

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ  
ГОСУДАРСТВЕННОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ  
ВЫСШЕГО ПРОФЕССИОНАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ  
БАШКИРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
БАШКИРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ  
им. М. АКМУЛЛЫ

Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова

КРАТКИЙ КУРС ОБЩЕЙ ЭКОЛОГИИ  
ЧАСТЬ II.  
ЭКОЛОГИЯ ЭКОСИСТЕМ И БИОСФЕРЫ

*Учебник*

УЧЕБНИКИ, ДИПЛОМЫ, ДИССЕРТАЦИИ -  
полные тексты

На сайте электронной библиотеки  
[www.учебники.информ2000.рф](http://www.учебники.информ2000.рф)

НАПИСАНИЕ на ЗАКАЗ:

1. Диссертации и научные работы
2. Дипломы, курсовые, рефераты, чертежи...
3. Школьные задания

Онлайн-консультации

ЛЮБАЯ тематика, в том числе ТЕХНИКА

Приглашаем авторов

Уфа

ИЗДАТЕЛЬСТВО  
VAGANT®

2011

УДК 502  
ББК 20.1  
М 63

*Печатается по решению учебно-методического совета  
Башкирского государственного педагогического университета  
им. М. Акмуллы*

**Миркин Б. М., Наумова Л. Г.**

Краткий курс общей экологии. Часть II: Экология экосистем и биосферы: Учебник. – Уфа: Изд-во БГПУ, 2011. – 180 с.

Рассматриваются экология экосистем (функциональная структура, потоки энергии, разнообразие экосистем, включая агроэкосистемы и урбоэкосистемы, и их динамика), биосфера (структура и круговороты основных биогенов). Кратко рассматриваются проблемы прикладной экологии, при решении которых используются принципы общей экологии (агроэкосистема, городская экосистема, промышленная техносистема), а также концепция ноосферы, проблема потепления климата и основные характеристики устойчивого развития человечества.

Для бакалавров и магистров высших учебных заведений, обучающихся по направлениям и специальностям «Экология», «Биология», «Медицина», «Сельское хозяйство». Представляет интерес для научных работников в области биологии, экологии, лесного и сельского хозяйства и практиков, работающих в сфере охраны окружающей среды.

**Рецензенты:**

**Г.С. Розенберг**, член-корреспондент РАН, директор Института экологии Волжского бассейна РАН, лабораторией дикорастущей флоры Ботанического сада института УНЦ РАН  
**В.Б. Мартыненко**, доктор биологических наук, зав. Лабораторией геоботаники и охраны растительности ИБ УНЦ РАН

ISBN 978-5-87978-697-2

© Издательство БГПУ, 2011

© Миркин Б. М., Наумова Л. Г., 2011

## ОГЛАВЛЕНИЕ

РАЗДЕЛ III. ЭКОЛОГИЯ ЭКОСИСТЕМ.....	6
Глава 12. Концепция экосистемы.....	6
12.1. Объем понятия «экосистема».....	6
12.1.1. Функциональные блоки экосистемы.....	8
12.1.2. Детрит в экосистеме.....	11
12.1.3. Классификация экосистем.....	14
12.2. Процессы в экосистеме.....	16
12.2.1. Энергия в экосистеме. Пищевые цепи и пищевые сети.....	16
12.2.2. Круговорот веществ в экосистеме.....	21
12.2.3. Биологическая продукция и запас биомассы.....	24
12.3. Функциональная роль биоты экосистемы.....	28
12.3.1. Состав биоты (биоразнообразие) экосистемы.....	28
12.3.2. Связь биоразнообразия с функциональными параметрами экосистемы.....	31
Глава 13. Разнообразие экосистем.....	33
13.1. Естественные экосистемы.....	34
13.1.1. Наземные фотоавтотрофные экосистемы.....	34
13.1.2. Фототрофные водные экосистемы.....	37
13.1.3. Гетеротрофные экосистемы.....	43
13.1.4. Автотрофно-гетеротрофные экосистемы.....	45
13.1.5. Хемоавтотрофные экосистемы.....	47
13.1.6. Биомы.....	49
13.2. Антропогенные экосистемы.....	55
13.2.1. Сельскохозяйственные экосистемы.....	55
13.2.2. Городские экосистемы.....	64
13.2.3. Техносистемы промышленных предприятий.....	66
Глава 14. Динамика экосистем.....	67
14.1. Классификация изменений экосистем.....	68
14.2. Циклические изменения экосистем.....	70
14.2.1. Суточные изменения.....	70
14.2.2. Сезонные изменения.....	72
14.2.3. Многолетние изменения.....	72
14.3. Сукцессии.....	75

14.3.1. Первичные автогенные сукцессии .....	76
14.3.2. Концепция климакса .....	79
14.3.3. Модели автогенных сукцессий .....	82
14.3.4. Гетеротрофные сукцессии .....	83
14.3.5. Вторичные автогенные (восстановительные) сукцессии ..	85
14.3.6. Аллогенные сукцессии.....	88
14.4. Эволюция экосистем .....	94
14.4.1. Природная эволюция экосистем .....	94
14.4.2. Антропогенная эволюция экосистем.....	96
14.4.3. Масштабы процесса адвентизации биосферы .....	98
Глава 15. Биологическое разнообразие и его охрана.....	102
15.1. Формы биоразнообразия.....	102
15.2. Изученность биоразнообразия и прогнозы его выявления.	103
15.3. Ценности биоразнообразия .....	104
15.4. Снижение биологического разнообразия под влиянием хозяйственной деятельности человека .....	108
15.5. Красные книги .....	111
15.6. Уровни и формы охраны биологического разнообразия ....	115
15.6.1. Популяционно-видовой уровень.....	116
15.6.2. Экосистемный уровень .....	118
15.6.3. Охраняемые природные территории России .....	119
РАЗДЕЛ IV. Биосферная экология.....	124
Глава 16. Биосфера .....	124
16.1. Географические оболочки Земли и влияние на них человека	125
16.1.1. Атмосфера.....	125
16.1.2. Гидросфера.....	127
16.1.3. Литосфера.....	132
16.2. Общая характеристика биосферы .....	135
16.2.1 Величина и структура биомассы.....	135
16.2.2. Влияние человека на биосферу .....	135
16.3. Основные биосферные круговороты веществ и влияние на них хозяйственной деятельности человека.....	138
16.3.1. Круговорот углерода .....	138
16.3.2. Проблема потепления климата.....	140
16.3.3. Круговорот воды.....	144
16.3.4. Круговорот азота .....	146

16.3.5. Круговорот кислорода .....	148
16.3.6. Круговорот фосфора .....	150
16.4. Ноосфера и техносфера.....	152
16.5. Устойчивое развитие.....	154
Заключение. Вклад общей экологии в решение проблемы перехода на устойчивое развитие.....	159
Список рекомендуемой литературы.....	164
Указатель основных понятий и терминов .....	167

## РАЗДЕЛ III. ЭКОЛОГИЯ ЭКОСИСТЕМ

При популяционном подходе эколог ставит задачей выяснить причины, которые объясняют распределение популяций в пространстве, их размер, динамику и другие признаки. При экосистемном подходе перед исследователем стоит более сложная задача – изучить процессы трансформации вещества и потоки энергии в экосистеме, которые происходят при участии организмов.

### ГЛАВА 12. КОНЦЕПЦИЯ ЭКОСИСТЕМЫ

Понятие «экосистема» предложил А. Тенсли в 1935 г., однако, как отмечает А.М. Гиляров, «...четкого общепринятого определения экосистемы не существует, но обычно считается, что это совокупность разных обитающих вместе организмов, а также физических и химических компонентов среды, необходимых для их существования или являющихся продуктами их жизнедеятельности» (1990, с. 5). В экосистеме организмы и среда связаны потоками вещества и энергии.

