



Все, что нас окружает, и все, что способны воспринять наши чувства, предстает перед нами в виде бесконечного множества разнообразных явлений, на которые обыватель смотрит, несомненно, с тем большим безразличием, чем более обычными он их находит, но которые настоящий философ не может рассматривать без интереса. Удивительная деятельность царит во всей вселенной, которую не в состоянии ослабить никакая причина, и все существующее, кажется, вечно подчинено необходимому изменению.

Ж. Б. Ламарк

ГЛАВА 1

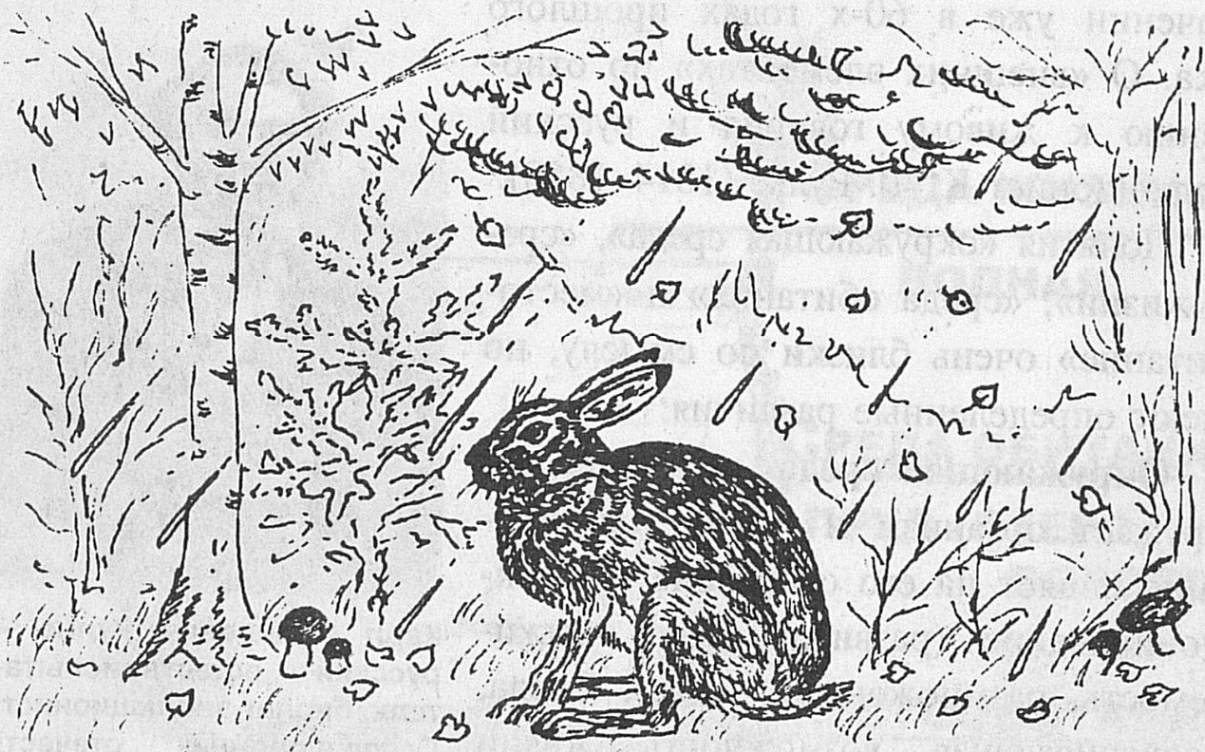
ЭКОЛОГИЯ ОРГАНИЗМОВ (аутэкология)

§ 1. Предмет аутэкологии

Как вы уже знаете, экология – это наука, изучающая взаимодействие живых систем между собой и с окружающей средой.

Аутэкология в качестве живой системы рассматривает отдельный живой организм (животное, растение или микроорганизм), а среда – это все, что его окружает.

Среда каждого организма складывается из множества элементов неорганической и органической природы и элементов, привносимых человеком в результате его хозяйственной деятельности. Одни элементы необходимы организму, другие ему практически безразличны, а третьи оказывают на него вредное воздействие. Например, заяц-беляк в лесу вступает в определенные взаимоотношения с воздухом, водой, пищей – без них он обойтись не может. Валун, ствол дерева, пень, кочка не оказывают существенного влияния на его жизнь; заяц вступает с ними во временные, но не обязательные связи (укрывается от непогоды, врага). А вот встреча с хищником или стихийное бедствие (пожар, наводнение) может закончиться для него трагически.



Влияние окружающей среды на живой организм

К **окружающей среде** относится вся **природная среда** (возникшая на Земле вне зависимости от человека и унаследованная им от предшествующих поколений) и **техногенная среда** (т. е. среда, созданная человеком).

Понятие «окружающая среда» было введено в экологию биологом Я. Юкскюлем (1864–1944), который считал, что живые существа и среда их обитания, субъект (кто изучает) и объект (кого или что изучают) взаимосвязаны между собой и образуют вместе единую систему – окружающую нас действительность. В процессе приспособления к окружающей среде организм, взаимодействуя с ней, отдает и принимает различные вещества, энергию, информацию.

Концепция «окружающей среды» Я. Юкскюля положила начало экспериментальным исследованиям взаимоотношений животных того или иного вида со средой их обитания. Понятие «окружающая среда» в немецком языке (Umwelt) получило широкое распространение лишь в последние годы. Однако понятие «окружающая среда» в английском языке (environment) появилось значительно раньше: его употребляли в близком к современному

значении уже в 60-х годах прошлого века. О «внешних элементах» по отношению к живому говорил и русский эволюционист К. Ф. Рулье (1814–1858).

