениями урана в районе населённых пунктов Витязево и Джемете, повышенная их концентрация отмечена на землях, прилегающих к Троицкому йодному заводу, в Крымском районе, у пос. Мезмай Апшеронского района. Радионуклиды искусственного происхождения ¹³⁷Cs и ⁹⁰Sr в концентрациях, превышающих глобальные значения, выявлены в пос. Мезмай, на землях совхоза «Адлерский чай», у пос. Красная Горка и г. Сочи. Происхождение их объясняется выпадением из аэрозолей, образовавшихся после аварии на ЧАЭС. Выявлено, что источниками поступлений ЕРН могут быть минеральные удобрения. Так, хлористый калий Березниковского химкомбината содержит повышенное количество ²²⁶Ra.

Пестицидное загрязнение почв.

Учитывая приоритетное значение аграрного сектора в экономике края, проблема загрязнения окружающей среды, в первую очередь почвы, пестицидами и агрохимикатами является для Краснодарского края наиболее острой.

Особую опасность представляют стойкие органические соединения, применяемые в качестве средств защиты растений. Они накапливаются в почве, в воде, донных отложениях водоёмов. Но самое главное – они включаются в экологические пищевые цепи, переходят из почвы и воды в растения, затем в животных, а в конечном итоге попадают с пищей в организм человека.

Обследование в 2013 г. почв различного типа на территории Краснодарского края на содержание в них остаточных количеств (ОК) 23 пестицидов показало:

средняя концентрация суммарного ДДТ составила весной 0,03 ПДК и осенью – 0,05 ПДК при максимальном содержании 0,06 ПДК осенью;

среднее ОК суммарного ГХЦГ составило 0,02 ПДК весной и 0,04 ПДК осенью при максимальном содержании 0,04 ПДК осенью;

среднее ОК для остальных пестицидов составило 0,05 ОДК весной и 0,07 ОДК осенью при максимальном содержании трифлуралина – 0,06 ОДК, трихлоруксусной кислоты – 0,03 ОДК, 2,4-Д – 0,08 ПДК, метафоса – 0,06 ПДК: на обследованных почвах загрязнение пестицидами выше допустимого уровня не выявлено.

В целом, загрязнение почв тяжёлыми металлами, радионуклидами, остаточными количествами пестицидов в крае не превышает предельно допустимые концентрации и допустимые дозы.

Состояние лесов

Леса Краснодарского края в структуре лесного хозяйства Южного Федерального округа отличаются уникальностью и редким биологическим разнообразием лесных пород, сочетанием двух лесорастительных районов, создающих неповторимый колорит природных ландшафтов, их рекреационную привлекательность и экологическую значимость для России.

Лесной фонд на территории Краснодарского края подвержен влиянию обширного комплекса антропогенных факторов, набор которых изначально определяется высокой плотностью коренного населения (одной из максимальных в Российской Федерации) и аграрной специализацией регионального хозяйства.

Остро стоит проблема размещения твёрдых бытовых отходов. Токсичные выделения санкционированных и несанкционированных свалок самым негативным образом влияют на лесные экосистемы.

В лесах Черноморского побережья основной причиной загрязнения, трансформации и повреждения насаждений является массовое посещение их отдыхающими.

Неблагоприятные погодные явления и почвенно-климатические факторы в условиях Краснодарского края оказывают заметное влияние на санитарное состояние лесов. Это относится, прежде всего, к явлениям катастрофического характера, таким как: ожеледь, наводнения, паводки на горных реках, выпадение смерчей и дефицит атмосферной влаги в сочетании с высокой температурой воздуха.

По причине негативного влияния почвенно-климатических факторов в 2014 году выявлена гибель лесных насаждений на площади 136,5 га.

По состоянию на 31 декабря 2014 года в лесном фонде Краснодарского края зареги-

стрировано 7 пожаров:

в Геленджикском лесничестве - на площади 25,66 га, ущерб, нанесенный лесному хозяйству, составил 649 тыс. 850 руб., затраты на тушение составили 720 тыс. руб. Лесные насаждения повреждены до степени прекращения роста – 0,3 га. Объектам экономики, инфраструктуры, населенным пунктам ущерб не нанесен;

в Джубгском лесничестве - на площади 0,7 га, ущерб лесному хозяйству, объектам экономики, населенным пунктам не нанесен.

Леса Краснодарского края отнесены к 3-4 классам пожарной опасности, так как в основном представлены лиственными породами. Отдельные участки Черноморского побережья имеют леса с преобладанием хвойных пород.