Несмотря на функциональную направленность экосистемного подхода, большое значение имеет изучение видового состава экосистем и их пространственной и временной структуры. В этих внешних признаках проявляется сущность процессов трансформации вещества и энергии.

#### 12.1. Объем понятия «экосистема»

К настоящему времени сложилось два понимания экосистемы: узкое и широкое.

При узком (традиционном) понимании к экосистемам относятся только такие совокупности организмов и условий среды, в которых имеется режим саморегуляции: естественные леса, озера, массивы болот, моря и т.д. Если эти экосистемы нарушить (разумеется, до определенного предела), то они восстановят себя, если не в прежнем составе, то во всяком случае в близком к прежнему. Узкий объем понятия экосистемы первичен и уходит корнями в представления А. Тенсли. Его придерживается и А.М. Гиляров.

При широком понимании (Одум, 1986) к экосистемам относятся любые совокупности взаимодействующих организмов и условий сре-

ды их обитания, связанные потоками вещества и энергии, вне зависимости от того, имеется в них механизм саморегуляции или нет. В этом случае как экосистема может быть рассмотрен город, сельскохозяйственная ферма, лесопосадка, кабина космического корабля и т.д. В учебнике принято широкое понимание экосистемы, более удобное и соответствующее представлениям современного периода развития экологии как широкого междисциплинарного комплекса наук.

Экосистема не имеет территориального ранга. К числу экосистем могут быть отнесены муравейник, подушка лишайника, коровья «лепешка», населенная копрофагами, старый пенёк, овраг, озеро, горный хребет, Тихий океан, евразийский материк, биосфера. Уже на уровне самых маленьких экосистем проявляются все функциональные особенности этих единств. Так, в подушке лишайника есть автотрофы – водоросли и цианобактерии, синтезирующие органическое вещество из неорганических соединений; потребляющие это вещество гетеротрофы – клещи, нематоды, колдовратки, простейшие, а также грибы и бактерии, разрушающие органические вещества и возвращающие содержащиеся в них минеральные элементы в окружающую среду для повторного использования.

Возможно построение иерархии экосистем: внутри крупной экосистемы могут быть выделены экосистемы более низких рангов. К примеру, иерархию составляют уже упоминавшиеся экосистемы старого пня, однородного лесного участка, сочетание лесных сообществ водосбора, все сообщества лесной зоны с включением в их состав вторичных лугов, агроценозов, болот, водных экосистем и т.д. В черте городской экосистемы выделяются экосистемы селитебной территории, лесопарка, крупных предприятий.

Экосистемы различаются не только по размеру, но и по замкнутости круговорота веществ. Он достаточно замкнут в природных лесных или степных экосистемах на равнине, но разомкнут в экосистеме реки или крутого склона горы. В этом случае постоянный отток минеральных веществ из экосистемы компенсируется их притоком. Еще более разомкнуты круговороты веществ в экосистемах, создаваемых человеком. Так, из сельскохозяйственной экосистемы происходит постоянный вынос вещества с урожаем и при эрозии почв. Вещества, поступающие в городские экосистемы практически не возвращаются в окружающую среду и аккумулируются на их территории.

Следует специально остановиться на соотношении понятий «экосистема», «биогеоценоз», «ландшафт», «геосистема». Они имеют «параллельное хождение» в науке и их объем перекрывается. Понятие «биогеоценоз» в 1942 г. было предложено В.Н. Сукачевым первоначально в противовес понятию «экосистема», которое в соответствии с менталитетом науки этого времени считалось буржуазным. Однако со временем стало очевидно, что понятие «биогеоценоз» не может заменить понятие «экосистема». Если экосистема – понятие безранговое, то биогеоценоз имеет определенный ранг: это однородный участок наземной (но не водной!) экосистемы, границы которого проведены по границам фитоценоза (однородного на глаз сообщества растений), выступающего в роли маркера этой единицы.

Географический ландшафт также соответствует экосистеме определенного ранга – достаточно крупному однородному географическому единству (с одним типом рельефа и климата, закономерным сочетанием почв и растительности), в пределах которого выделяются более дробные экосистемные единицы – урочища («подландшафты») и фации (соответствуют биогеоценозам).

Некоторые географы выделяют в масштабе ландшафтов «геосистемы». В этом термине нет необходимости, так как они являются синонимом ранее предложенного термина «экосистема». Определенным рангом экосистемы является и широко используемое в отечественной географии понятие «природно-территориальный комплекс» (ПТК).

### **Контрольные вопросы**

1. Что отличает экосистемный подход в экологии от популяционного?
2. Расскажите об узкой и широкой трактовках понятия «экосистема».
3. Каково соотношение объемов понятий «экосистема», «биогеоценоз», «географический ландшафт», «урочище», «фация», «ПТК»?

#### **12.1.1. Функциональные блоки экосистемы**

Несмотря на то, что в составе экосистемы могут быть тысячи видов, по функциональной роли эти виды можно объединить в ограниченное число функциональных типов – продуцентов, кон-



сументов и редуцентов, которые различал еще А. Лавуазье (без использования этих терминов). Эти типы хрестоматийны, и потому ограничимся их краткой характеристикой.

**Продуценты** – это автотрофы, т.е. организмы, синтезирующие органические вещества из неорганического углерода.

Продуценты-*фотоавтотрофы* – растения. Кроме того, в экстремальных наземных местообитаниях (обнажения скал) и в океане важную роль играют также цианобактерии. Фотоавтотрофы используют солнечную энергию и осуществляют фотосинтез из углекислого газа и воды с выделением кислорода. В состав этой разнообразной группы организмов входят гиганты, подобные секвойе и эвкалипту, и микроскопические планктонные водоросли, являющиеся основными продуцентами водных экосистем. Цианобактерии способны, кроме того, фиксировать атмосферный азот. Существуют и продуценты-фотоавтотрофы, которые осуществляют фотосинтез без выделения кислорода (пурпурные бактерии), однако их общий вклад в биологическую продукцию экосистем невелик.

Продуценты-*хемоавтотрофы* (серобактерии, метанобактерии, железобактерии, бактерии-нитрификаторы и др.) для синтеза органических веществ используют химическую энергию окисления неорганических соединений. Эти организмы являются продуцентами экосистем в гидротермальных оазисах рифтовых зон океана (см. 13.1.5) и в экосистемах подземных вод (на глубине до 3-5 км), где играют важную роль в биогеохимическом преобразовании земной коры. К этой же группе относятся почвенные бактерии-нитрификаторы, которые окисляют аммоний и нитриты.

**Консументы** – это организмы, которые потребляют готовое органическое вещество в живом или мертвом состоянии. Этот блок включает следующие функциональные группы.

*Фитофаги* – растительноядные организмы. Эта разнообразная группа в наземных экосистемах включает самые разные таксоны – от насекомых (например, термитов, которые являются основными фитофагами в тропических лесах) до крупных млекопитающих, подобных лосю, жирафу, бегемоту и слону. В водных экосистемах основными фитофагами являются мелкие организмы зоопланктона (так называемый растительноядный планктон).

*Зоофаги* – хищники. Как и фитофаги, зоофаги варьируют от крупных (лев, волк) до микроскопических (рачки плотоядного

зоопланктона). Хищники разделяются на типичных хищников, которые убивают жертву (например, волк или сокол), и хищников с пастбищным типом питания, которые, не убивая жертву, используют ее длительное время (например, оводы, слепни).