Понятия «окружающая среда», «среда жизни», «среда обитания» и «местообитание» очень близки по смыслу, но имеют определенные различия.

Окружающая среда – это все, что окружает организм и прямо или косвенно влияет на его состояние и функционирование (развитие, рост, выживаемость, размножение и т. д.). Среда, обеспечивающая возможность жизни организмов на Земле, очень разнообразна. На нашей планете можно выделить четыре качественно отличные среды жизни: **водную, наземно-воздушную, почву и живой организм.**

Многие организмы проводят свое существование только в одной среде жизни. Например, человек, большинство птиц, млекопитающих, голосеменные и покрытосеменные растения являются обитателями только наземно-воздушной среды, большинство рыб – одной водной среды жизни, тогда как ряд насекомых (комары, стрекозы, поденки), земноводные и другие проходят одну фазу своего развития в воде, другую – в наземно-воздушной среде. Такие представители насекомых, как майский жук, бронзовка, шелкоун и др., нуждаются для своей жизни в наземно-воздушной и почвенной средах.

Сами среды жизни также очень разнообразны. Например, вода как среда жизни может быть морской или пресной, текучей или стоячей. В этом случае говорят о среде обитания. Например, пруд (или река) является **средой обитания** в водной среде жизни. В свою очередь, в средах обитания различают **местообитания**. Так, в водной среде жизни, в среде обитания – озере, можно выделить местообитания: в толще воды, на дне, у поверхности и т. д.



Карл Францевич Рулье – русский естествоиспытатель, биолог-эволюционист. Основоположник отечественной экологии и эволюционной палеонтологии



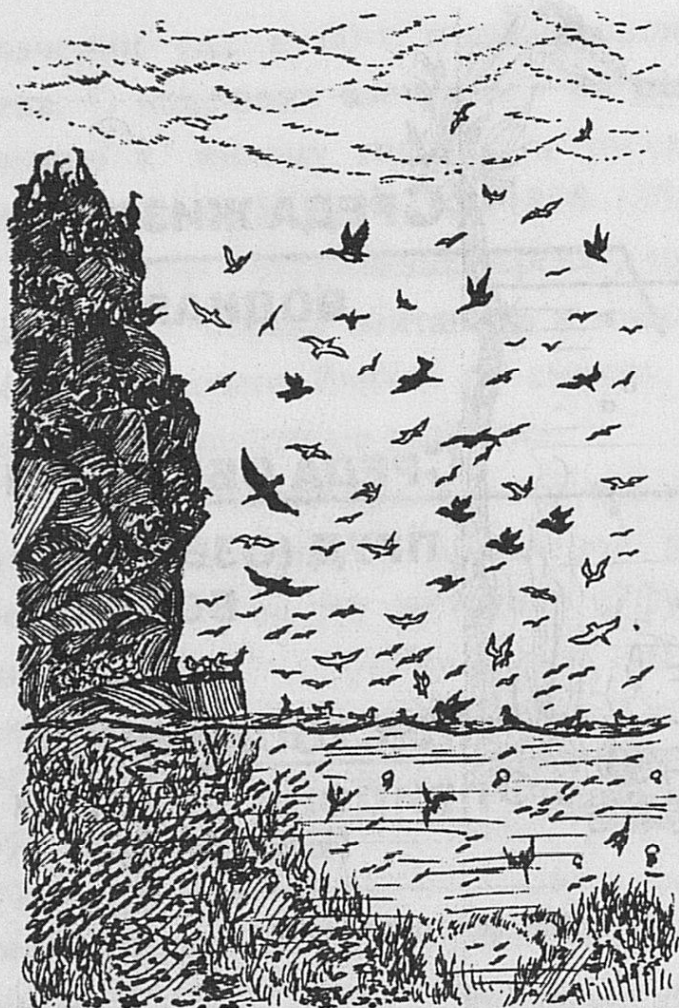
Среда жизни, среда обитания, местообитание

Элементы среды, воздействующие на живой организм, называются **экологическими факторами**.

Экологический фактор – это любой элемент среды, способный оказывать прямое или косвенное влияние на живые организмы хотя бы на протяжении одной из фаз их индивидуального развития.

Важным свойством экологического фактора является его **нерасчленяемость** на более простые элементы среды.

В качестве экологического фактора нельзя рассматривать глубину водоема или высоту местообитания над уровнем моря, т. к. глубина (высота) влияет на живые организмы через увеличение (понижение) давления, температуры и другие более простые элементы среды. Таким образом, именно температура, освещенность, давление, соленость и др. выступают в качестве экологических факторов среды, оказывающих непосредственное влияние на живые организмы.



Птичий базар – пример опосредованного действия экологического фактора

Действие экологического фактора может быть не прямым, а **опосредованным**, т. е. в этом случае он воздействует через многочисленные причинно-следственные связи. Опосредованное воздействие экологического фактора можно показать на примере птичьих базаров. Чем объясняется столь высокая плотность птичьего населения? Основную роль здесь играют биогенные вещества: помет птиц падает в воду; органика в воде минерализуется бактериями, в связи с чем в данном месте концентрируются водоросли. Это, в

свою очередь, ведет к повышению концентрации планктонных организмов, в основном ракообразных. Последними питаются рыбы, а ими – птицы, населяющие базар. Таким образом, птичий помет в данном случае выступает в роли экологического фактора.



Вопросы и задания

1. Что изучает аутоэкология?
2. Что такое окружающая среда, природная среда, техногенная среда?
3. Приведите примеры сред обитания и местообитаний для наземно-воздушной среды жизни.
4. Что называется экологическим фактором? Приведите несколько примеров экологических факторов.