Состояние объектов животного мира

Краснодарский край – уникальный по своему ландшафтному и биоценотическому разнообразию регион, расположенный на стыке нескольких крупных биогеографических областей. Животный мир края объединяет представителей разнообразных фаунистических комплексов. Характерная черта фауны края – её высокое биоразнообразие. Количество видов наземных позвоночных, обитающих на территории Краснодарского края, составляет: земноводных – 11 видов; пресмыкающихся – 30 видов; птиц – 350 видов (с различным характером пребывания), млекопитающих – 100 видов.

Общая площадь государственных природных зоологических заказников на территории Краснодарского края составляет более 203,0 тыс. га.

Отходы производства и потребления

Для Краснодарского края проблема обращения с отходами производства и потребления (далее – отходы) продолжает оставаться первостепенной (согласно классификации экологических проблем края по уровню опасности для здоровья населения и сохранности экосистем).

За 2014 год в крае образовалось 13671006,389627 тонн отходов производства и потребления. Использовано 6243936,688478 тонн (45,6%), обезврежено 3413351,159336 тонн (24,9%).

Передано отходов другим организациям всего – 7155554,07193 тонн в том числе: для использования 5128627,695, для обезвреживания 643595,6625 тонн, для хранения 326038,3881 тонн, для захоронения 1055621,836 тонн.

На собственных объектах размещено отходов всего 2521602,9035235 тонн (18,4%).

Реестр объектов размещения отходов производства и потребления Краснодарского края включает информацию о 841 объекте размещения отходов производства и потребления, а именно:

- 320 свалок твердых коммунальных отходов;
- 499 навозохранилищ и 29 помехохранилищ;
- объектов размещения промышленных отходов.

Общая площадь учтенных ОРО составляет 962,19 га (0,012% от общей площади края). Количество свалок ТБО в районах изменяется от 1 до 16. Наибольшие площади, занятые свалками ТБО, расположены на территориях города Краснодара (57,77 га), Ейского района (58,1 га), Новопокровского (46,7 га), Тимошевского (41,8 га), Тихорецкого (33,48 га), Кавказского (35,9 га), Белореченского (38,2 га). Наименьшие площади, занятые свалками ТБО расположены на территории Гульке-

вичского и Апшеронского районов (по 4,3 га), города Армавир (6,2 га), города Горячий Ключ (5,4 га) и Крымского района (8,54 га).

Инфраструктура в области обращения с отходами производства и потребления на территории края практически не развита и не имеет в своем составе производств с современными технологиями переработки отходов. Оценка влияния деятельности в сфере обращения с отходами на окружающую среду муниципальных образований Краснодарского края показала, что: «очень высокая» экологическая нагрузка отмечается на территории города Краснодар, Белореченского и Щербиновского районов.

Прогнозные величины объемов образования промышленных отходов на период 2012–2020 годы характеризуются увеличением значений со снижением темпов образования с 2017 года, обуславливаемым внедрением ресурсосберегающих и безотходных технологий. Прогнозируется также непрерывный рост объемов образования твердых бытовых отходов от населения края.

Чрезвычайные ситуации техногенного характера

В 2014 году на территории Краснодарского края зарегистрировано 16 чрезвычайных ситуаций техногенного характера, из них 12 ЧС локального характера, 4 – муниципального. Источниками ЧС техногенного характера явились дорожно-транспортные происшествия с тяжкими последствиями (10), авиакатастрофы (4), аварии на коммунальных системах (1), аварии на магистральных нефтепроводах (1).

В чрезвычайных ситуациях техногенного характера в 2014 году пострадало 166 человек (в 2013 году – 145), погибло – 27 человек (в 2013 – 21).

Установленный размер материального ущерба от ЧС техногенного характера составил 338,02 млн. руб.

Чрезвычайные ситуации природного характера

В 2014 году было зарегистрировано 11 чрезвычайных ситуаций природного характера, в том числе федерального характера – 1, регионального – 6, межмуниципального – 2, муниципального – 1 и локального характера – 1.

Установленный ущерб от природных ЧС в 2014 году составил 626,7 млн. руб. (в 2013 году – 28,0 млн. руб.). Характерной особенностью многих природных ЧС является комплекс опасных источников метеорологического и гидрологического характера.

Учебное издание

КУРС ЛЕКЦИЙ ПО ДИСЦИПЛИНЕ «ЭКОЛОГИЯ»

Составители: Н.Е. Горковенко

В авторской редакции

Подписано в печать _____ 2016. Формат 60 × 84 1/16.

Усл. печ. л. – __. Уч.-изд. л. – __.

Тираж 20 экз. Заказ №

Редакционный отдел и типография Кубанского государственного аграрного университета.

350044, г. Краснодар, ул. Калинина, 13