*Паразиты* – организмы, длительное время живущие внутри или на теле другого организма – хозяина и питающиеся за его счет (см. 6.3.3).

*Симбиотрофы* – микроорганизмы (грибы, бактерии, простейшие), которые связаны отношениями мутуализма, т.е. взаимовыгодного сотрудничества с растениями или животными. Примеры симбиотрофов - грибы микоризы, клубеньковые бактерии бобовых, бактерии и простейшие пищеварительного тракта млекопитающих, включая человека. Они питаются прижизненными выделениями организмов (у растений) или участвуют в пищеварении (у животных).

*Детритофаги* – это животные, питающиеся детритом (мертвыми тканями растений и животных или экскрементами). Разнообразие этих организмов было рассмотрено в разд. 6.5.

*Редуценты* (деструкторы) – это бактерии и грибы, которые в ходе жизнедеятельности превращают органические остатки в неорганические вещества, обеспечивая возвращение содержащихся в них элементов в почвенный раствор или в воду (в водных экосистемах), откуда они повторно потребляются растениями. Благодаря редуцентам в атмосферу возвращается большая часть углекислого газа, потребленного в процессе фотосинтеза, а также образуется метан при анаэобном разложении органического вещества в условиях повышенной влажности.

Разделение организмов, питающихся мертвым органическим веществом (*сапротрофов*), на детритофагов и редуцентов условно. Животные-детритофаги, размельчая органические остатки, облегчают «работу» редуцентов и тем самым участвуют в процессе разложения органического вещества. Наконец, любой детритофаг является еще и «хищником», поскольку, по словам М.Бигона, «питается сухим печеньем, намазанным арахисовым маслом» (потребляет мертвое органическое вещество вместе с поселившимися на нем живыми бактериями). Тем не менее эти организмы играют разную функциональную роль: детритофаги, питающиеся детритом, передают энергию поедающим их хищни-

кам, а редуценты разрушают детрит до простых соединений, которые используются продуцентами-растениями.

### Контрольные вопросы

1. Охарактеризуйте основные функциональные типы организмов, входящих в состав экосистемы.
2. Расскажите о разнообразии консументов.
3. Чем отличаются типичные хищники от хищников с пастбищным типом питания?
3. В чем заключается условность разделения детритофагов и редуцентов, детритофагов и хищников?

#### 12.1.2. Детрит в экосистеме

*Детрит* – мертвое органическое вещество в экосистеме, временно исключенное из биологического круговорота элементов питания. Время сохранения детрита может быть коротким (трупы и экскременты животных в теплом климате перерабатываются личинками мух за несколько дней, листья в лесу – за несколько месяцев, стволы деревьев – за несколько лет) или очень долгим (гумус, сапрпель, торф).

Детрит – запасник питательных веществ в экосистеме, необходимая составляющая ее нормального функционирования. Как уже отмечалось, существуют специальные организмы – детритофаги, которые питаются детритом.

Рассмотрим основные виды детрита.

*Гумус* – темноокрашенное органическое вещество почвы, которое образуется в результате биохимического разложения растительных и отчасти животных остатков и накапливается в верхнем (гумусовом) почвенном горизонте. Гумус – основа плодородия почвы. Большая часть гумуса (85-90%) представлена собственно гумусовыми веществами – гумином, фульвокислотами, гуминовыми кислотами и др., остальное – менее разложившимися растительными и животными остатками. Содержание углерода в гумусе составляет около 50%. Количество гумуса поддерживается двумя противоположно направленными микробиологическими процессами – гумификацией (анаэробный процесс превращения остатков растений в гумус) и минерализацией (аэробный процесс разрушения гумуса до простых органических и минеральных со-

единений, которые поступают в почвенный раствор). В почвах естественных экосистем эти процессы находятся в равновесии, и содержание гумуса в почве поддерживается постоянным. Большой вклад в изучение процесса гумификации и минерализации внес крупный русский микробиолог С.Н. Виноградский.

При вмешательстве человека (например, при вспашке почвы) процессы минерализации начинают преобладать, что ведет к уменьшению содержания гумуса и соответственно снижению плодородия почвы. Кроме того, в результате дегумификации в атмосферу поступает диоксид углерода, который вносит существенный вклад в усиление парникового эффекта (см. 16.3.2).

Разные типы почв отличаются содержанием гумуса и мощностью гумусового горизонта. Наиболее богаты гумусом черноземы, его содержание в этих почвах может достигать 10% (в прошлом в отдельных районах России и Украины оно достигало 16%), а мощность гумусового горизонта – 1 м. Наиболее бедны гумусом подзолистые и каштановые почвы. Мощность гумусового горизонта у них составляет 5–15 см, а содержание гумуса – от 1 до 2%. Переходное положение между подзолистыми почвами и черноземами занимают серые лесные почвы, а между черноземами и каштановыми – темнокаштановые. В расположенных южнее каштановых бурых пустынных почвах содержание гумуса составляет менее 1%. Очень богаты гумусом почвы влажных местообитаний – луговые и влажнолуговые.

В разных типах почв гумус различается по подвижности: наиболее трудно минерализуется гумус черноземов (В.В. Докучаев назвал за это чернозем «скупым рыцарем»), а наиболее легко – в почвах тропических влажных лесов. Запас гумуса в тропических почвах невелик (мощность гумусового горизонта составляет несколько сантиметров, а содержание гумуса в нем – не более 4%), тем не менее, за счет быстрого круговорота веществ эти экосистемы дают высокую биологическую продукцию (см. 12.2.3).

*Лесная подстилка* – слой детрита на поверхности лесной почвы, образованный в основном опавшими листьями и веточками деревьев. Подстилка играет важную роль в жизни лесной экосистемы. В подстилке сконцентрировано значительное число видов-детритофагов, а также редуцентов, представленных в основном грибами. Подстилка впитывает влагу дождей и тающего сне-

га, что уменьшает поверхностный сток воды, а в горных лесах снижает вероятность развития эрозии почвы. Подстилка играет роль фильтра, который задерживает вещества, содержащиеся в воде (остатки удобрений, пестицидов, тяжелые металлы и т.д.). По этой причине вода лесных родников всегда достаточно чистая. По своей роли в экосистеме к лесной подстилке близка *ветошь* – сухие побеги растений в степи (степной войлок).

Отношение массы лесной подстилки (или ветоши в травяных сообществах) к годовому опадению листьев и веток служит показателем скорости разложения детрита. Чем выше этот индекс, тем ниже интенсивность круговорота веществ. Запас опада (т/га) и индекс скорости его разложения (годы) составляют: в тундрах – 44 (50), в тайге – 14 (10–17), в широколиственных лесах 14 (3–4), в степи – 3 (2), в саванне – 3 (1), во влажных тропических лесах – 3 (0,1).

*Торф* – это слабо разложившиеся растительные остатки, которые накапливаются в болотной экосистеме. Под микроскопом нетрудно идентифицировать остатки растений по видам, сформировавшим торф. Болота различных типов формируют торф разной степени богатства минеральными и органическими веществами. Наиболее богат минеральными веществами торф низинных болот, наименее – верховых.

*Сапропель* (донные осадки) – отложения на дне континентальных водоемов, которые состоят из органических остатков, смешанных с минеральными осадками. В отличие от гумуса, который постоянно участвует в круговороте веществ в экосистеме, донные осадки – достаточно консервативное образование, в круговороте участвует лишь самая верхняя их часть (слой толщиной не более 5 см), а весь остальной детрит практически исключается из круговорота. Это, кстати, объясняет феномен самоочищения водоемов: загрязняющиеся вещества, попав на дно с умершим планктоном, захораниваются в сапропеле и не вовлекаются в круговорот. Значительное накопление органического вещества на дне озер происходит только там, где создается анаэробная зона, в которой бактерии расходуют весь кислород и скорость минерализации органического вещества резко снижается. Дефицит кислорода и накопление органики в сапропеле тем выше, чем продуктивнее экосистема (см. 13.1.2).