§ 2. Уровни организации живых систем

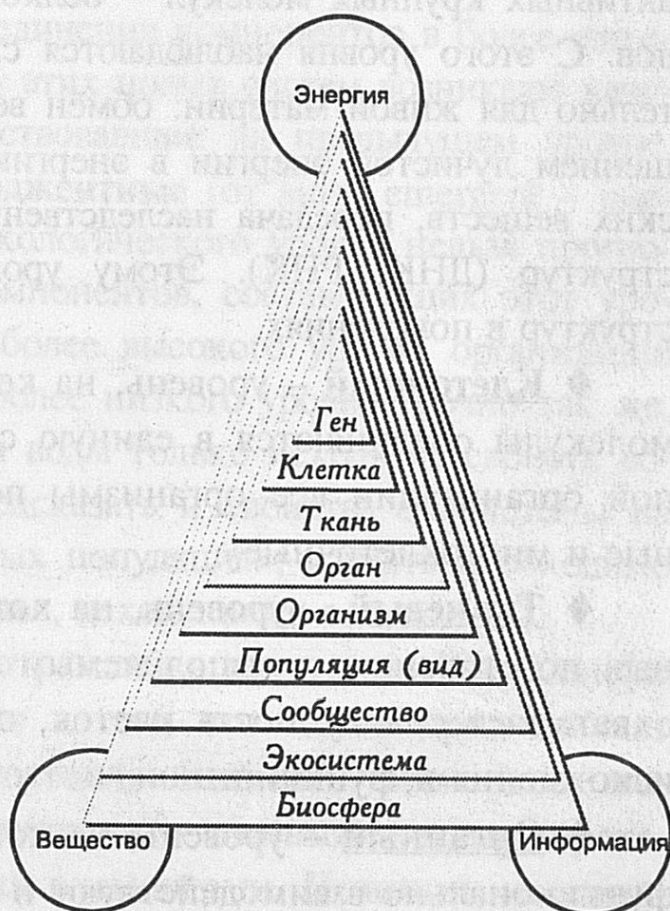
В экологии выделяют следующие основные уровни организации живых (биологических) систем: молекулярный (генный), клеточный, тканевый, органнй, организменный, популяционно-видовой, биоценотический, биогеоценотический (экосистемный), биосферный.

На каждом уровне в результате взаимодействия с окружающей средой за счет обмена веществом, энергией и информацией возникают функциональные системы.

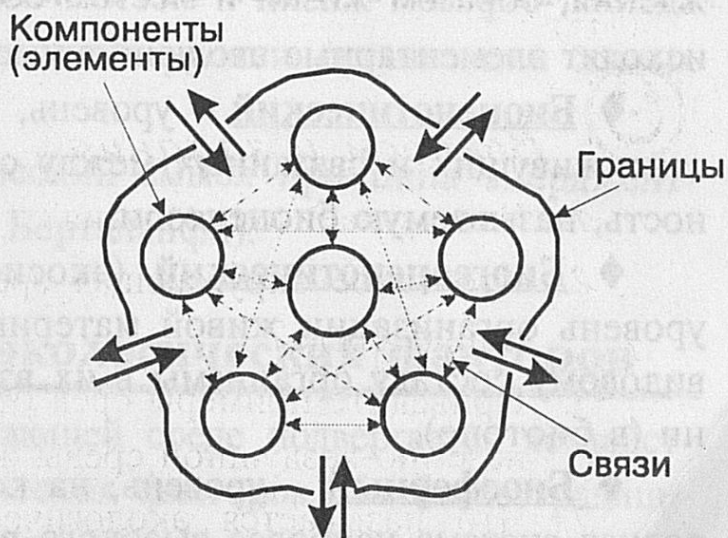
Под системой, согласно словарю Уэбстера, подразумевается «упорядоченно взаимодействующие и взаимозависимые компоненты, образующие единое целое».

Таким образом, основными элементами системы являются компоненты, связи, границы. Все живые системы являются открытыми системами, так как имеют обмен с внешней средой веществом, энергией, информацией.

Рассмотрим основные уровни живых систем.



Уровни организации живых систем



Модель живой системы

◆ **Молекулярный (генный)** – уровень, на котором биологическая система проявляется в виде функционирования биологически активных крупных молекул – белков, нуклеиновых кислот, углеводов. С этого уровня наблюдаются свойства, характерные исключительно для живой материи: обмен веществ, протекающий с превращением лучистой энергии в энергию химических связей органических веществ, передача наследственности с помощью кодирующих структур (ДНК, РНК). Этому уровню свойственна устойчивость структур в поколениях.

◆ **Клеточный** – уровень, на котором биологически активные молекулы соединяются в единую систему. В отношении клеточной организации все организмы подразделяются на одноклеточные и многоклеточные.

◆ **Тканевый** – уровень, на котором сочетание клеток, сходных по строению и выполняемым функциям, образует ткань. Он охватывает совокупность клеток, объединенных общностью происхождения и функций.

◆ **Органый** – уровень, на котором несколько типов тканей функционально взаимодействуют и образуют определенный орган.

◆ **Организменный** – уровень, на котором взаимодействие ряда органов сводится в единую систему индивидуального организма.

◆ **Популяционно-видовой** – уровень, где существует совокупность однородных организмов, связанных единством происхождения, образом жизни и местом обитания. На этом уровне происходят элементарные эволюционные изменения в целом.

◆ **Биоценотический** – уровень, на котором комплекс совместно живущих и связанных между собой видов образует целостность, называемую биоценозом.