На дне водохранилищ (Куйбышевское, Волгоградское, Цимлянское и др.), интенсивно загрязняемых городами и промыш-

ленными предприятиями, «законсервированы» огромные массы токсичных осадков, что, кстати, служит основным аргументом против ликвидации этих водохранилищ.

### Контрольные вопросы

1. Какую роль играет детрит в экосистеме?
2. Перечислите основные формы детрита.
3. Как меняется содержание гумуса в разных почвах?
4. Какую функциональную роль в лесной экосистеме выполняет подстилка?
5. Какие факторы способствуют накоплению донных осадков?

### 12.1.3. Классификация экосистем

При широком объеме понятия «экосистема» оно становится родовым, в рамках которого устанавливается несколько видов (типов) экосистем, различающихся по источнику энергии и функциональной структуре, а также по вкладу в их организацию человека (табл. 17).

Таблица 17

Классификация экосистем

Типы по источнику энергии		Типы по влиянию человека	
		естественные	Антропогенные
Авто-трофные	Фотоавтотрофные	Тундры, болота, степи, леса, луга, озера, моря и др.	Агроэкосистемы, лесные культуры, морские «огороды» и др.
	Хемоавтотрофные	Экосистемы подземных вод и рифтовых зон в океане	—
Гетеротрофные		Экосистемы океанических глубин, высокогорных ледников, темных пещер, муравейников	Города и промышленные предприятия, экосистемы биологических очистных сооружений, рыборазводные пруды, культура дождевого червя, плантации шампиньонов и др.

По типу обеспечения энергией и источнику углерода экосистемы разделяются на *автотрофные* и *гетеротрофные*. В состав автотрофных экосистем входят продуценты, которые обеспечивают веществом и энергией гетеротрофную биоту экосистемы. В составе гетеротрофных экосистем продуцентов нет, или они играют незначительную роль, и органические вещества поступают в них извне. Таким образом, существование гетеротрофных экосистем всегда зависит от деятельности автотрофных экосистем, поскольку иного органического вещества, кроме как произведенного организмами автотрофных экосистем, нет. Это органическое вещество может быть детритом, представляющим биологическую продукцию не только современных экосистем, но и экосистем, которые существовали в далеком прошлом (каменный уголь).

Впрочем, это разделение довольно условно. Существуют автотрофно-гетеротрофные экосистемы, в которых сочетаются продуценты и детритофаги, питающиеся «импортным» органическим веществом (см. 13.1.4).

Разделение экосистем на *естественные* и *искусственные (антропогенные)*, создаваемые человеком, также относительно. Например, интенсивно используемое пастбище является одновременно естественным и искусственным: устойчивые к выпасу виды были отобраны из естественной луговой или степной экосистемы, но под влиянием хозяйственной деятельности человека. Человек влияет даже на заповедные экосистемы, получающие свою долю кислотных дождей и других загрязняющих веществ, которые переносятся в атмосфере на большие расстояния. Тем не менее, принято считать естественными экосистемами те, в которых вклад естественных факторов, определяющих их состав, выше, чем влияние человека.

### Контрольные вопросы

1. Разъясните содержание основного подхода для классификации экосистем по источнику энергии и роли человека.
2. Приведите примеры экосистем, которые представляют переход от естественной к антропогенной экосистеме.
3. Приведите примеры естественных гетеротрофных экосистем.
4. Охарактеризуйте разнообразие антропогенных экосистем.
5. Приведите примеры экосистем, которые представляют переход от автотрофной к гетеротрофной.

## 12.2. Процессы в экосистеме

Основной закон функционирования экосистем может быть сформулирован так: однократное использование энергии, которая протекает через экосистему и постепенно рассеивается в процессе выполнения «работы», и многократное использование веществ, совершающих круговорот. Однако, если первая часть этого «закона» носит всеобщий характер, то вторая – распространяется только на естественные экосистемы. В экосистемах, созданных человеком, круговорот либо отсутствует полностью, либо ослаблен. Тем не менее, его усиление является главной задачей управления антропогенными экосистемами.

### 12.2.1. Энергия в экосистеме. Пищевые цепи и пищевые сети

Физики определяют энергию как способность производить работу или теплообмен между двумя объектами, обладающими разной температурой. Энергия – основа «работы» любой экосистемы, в которой происходят синтез и многократные преобразования веществ.

Основным источником энергии является Солнце. Даже гетеротрофные экосистемы используют солнечную энергию, хотя и через посредников, в роли которых выступают автотрофные экосистемы, поставляющие органические вещества. Ю. Одум даже определил экологию как науку, которая «...изучает связь между светом и экологическими системами и способы превращения энергии внутри экосистемы» (1986, с. 106).

Поток солнечной энергии постоянно протекает через фотоавтотрофные организмы, причем, при передаче энергии от одного организма к другому в пищевых цепях происходит ее рассеивание в виде тепла. Из поступающей на Землю энергии Солнца экосистемой усваивается не более 2%, чаще – 0,5-1% (в экспериментальных культурах морских планктонных водорослей удалось достичь уровня фиксации солнечной энергии 3,5%). Большая часть энергии используется на транспирацию, отражается листьями, идет на нагревание атмосферы, воды и почвы.

Последовательность организмов, в которой каждый предыдущий организм служит пищей последующему, называется *пищевой цепью*. Каждое звено такой цепи представляет *трофический уровень* (растения, фитофаги, хищники I порядка, хищники II порядка и т.д.).



Различают два типа пищевых цепей: *пастбищные (автотрофные)*, в которых в качестве первого звена выступают растения (трава – корова – человек; трава – заяц – лисица; фитопланктон – зоопланктон – окунь – щука и др.), и *детритные (гетеротрофные)*, в которых первое звено представлено мертвым органическим веществом, служащим пищей детритофагам (опавший лист – дождевой червь – скворец – сокол). Количество звеньев в пищевых цепях может быть от одного–двух до пяти–шести. Пищевые цепи в водных экосистемах, как правило, более длинные, чем в наземных, соответственно максимальное число трофических уровней – 6 и 4. Примеры пищевых цепей приведены в табл. 18.

Таблица 18

Примеры пищевых цепей

Тип пищевой цепи	Трофический уровень					
	I	II	III	IV	V	VI
Пастбищная	Естественные экосистемы					
	растение	заяц	лисица	беркут		
	фитопланктон (водоросли, цианобактерии)	растительный зоопланктон (ветвистоусые рачки, коловратки)	плотоядный зоопланктон (циклопы)	плотва	окунь	щука
	Сельскохозяйственные экосистемы					
	пшеница	корова	человек			
	пшеница	человек				
Детритная	детрит	дождевой червь	скворец	сокол		
	детрит	термит	муравей			

Поскольку большинство организмов имеет широкую диету (т.е. могут использовать в пищу организмы разных видов), то в

реальных экосистемах функционируют не пищевые цепи, а *пищевые сети*. К примеру, тли поедаются личинками и жуками божьих коровок, пауками, личинками мух-сирфид и даже насекомоядными птицами. Дуб является пищей для сотен членистоногих, нематод, паразитических грибов и т.д. Его желудями питаются птицы и мелкие млекопитающие. Хищники могут от преследования особей одной популяции при ее истощении переключаться на поедание организмов из популяций других видов. Так, исследования энтомологов показали, что число специализированных фитофагов (причем не только в умеренной полосе, но и в тропических лесах) сравнительно невелико и преобладают насекомые с широкой диетой. Это не исключает наличия некоторого количества монофагов, специализированных на поедании лишь отдельных органов (завязей, плодов, листьев и др.) растений одного вида. Формирование пищевых сетей – один из важных факторов повышения устойчивости экосистем.

Таким образом пищевая цепь – это упрощенное выражение трофических отношений в экосистеме.

Эффективность передачи энергии по пищевой цепи зависит от двух показателей:

1) полноты выедания (доли организмов предшествующего трофического уровня, которые были съедены живыми);

2) эффективности усвоения энергии (удельной доли энергии, которая перешла на следующий трофический уровень в пересчете на каждую единицу съеденной биомассы).

Полнота выедания и эффективность усвоения энергии возрастают с повышением трофического уровня и меняются в зависимости от типа экосистемы. Так, в лесной экосистеме фитофаги потребляют менее 10% продукции растений (остальное достается детритофагам), а в степи – до 30%. В водных экосистемах выедание фитопланктона растительноядным зоопланктоном еще выше – до 40%. Этим объясняются основные краски Земли на космических снимках: леса зеленые именно потому, что фитофаги съедают мало фитомассы, а океан голубой, оттого что фитофаги выедают достаточно много фитопланктона.

С повышением трофического уровня полнота выедания еще более возрастает, хищники высших порядков выедают до 90% своих жертв, поэтому доля животных, которым удастся дожить

до естественной смерти, очень невелика. В водных экосистемах, к примеру, в детрит переходит 100% биомассы хищных рыб (их есть некому, и плотность популяции контролируют только паразиты), но лишь 1/4 часть биомассы планктоноядных рыб, которые умерли «своей смертью». Этот детрит опускается на дно. Часть его поедается детритофагами бентоса, а остальная – попадает в донные осадки (сапропель). Доля детрита, поступающего в осадки, тем больше, чем выше продуктивность водной экосистемы.

При оценке коэффициента усвоения энергии в пищевых цепях часто использовали «число Линдемана»: с одного трофического уровня на другой в среднем передается 10% энергии, а 90% – рассеивается. Однако это «число» чрезмерно упрощает и даже искажает реальную картину. «Закон 10%» действует только при переходе энергии с первого трофического уровня на второй, и то не во всех случаях. Эффективность усвоения энергии в следующих звеньях пищевой цепи – от фитофагов к зоофагам или к хищникам высших порядков – может достигать 60%.

В состав пищевой сети могут входить пищевые цепи разной длины, с разной скоростью протекания через них энергии и с разной эффективностью ее передачи. Именно такая сложная организация пищевой сети позволяет экосистеме адаптироваться к изменениям внешних условий. В лесной экосистеме, к примеру, в годы массового развития непарного шелкопряда резко возрастает интенсивность протекания энергии по пищевым цепям «лист – гусеница – энтомофаг» и «растения напочвенного покрова – фитофаги – энтомофаги», так как улучшаются условия освещения в результате осветления полога и условия минерального питания за счет обильных экскрементов гусениц.

Высокой эффективностью усвоения энергии в «плотоядных» звеньях пищевых цепей объясняется сравнительно небольшое количество экскрементов хищников и ограниченность состава сапротрофов (редуцентов, копрофагов), питающихся ими. Основная фауна копрофагов связана с экскрементами растительноядных животных.

Одна из главных причин «утечки» энергии из пищевой цепи – траты на дыхание, которые могут быть больше, чем энергетические затраты на увеличение массы самого организма. При этом соотношение затрат на дыхание и формирование биомассы зави-

сит от возраста организма. По этой причине «аппетит» животных с возрастом снижается. Так, мальки карпов весом меньше 15 г съедают ежедневно корм, вес которого составляет 1/4 их собственного веса. У более крупных особей с весом от 150 до 450 г дневной рацион пищи составляет уже не более 1/10 массы тела, а у больших рыб с весом более 1 кг – только 1/16. Знание этой закономерности – молодые животные много едят и быстро прибавляют в весе, а старые едят меньше, но их привесы резко снижаются – используется при расчете кормовых рационов для скота и определения возраста его забоя.

В итоге в пищевой цепи на каждом следующем трофическом уровне относительное количество передаваемой энергии возрастает, так как одновременно увеличивается и потребление живой биомассы, и ее усвоение.

Прохождение энергии по пищевым цепям подчиняется действию первого и второго законов термодинамики.

*Первый закон (сохранения энергии)* – о сохранении ее количества при переходе из одной формы в другую. Энергия не может появиться в экосистеме сама собой, она поступает в нее извне с солнечным светом или вследствие химических реакций и усваивается продуцентами. Далее она будет частично использована консументами и симбиотрофами, «обслуживающими» растения, частично – редуцентами, которые разлагают мертвые части растений, и частично – затрачена на дыхание. Если суммировать все эти фракции расхода энергии, усвоенной растениями в фотоавтотрофной экосистеме, то сумма будет равна той потенциальной энергии, которая накоплена при фотосинтезе.

*Второй закон – о неизбежности рассеивания энергии* (т.е. снижения ее «качества») при переходе из одной формы в другую. В соответствии с этим законом энергия теряется при дыхании организмов и вследствие расходов на поддержание жизнедеятельности симбиотрофов, а также при передаче ее по пищевым цепям.

На рис. 22 показана обобщенная схема протекания энергии через экосистему. Вся энергия, поступающая в экосистему и фиксирующаяся в процессе фотосинтеза, постепенно рассеивается при дыхании продуцентов и консументов разных уровней и жизнедеятельности редуцентов.

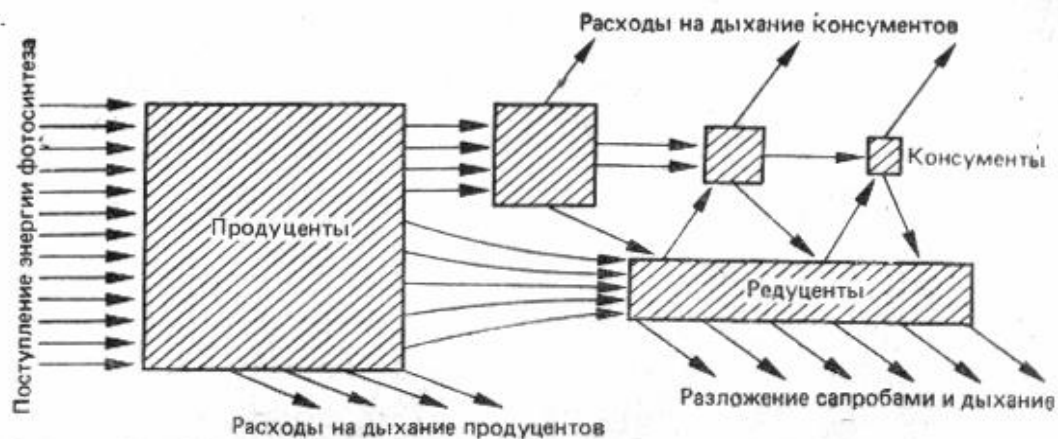


Рис. 22. Схема потока энергии в экосистеме (по Уиттекеру, 1980)

### Контрольные вопросы

1. Что такое энергия?
2. Какое количество солнечной энергии может усвоить экосистема?
3. Что такое пищевая цепь?
4. Что такое трофический уровень?
5. Приведите примеры пастбищных и детритных пищевых цепей.
6. Из какого числа звеньев состоят пищевые цепи в наземных и водных экосистемах?
7. Чем отличаются понятия «пищевая цепь» и «пищевая сеть»?
8. В каких пределах меняется полнота выедания организмов на разных трофических уровнях и в разных экосистемах?
9. Как меняется эффективность усвоения энергии организмами с повышением их трофического уровня?
10. Проиллюстрируйте действие законов термодинамики при «работе» экосистемы.