◆ **Биогеоценотический (экосистемный)** – более высокий уровень организации живой материи, объединяющий разные по видовому составу организмы в их взаимосвязи с условиями жизни (в биотопе).

◆ **Биосферный** – уровень, на котором сформировалась природная система наиболее высокого ранга, охватывающая все проявления жизни в пределах нашей планеты. На этом уровне про-

исходят все круговороты вещества в глобальном масштабе, связанные с жизнедеятельностью организмов.

Важное следствие иерархической организации живых систем состоит в том, что по мере объединения компонентов в более сложные функциональные системы у этих новых систем возникают качественно новые свойства, отсутствовавшие на предыдущем уровне. Такие качественно новые, **эмерджентные** (от англ. emergent – внезапно возникающие) свойства экологического уровня нельзя прогнозировать, исходя из свойств компонентов, составляющих этот уровень. Вернее, не все свойства более высокого уровня организации можно предсказать из свойств более низкого уровня. Точно так же, как нельзя предсказать свойства воды только исходя из свойств водорода и кислорода, нельзя предсказать и свойства экосистемы на основании сведений об отдельных популяциях; изучать необходимо и лес в целом, и отдельные деревья, находящиеся в лесу.

Рассматриваемое явление отражено в **принципе Бергаланфи** (1969 г.), который заключается в том, что **целое представляет нечто большее, чем сумма составляющих его элементов, поскольку его главная характеристика – взаимодействие, протекающее между его различными элементами. Принцип несводимости свойств целого к сумме свойств его частей должен служить первой заповедью экологов.**



Вопросы и задания

1. Охарактеризуйте основные уровни организации живых систем.
2. Объясните экологический смысл принципа эмерджентности (принципа Л. Бергаланфи).

§ 3. Классификация экологических факторов

Любой организм в окружающей среде подвергается воздействию огромного числа экологических факторов. Наиболее традиционной классификацией экологических факторов является их деление на **абиотические, биотические и антропогенные** (схема №1).

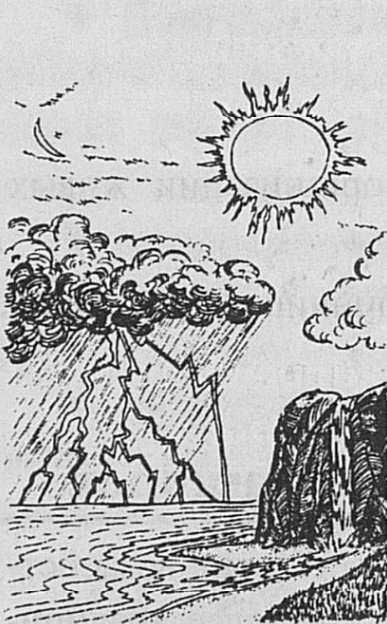
Традиционная классификация экологических факторов



Абиотические факторы – это комплекс условий окружающей среды, влияющих на живой организм (температура, давление, радиационный фон, влажность, состав атмосферы, морских и пресных вод, донных отложений, почвы и др.)

Биотические факторы – это совокупность влияний жизнедеятельности одних организмов на другие (конкуренция, хищничество, паразитизм и др.)

Антропогенные факторы – это совокупность влияний деятельности человека на окружающую среду (выбросы вредных веществ в атмосферу, разрушение почвенного слоя, нарушение природных ландшафтов и др.)



Абиотические экологические факторы



Биотические экологические факторы



Антропогенные экологические факторы

Данная классификация (схема №1) несколько условна, и вот почему. Например, температура, если ее рассматривать как абиотический фактор, часто изменяется благодаря присутствию живых организмов. В лабораторных условиях личинки мучного хрущака образуют скопления, в которых при слишком холодной окружающей среде температура повышается, и ее величина становится ближе к значению, наиболее благоприятному для развития организмов. При температуре воздуха $+17^{\circ}$ температура в скоплениях личинок достигает $+27^{\circ}\text{C}$. На элеваторах с большим количеством зерна наличие зерноядных насекомых иногда вызывает повышение температуры на 25°C по сравнению с температурой окружающей среды. При снижении температуры воздуха ниже $+13^{\circ}\text{C}$ двигательная активность пчел становится более интенсивной, что повышает температуру в улье до $25\text{--}30^{\circ}\text{C}$, и т. д. Отсюда следует, что возможна и иная классификация (схема №2).

Схема №2.

Классификация экологических факторов в зависимости от плотности популяции



Увеличение плотности популяции зайца-беляка на определенной территории приводит к увеличению смертности отдельных особей в связи с недостатком корма (пример прямой зависимости). Что же касается северных оленей, которые питаются яге-

лем, извлекаемым из-под корки снега, то чем стадо больше, тем легче оленям прокормиться и, соответственно, меньше животных погибнет (пример обратной зависимости).

Кроме классификации традиционной и в зависимости от плотности популяции, существует еще классификация, основанная на оценке степени адаптивности реакций организмов на воздействие факторов среды (А. С. Мончадский). Эта классификация подразделяет все экологические факторы на три группы (схема № 3).

Схема №3.