### 12.2.2. Круговорот веществ в экосистеме

Энергия в соответствии с законами термодинамики используется в экосистеме однократно и рассеивается в процессе прохождения по пищевым цепям. Вещества в соответствии с законом сохранения веществ используются многократно и совершают круговороты (рис. 23).



**Рис. 23. Участие разных функциональных групп в круговороте веществ фотоавтотрофной экосистемы**

В естественных экосистемах круговороты равновесные: вещества, используемые организмами, после разложения их редуцентами возвращаются в окружающую среду и вновь используются. Если происходит естественный отток вещества из экосистемы (экосистемы рек, экосистемы на склонах, из которых вымываются минеральные вещества), то он компенсируется поступлением новых веществ. Они приносятся потками воды, поступают в почву при выщелачивании материнских пород и т.д.

Круговорот органического вещества в биосфере происходит в среднем за 4 года. В разных экосистемах этот показатель сильно различается: в водных экосистемах круговорот происходит в 1000–2000 раз быстрее, чем в лесу. Интенсивность круговоротов в естественных наземных экосистемах зависит от их продуктивности. Она максимальная в тропических лесах и минимальная в пустынях. Круговорот веществ замедляется при накоплении детрита.

Разнообразие круговоротов веществ в наземных экосистемах посвящена монография Н.А. Базилевич и А.А. Титляновой «Биотический круговорот на пяти континентах: азот и зольные эле-

менты в природных наземных экосистемах» (2008). Эта монография является уникальной сводкой о круговоротах веществ в наземных экосистемах. Принципы анализа круговоротов веществ хорошо раскрывает две приведенные ниже цитаты.

«Биотический круговорот в целом – это циклы отдельных элементов, связанные между собой количественными отношениями. Ведущим является цикл органического углерода, который приводит в движение все остальные циклы. Связь между циклами углерода, азота и зольных элементов заключается прежде всего в том, что для построения единицы чистой продукции требуется определенное (и разное для различных растений) количество N, P, K, S и других зольных элементов. Недосток любого из перечисленных элементов может ограничивать уровень *NPP* (чистой первичной биологической продукции, Б.М. и Л.Н.) и являться лимитирующим фактором продукционного процесса» (с. 15).

«В экосистемах, абсолютно разных по своему флористическому составу и фитоценотической структуре, элементы питания циркулируют по одинаковым путям, подчиняясь определенным закономерностям. Небольшое число обменных процессов, тождественных по механизмам во всех наземных экосистемах, где первичными продуцентами являются автотрофы, но идущих с разными скоростями, формируют биотический круговорот в экосистемах и с плодородными почвами и с безгумусными субстратами, и с большим и с малым количеством синузий, и одноярусных и многоярусных, и богатых и бедных видами. Универсальность функций и разнообразие форм создают всю палитру биомов и типов экосистем в биосфере» (с. 354).

В антропогенных экосистемах круговороты веществ неравновесные. Так, в агрэкосистемах происходит постоянный отток веществ с урожаем, животноводческой продукцией, вследствие эрозии почв и вымывания элементов питания с пашни. В результате этого происходит снижение плодородия почв. В городских экосистемах, напротив, поступление веществ во много раз (примерно в 10 раз) превышает их отток, в результате чего происходит аккумуляция твердых веществ.

## Контрольные вопросы

1. Какие функциональные группы видов участвуют в круговороте веществ?
2. Чем обеспечивается равновесность круговоротов веществ в естественных экосистемах?
3. В чем состоят особенности круговоротов веществ в антропогенных (сельскохозяйственных и городских) экосистемах?

### 12.2.3. Биологическая продукция и запас биомассы

Биологическая продукция – скорость накопления биомассы в экосистеме, отражающая способность организмов в процессе своей жизнедеятельности производить органическое вещество. Биологическая продукция измеряется количеством органического вещества, создаваемого за единицу времени на единицу площади (т/га/год, кг/м<sup>2</sup>/год, г/м<sup>2</sup>/день и т.д.).

Различают *первичную* (ПБП, создаваемую растениями и другими автотрофами) и *вторичную* (ВБП, создаваемую гетеротрофами) биологическую продукцию (рис. 24). В составе первичной продукции различается *валовая* (ВПБП) – общая продукция фотосинтеза и *чистая* (ЧПБП) – «прибыль», которая остается в растениях после затрат на дыхание и выделение органического вещества из корней в почву (эти вещества используются симбиотрофами) и водорослями фитопланктона в воду (эти вещества усваиваются бактериями).

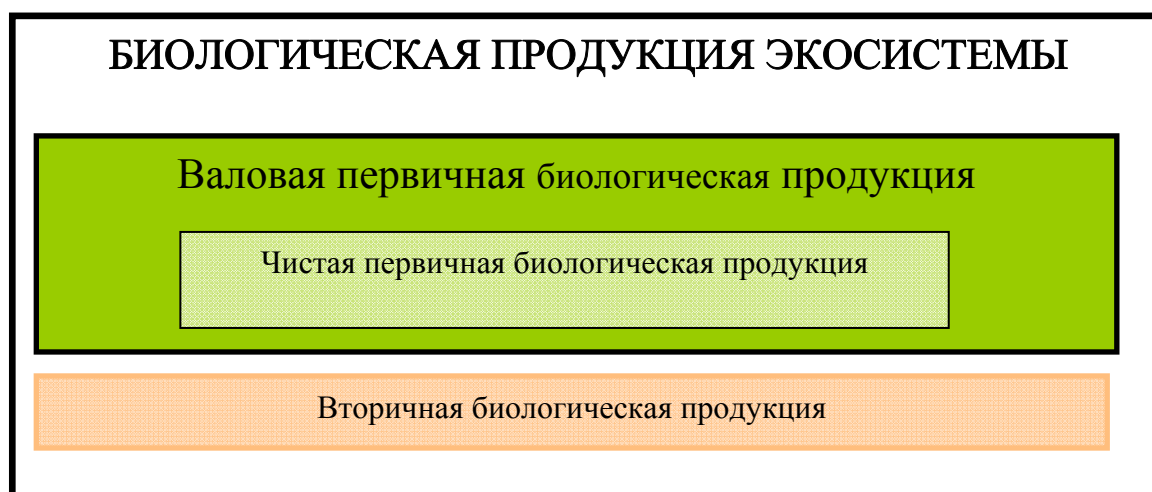


Рис. 24. Структура биологической продукции экосистемы.



Соотношение величин ВПБП и ЧПБП зависит от условий среды и типа экосистемы, тем не менее в среднем оно составляет 2:1 (чистая продукция составляет 50% от валовой).

Р. Уиттекер (1980) по первичной биологической продукции (в сухом веществе) разделяет экосистемы на четыре класса:

1) очень высокая (свыше 2 кг/м<sup>2</sup>/год). Такая продукция характерна для влажных тропических лесов, плавней – высоких и густых зарослей тростника в дельтах Волги, Дона и Урала;

2) высокая (1–2 кг/м<sup>2</sup>/год). Это липово-дубовые леса, прибрежные заросли рогоза или тростника на озере, посевы кукурузы и многолетних трав, если производится орошение и внесение минеральных удобрений;

3) умеренная (0,25–1 кг/м<sup>2</sup>/год). Преобладающая часть сельскохозяйственных посевов, сосновые и березовые леса, сенокосные луга и степи, заросшие водными растениями озера, «морские луга» из водорослей;

4) низкая (менее 0,25 кг/м<sup>2</sup>/год). Это пустыни жаркого климата, арктические пустыни островов Северного Ледовитого океана, тундры, полупустыни Прикаспия, вытопанные скотом степные пастбища с низким и редким травостоем, каменистые степи. Такую же низкую продукцию имеет большинство морских экосистем зоны пелагиали (см. разд. 13.1.2).