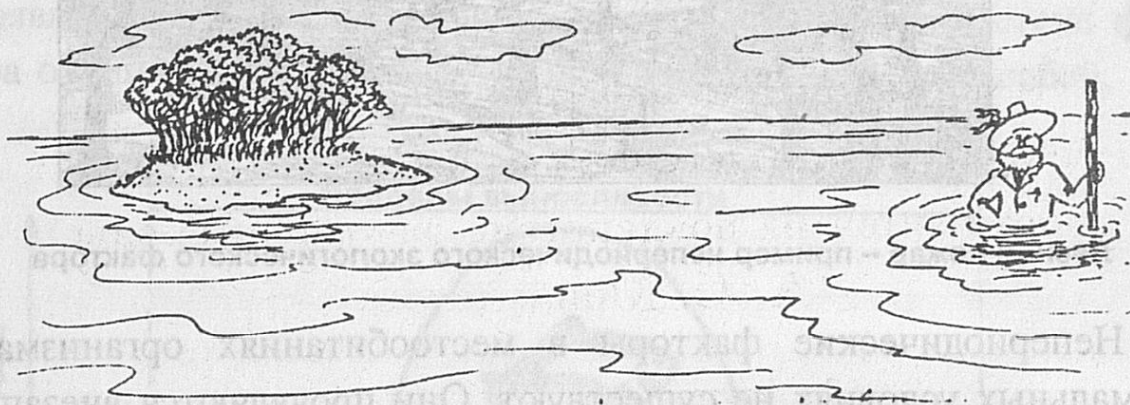
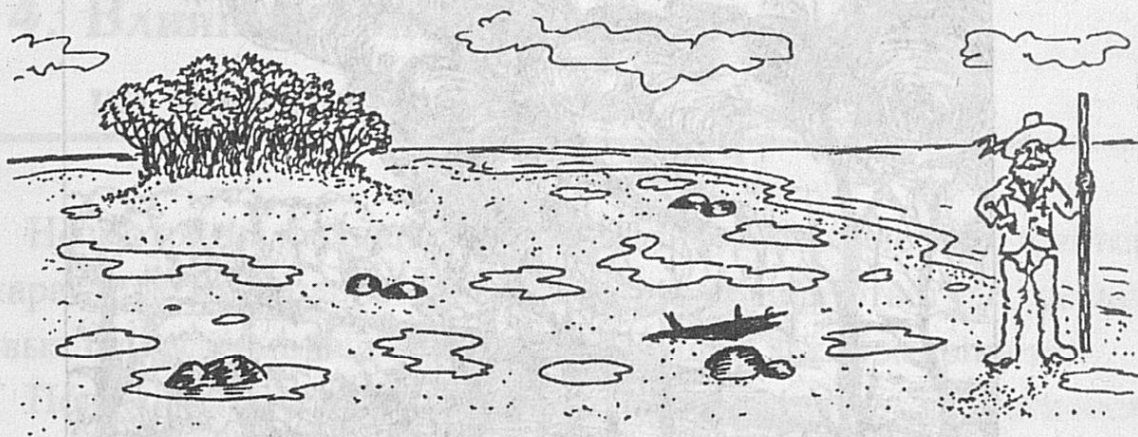
**Классификация экологических факторов
в зависимости от степени адаптивности реакций
организмов на воздействие факторов среды
А. С. Мончадского**



В первую очередь, возникает адаптация к тем факторам среды, которым свойственна периодичность – дневная, лунная, сезонная или годовая как прямое следствие вращения земного шара вокруг своей оси и его движения вокруг Солнца или смены лунных фаз.

Регулярные циклы этих факторов существовали задолго до появления жизни на Земле, и поэтому адаптация организмов к первичным периодическим факторам столь древняя, что прочно укрепились в наследственной основе.

Температура, освещенность, приливы и отливы – примеры первичных периодических факторов, которые играют преобладающую роль во многих местообитаниях. Исключение состав-



Приливы и отливы – примеры первичных экологических факторов
ляет абиссаль – зона наибольших океанических глубин (более 2 км),
а также подземные участки, где изменение первичных факторов
очень незначительно. Важно учитывать эти факторы при эксперимен-
тальных исследованиях: поведение животного, которое в лаборатории
находится при постоянной температуре или освещенности, может зна-
чительно отличаться от его поведения в природных условиях.
Изменения вторичных периодических факторов есть следствия из-
менений первичных. Так, влажность воздуха – это вторичный
фактор, являющийся функцией от температуры. Для водной сре-
ды содержание кислорода, количество растворенных солей, мут-
ность, скорость течения и др. являются вторичными периоди-
ческими факторами, однако зависимость их от первичных периоди-
ческих факторов очень слабая. Организмы приспособились ко
вторичным периодическим факторам не так давно, и их адапта-
ция выражена не столь четко. Как правило, вторичные периоди-
ческие факторы сказываются на численности видов в пределах их
ареалов, но мало влияют на размер самих ареалов.



Лесной пожар – пример неперидического экологического фактора

Неперидические факторы в местообитаниях организма в нормальных условиях не существуют. Они проявляются внезапно, поэтому организмы обычно не успевают выработать к ним приспособления. В эту группу входят некоторые климатические факторы, например, шквальные ветры, грозы, а также пожары, хозяйственная деятельность человека.

Влияние хозяина на паразита следует отнести ко вторичным перидическим факторам, т. к. среда, обретаемая паразитом в лице хозяина, представляет собой его нормальное местообитание. Зато для хозяина паразит (или патогенный агент) не является необходимостью; это неперидический фактор.