Средняя биологическая продукция экосистем Земли не превышает 0,3 кг/м<sup>2</sup>/год, так как на планете преобладают низкопродуктивные экосистемы пустынь и океанов.

*Биомасса* – это запас (количество) живого органического вещества (растений, животных, грибов, бактерий), «капитал» экосистемы, который разделяется на фитомассу (массу растений), зоомассу (массу животных), микробную массу. Средняя величина биомассы на единице поверхности суши составляет 0,5 кг/га.

Основной химический элемент в биомассе – углерод, 1 г органического углерода соответствует в среднем 2,4 г сухой биомассы. В биомассе на 100 частей углерода приходится 15 частей азота и 1 часть фосфора. Однако соотношения углерода и азота различаются в биомассе животных и растений, чем и объясняется их разное качество как пищевого ресурса (см. 2.2.1).

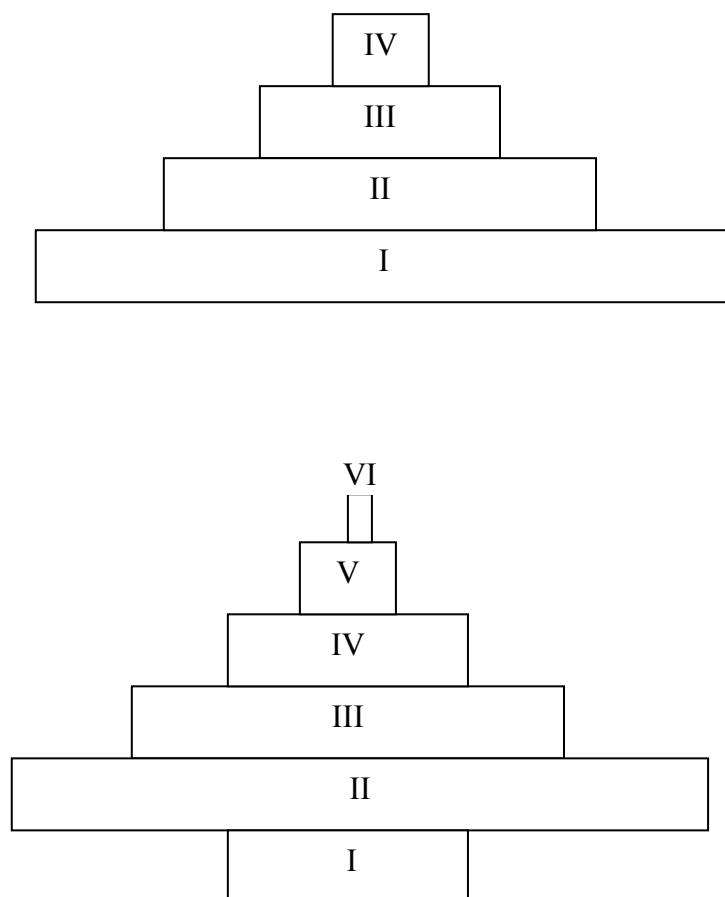
Кроме углерода, азота и фосфора в биомассе содержится много кислорода, водорода и серы. (Вспомните слово «CHNOPS», см. 2.2.1).

Поскольку длительность жизни разных организмов различна, то биомасса может быть больше годичной продукции (в лесах – в 50 раз, в степи – в 3-5 раз), равна ей (в сообществах культурных однолетних растений) или меньше (в водных экосистемах, где преобладают короткоживущие организмы планктона, дающие несколько поколений за год).

Обычно биомасса растений больше биомассы животных, хотя из этого правила есть исключения. Например, в водоемах масса зоопланктона может быть больше массы фитопланктона, так как жизнь водорослей фитопланктона менее продолжительна, чем жизнь организмов зоопланктона (за время жизни планктонного рачка может смениться до 4 поколений водорослей).

Крупный лимнолог (исследователь экосистем озер) Г.Г. Винберг рассчитал поток энергии в экосистеме эвтрофного (т.е. с большим количеством элементов минерального питания в воде) озера. Он определил соотношение продукции (П) и биомассы (Б) для всех основных участников «эстафеты энергии» в этих экосистемах. У бактериопланктона соотношение П/Б составляет 61, фитопланктона – 22, фильтраторов зоопланктона – 20, плотоядного зоопланктона – 9, организмов бентоса – 3, крупных моллюсков, таких, как перловица, – 0,3, рыб – 0,3–0,4.

Соотношения величин биологической продукции, биомассы и численности организмов разных трофических уровней отражаются *экологическими пирамидами*. Экологические пирамиды биологической продукции любых экосистем и биомассы наземных экосистем всегда имеют широкое основание и сужаются с повышением трофического уровня. Пирамиды биомассы водных экосистем могут иметь форму юлы (рис. 25): максимальная биомасса сосредоточена в среднем трофическом уровне зоопланктона, организмы которого живут дольше, чем одноклеточные водоросли фитопланктона. На высших уровнях нектона (рыб) также происходит снижение биомассы.



**Рис. 25. Экологические пирамиды биомассы наземной (сверху) и водной (снизу) экосистем.**

В структуре биомассы различают биомассу надземной и подземной частей экосистемы. В большинстве экосистем подземная биомасса растений превышает надземную, причем у луговых сообществ в 3–10 раз, в степных в 5–7, в пустынных в 20–100 раз. Исключение составляют леса, где надземная биомасса значительно превышает подземную. В агроценозах надземная и подземная биомасса могут быть примерно равными, а в лесах надземная биомасса превышает подземную. Подземная биомасса животных всегда во много раз больше, чем надземная.

### **Контрольные вопросы**

1. Что такое первичная и вторичная биологическая продукция?
2. Как различается величина первичной и вторичной биологической продукции в разных экосистемах?
3. В каких пределах меняется биологическая продукция разных экосистем?

4. Какова средняя величина биологической продукции экосистем Земли?
5. Сравните понятия «биологическая продукция» и «биомасса».
6. Как меняется соотношение биологической продукции и биомассы в разных экосистемах?
7. Каков усредненный химический состав биомассы планеты?
8. Что такое экологическая пирамида? Какие варианты экологических пирамид Вы знаете?
9. Сравните экологические пирамиды наземной и водной экосистемы.
10. С какой скоростью происходит круговорот биомассы в разных экосистемах?

### 12.3. Функциональная роль биоты экосистемы

Экосистема – это в первую очередь явление функциональное, которое оценивается по интенсивности потока энергии, протекающей через нее, характеру круговоротов веществ, величине биологической продукции (первичной и вторичной) и накопленной биомассы. Важнейшую роль в функционировании экосистемы играет биота – ее живое население.