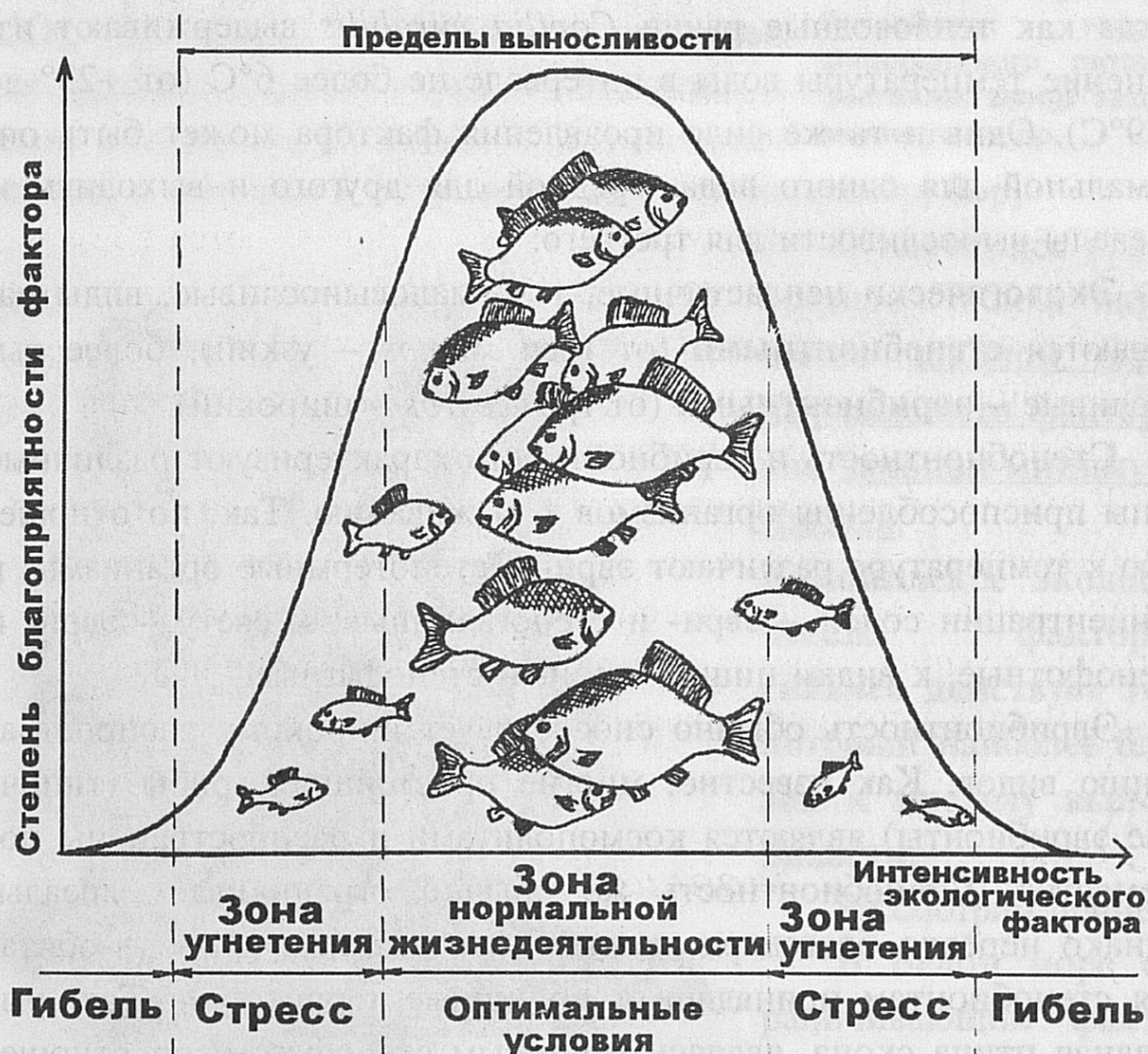
Вопросы и задания

1. Дайте краткую характеристику абиотических, биотических и антропогенных факторов. Приведите примеры.
2. Приведите примеры экологических факторов, зависящих от плотности популяции.
3. Приведите примеры основных экологических факторов по классификации А. С. Мончадского.

§ 4. Влияние абиотических факторов на живые организмы

Несмотря на большое разнообразие экологических факторов, в характере их воздействия на организмы и в ответных реакциях живых существ можно выявить ряд общих закономерностей.

Положительное или отрицательное влияние экологического фактора на живые организмы зависит прежде всего от силы его проявления. Как недостаточное, так и избыточное действие фактора отрицательно сказывается на жизнедеятельности особей.



Зависимость результата действия экологического фактора от его интенсивности

Интенсивность экологического фактора, наиболее благоприятная для жизнедеятельности организма, называется оптимумом. Хорошо известны оптимальные температуры цветения, плодоношения, прорастания, икрометания, размножения многих видов.

Свойство видов адаптироваться к тому или иному диапазону факторов среды называется **экологической пластичностью** (или **экологической валентностью**).

Представители разных видов сильно отличаются друг от друга как по положению оптимума, так и по экологической пластичности. Так, например, песцы в тундре могут переносить колебания температуры воздуха в диапазоне около 80°C (от $+30^{\circ}$ до -55°C), тогда как тепловодные рачки *Copilia mirabilis* выдерживают изменение температуры воды в интервале не более 6°C (от $+23^{\circ}$ до $+29^{\circ}\text{C}$). Одна и та же сила проявления фактора может быть оптимальной для одного вида, вредной для другого и выходить за пределы выносливости для третьего.

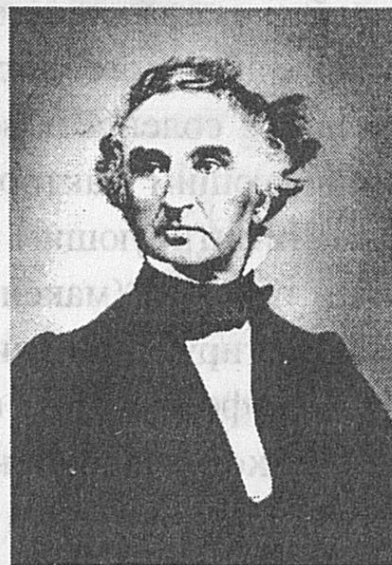
Экологически непластичные, т. е. маловыносливые, виды называются **стенобионтными** (от греч. *stenos* – узкий), более выносливые – **эврибионтными** (от греч. *euros* – широкий).

Стенобионтность и эврибионтность характеризуют различные типы приспособления организмов к выживанию. Так, по отношению к температуре различают эври- и стенотермные организмы; к концентрации солей – эври- и стеногалинные; к свету – эври- и стенофотные, к видам пищи – эври- и стенофагные.

Эврибионтность обычно способствует широкому распространению видов. Как известно, многие простейшие, грибы (типичные эврибионты) являются космополитами и распространены повсеместно. Стенобионтность же обычно ограничивает ареалы. Однако нередко благодаря жестким требованиям к среде обитания стенобионтам принадлежат обширные территории. Так, рыбоядная птица скопа, являясь типичным стенофагом, по отношению к другим факторам выступает как эврибионт. Она обладает способностью в поисках пищи передвигаться на большие расстояния и занимает значительный ареал.

Среди рыб, например, форель является stenotherмным видом, а окунь – эвритермным. Форель не способна переносить большие колебания температуры, в то время как окунь их легко переносит.

В 1840 г. Ю. Либих (1803–1873) предположил, что выносливость организмов обусловлена самым слабым звеном в цепи его экологических потребностей. Ученый установил, что урожай зерна часто лимитируется не теми питательными веществами, которые требуются в больших количествах (CO_2 , H_2O и др.), поскольку эти вещества, как правило, присутствуют в изобилии, а теми, которые необходимы в малых количествах и которых в почве недостаточно (например, бор).



Юстус Либих – немецкий химик и агрохимик. Разработал теорию минерального питания растений, автор закона минимума и др.



Модель, иллюстрирующая закон минимума

В настоящее время правило Либиха называется законом ограничивающего фактора, или законом минимума Либиха:

В комплексе экологических факторов сильнее действует тот, который наиболее близок к пределу выносливости.

Рассмотрим пример.

В Белом море ограничивающим фактором для моллюсков является температура: от нее зависит численность. Но может про-

изойти смена ограничивающего фактора. Так, в 1966 г. ветер нагнал с Карского моря лед, который растаял в Белом море. В результате соленость воды в Белом море упала и стала новым ограничивающим фактором.

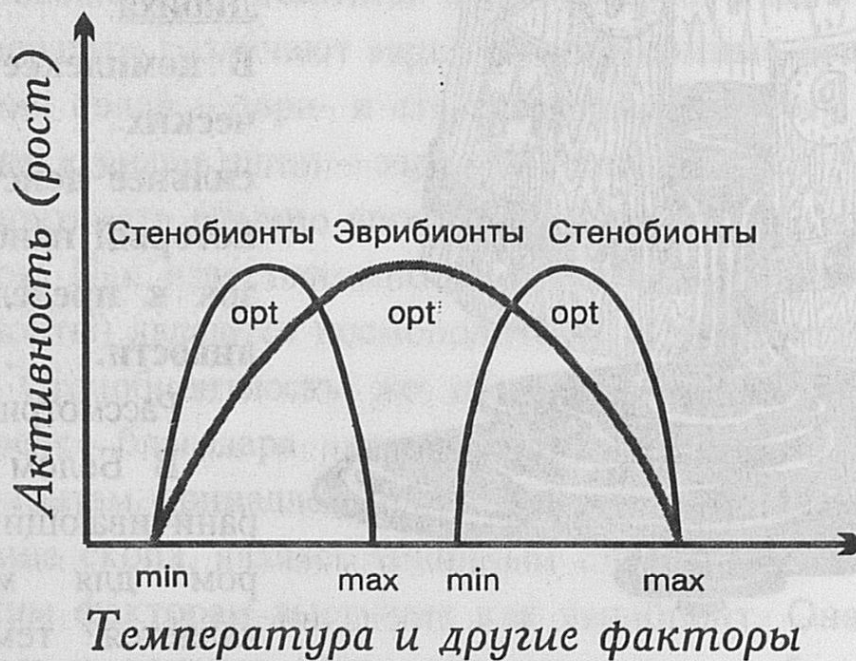
Лимитирующим может быть не только недостаток (минимум), но и избыток (максимум) экологического фактора. Представление о лимитирующем влиянии максимума наряду с минимумом развил В. Шелфорд в 1913 г.

Закон толерантности Шелфорда:

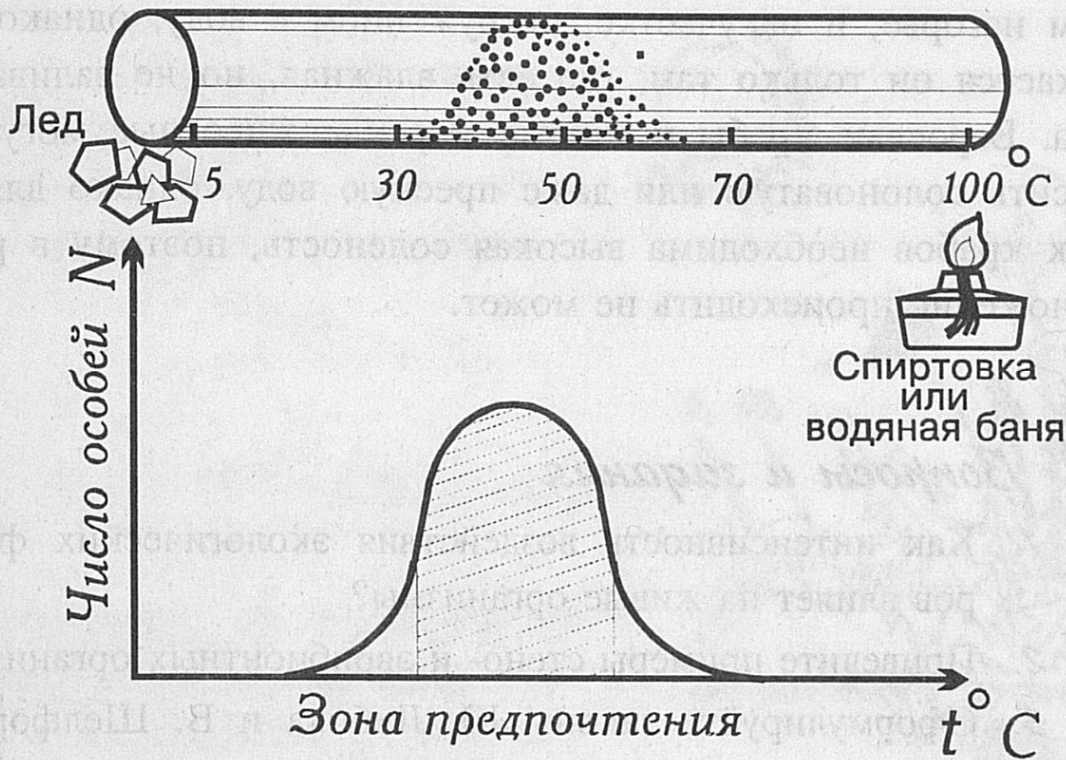
Лимитирующим фактором процветания может быть как минимум, так и максимум экологического фактора, диапазон между которыми определяет величину толерантности (от лат. *tolerantia* – терпение), выносливости организма к данному фактору.

Виды, длительное время развивавшиеся в относительно стабильных условиях, утрачивают экологическую пластичность и вырабатывают черты стенобионтности, в то время как виды, существовавшие при значительных колебаниях факторов среды, приобретают повышенную экологическую пластичность и становятся эврибионтными.

Благодаря многочисленным исследованиям сегодня известны пределы существования многих растений и животных.



Экологическая пластичность видов (по Ю. Одуму)



Распределение насекомых в термоградиенторе

Для иллюстрации приведем данные опытов с животными, помещенными в термоградиентор (градиент от лат. *gradiens* – шаг, разность) – прибор, создающий разность температур.

Термоградиентор представляет собой трубку, один конец которой помещают в лед, а другой – в кипящую воду (водяная баня), в результате чего возникает градиент (разность) температур. В трубку помещают насекомых (или других мелких животных), после чего изучается закономерность их распределения по трубке. Оказывается, что большинство насекомых концентрируется на каком-то одном участке. При графическом изображении данная закономерность будет иметь вид параболы, где область наибольшей концентрации соответствует зоне температурного предпочтения.

В индивидуальном развитии живого организма, как правило, имеются периоды, когда он наиболее чувствителен к изменениям факторов среды. Такие периоды называются **критическими**, они чаще всего соответствуют стадиям размножения и раннему онтогенезу (онтогенез от греч. *ontos* – сущее, *genesis* – происхождение, – индивидуальное развитие организма с момента оплодотворения до смерти). В это время многие факторы среды становятся лимитирующими. Зрелый кипарис может расти и на

сухом нагорье, и на участке, погруженном в воду; однако размножается он только там, где есть влажная, но не заливаемая почва. Взрослые крабы и многие морские животные могут переносить солоноватую или даже пресную воду, однако для личинок крабов необходима высокая соленость, поэтому в реках размножение происходит не может.



Вопросы и задания

1. Как интенсивность воздействия экологических факторов влияет на живые организмы?
2. Приведите примеры стено- и эврибионтных организмов.
3. Сформулируйте законы Ю. Либиха и В. Шелфорда и дайте им экологическое объяснение.

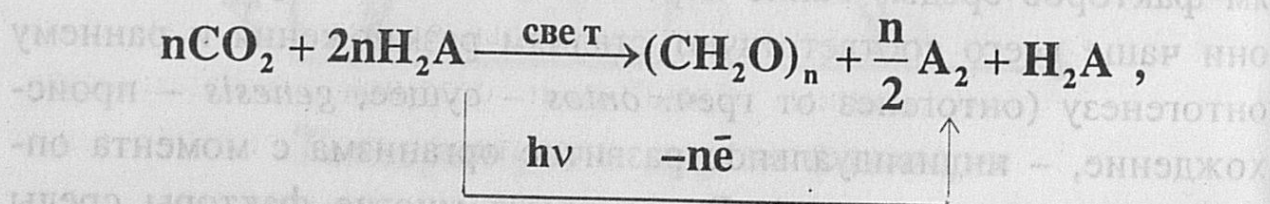
§ 5. Важнейшие абиотические факторы и адаптация к ним живых организмов

Среди основных абиотических факторов рассмотрим свет, температуру и влажность.

◆ Свет.

В свое время французский астроном Камиль Фламарион (1842–1925) написал: «Мы об этом не думаем, но все, что ходит, двигается, живет на нашей планете, есть дитя Солнца».

Действительно, только на свету осуществляется важнейший в биосфере процесс фотосинтеза, который в общем виде может быть представлен следующим образом:



где А – донор электронов.