#### 12.3.1. Состав биоты (биоразнообразие) экосистемы

Биота большинства экосистем имеет сложный состав, представленный большим числом разных таксонов. К примеру, биота наземных экосистем включает растения (низшие и высшие), огромное разнообразие видов животных, грибов и бактерий. Это разнообразие в принципе можно учесть, но никто никогда этого не делал. Чтобы осуществить полный учет биоты только одной экосистемы, потребуется участие в работе нескольких десятков специалистов по разным таксонам растений (мхов, споровых сосудистых, голосеменных, цветковых), грибов, лишайников, животных (разные группы простейших, насекомых, птиц, млекопитающих и т.д.), бактерий. Результат работы такой научной команды будет стоить очень дорого, а его научная значимость окажется невысокой (так как будет не более чем иллюстрацией, представляющей всего лишь одну из экосистем). Затраты на изучение многих экосистем для выявления общих закономерностей связи биоразнообразия с условиями среды – нереально высокие.

Биоразнообразие экосистемы часто определяют примерно по числу входящих в нее видов сосудистых растений, т.е. по видовому богатству растительных сообществ. В различных экосистемах число видов гетеротрофов, связанных с одним видом растений, возрастает от нескольких десятков до нескольких сотен. Несмотря на то, что такие «валовые» данные очень приблизительны, принцип «разнообразие порождает разнообразие» является основным для общей количественной оценки биоты экосистем.

Биоразнообразие может определяться по разным группам организмов: насекомых, птиц, почвенных водорослей, почвенных беспозвоночных, мхов, лишайников, сосудистых растений и др. Может оцениваться биоразнообразие групп видов разного трофического уровня. Так, Ю.И. Чернов (2010) показал, что в экосистемах Арктики видовое разнообразие хищников-зоофагов выше, чем фитофагов.

Впрочем, даже вопрос о закономерностях формирования видового богатства растительных сообществ, на основании которого «прикидывают» состав гетеротрофов (консументов и редуцентов) однозначно решить не удастся. Р. Уиттекер (1980) писал о том, что видовое богатство – наиболее трудно прогнозируемая характеристика растительного сообщества.

Основные факторы, которые влияют на видовое богатство разных растительных сообществ и, соответственно, на экосистемы, следующие.

1. Потенциальный запас («пул») видов в данном районе, общее богатство флоры, из состава которой могут отбираться виды для формирования того или иного сообщества.

2. Благоприятность условий для произрастания растений, формирующих фитоценоз («инвайронментальное сито»). Особую роль играет режим переменности лимитирующих факторов среды, в умеренной полосе в первую очередь увлажнения, что повышает видовое богатство. Этим объясняется высокое видовое богатство (более 100 видов растений на 1 м<sup>2</sup>) луговых степей, почвы которых периодически увлажняются и иссушаются.

3. Наличие растения-виолента. При его появлении видовое богатство резко снижается. Пример тому – буковые леса, почти лишённые напочвенного покрова, и бедные видами сообщества тростника в дельтах южных рек (Волга, Дон, Днепр, Урал, Сырдарья и др.).

4. Режим нарушений. Умеренный режим нарушений препятствует усилению виолентов и тем самым способствует повышению видового богатства (гипотеза «высокого видового богатства при умеренных нарушениях»).

5. «Карусели» – мелкомасштабные циклические изменения сообществ, в ходе которых несколько видов со сходной конкурентной способностью поочередно занимают одну и ту же экологическую нишу. «Карусели» наиболее наглядны в лесных сообществах: при выпадении отдельных видов деревьев формируются «окна» со своим специфическим видовым составом. Например, в тайге «окна» зарастают растениями-нянями (ольхой серой, березами, ивами), под пологом которых восстанавливается ель (см. 6.5).

6. «Островной эффект» (степень изоляции экосистемы). На видовое богатство экосистемы влияет соотношение потоков иммигрантов (видов, прибывших в экосистему) и эмигрантов (видов, вытесненных из экосистемы и покинувших ее). Первоначально концепция «островной биогеографии» использовалась только применительно к островам в узком смысле, но со временем как «острова» стали рассматривать любые фрагментированные экосистемы – высокогорья, фрагменты леса в степной зоне, степные участки среди пашни и т.д. Как остров можно рассмотреть любой участок экосистемы, в который внедряются новые виды и из которого вытесняются виды-аборигены. Чем больше площадь «острова» и чем он менее изолирован от других аналогичных экосистем, тем богаче его видовой состав, и выше шанс сохранения новых видов.

7. Время (возраст экосистемы). Для того чтобы в сообществе собрались все виды, которые потенциально могут в нем произрастать, необходимо определенное время. Это универсальный фактор, действующий в любом сообществе, но в разном «биологическом времени».

Длительное время в экологии господствовали представления о том, что видовое богатство тем выше, чем более дифференцированы и плотнее «упакованы» ниши видов в экосистеме (Уиттекер, 1980). Однако, как показало изучение наиболее богатых видами тропических лесов, роль этого фактора невелика: многие виды могут занимать одну нишу и конкурентного исключения не происходит потому, что их конкурентные способности контролируются патогенами (в этих сообществах проявляется модель нейтральности,

см. 7.3). Аналогично повышается биологическое разнообразие луговых сообществ при наличии в их составе полупаразитов (например, видов из рода *Rhinanthus* – погребок), которые сдерживают рост популяций видов с высокой виолентностью.

Все перечисленные факторы формирования видового богатства взаимодействуют, чем и объясняется сложность прогноза видового богатства, о которой писал Р. Уиттекер. Он выделял главные географические широтные и высотные градиенты видового разнообразия, которое нарастает от высоких широт к низким и от высокогорий к равнинам.

В современном мире наблюдается тенденция снижения видового богатства экосистем из-за усиливающегося влияния на них человека. И. Хански (2010) пишет об «ускользающем биоразнообразии». Поэтому существование многих видов находится под угрозой (см. 15.4).

### **Контрольные вопросы**

1. Почему сложно получить данные о полном составе биоты разных экосистем?
2. Как можно примерно оценить биологическое разнообразие экосистемы?
3. Какие факторы влияют на биологическое разнообразие растительных сообществ и экосистем?

#### **12.3.2. Связь биоразнообразия с функциональными параметрами экосистемы**

Для понимания природы экосистем (а также принципов их рационального использования и охраны) важен вопрос о связи биоразнообразия с их функциональными характеристиками. Некоторые экологи (например, Е. Шварц) считают, что все виды в составе экосистемы жестко связаны, и при уничтожении одного из них может сработать «принцип домино», что приведет к разрушению экосистемы. Другие экологи (А.М. Гиляров, Ю.И. Чернов) – придерживаются иной точки зрения. Они убеждены, что число функциональных ролей ограничено и всегда больше, чем число их исполнителей. Все растения, к примеру, являются продуцентами-фототрофами, хотя работают по-разному, так как имеют разные экологические ниши. Однако занимать одну нишу могут несколько видов. Например, ис-

чезновение зубчатого каштана в американских широколиственных лесах (см. 6.3.3) практически не повлияло на функциональные параметры этих экосистем: ниша каштана была занята другими видами широколиственных деревьев, которые вносят такой же вклад в первичную биологическую продукцию, что и каштан. В поймах рек европейской части России исчезнувший вяз заместился другими видами деревьев. Почти любое растение может быть потреблено различными фитофагами, а диета у большинства фитофагов в свою очередь широкая, т.е. они могут питаться разными видами.

Все это в конечном итоге и породило мнение экологов-технократов (особенно американских корнукопианцев, от *cornucopio* – рог изобилия) о том, что число видов избыточно и при потере даже 1/3 биологического разнообразия не произойдет никакой экологической катастрофы. Вопрос о том, избыточно ли биоразнообразие в экосистемах или нет, не имеет однозначного решения, так как разные виды играют в разных экосистемах разную роль. Среди видов могут быть «ключевые», которые незаменимы, т.к. определяют функциональные параметры экосистемы – доминанты, образующие большую биомассу, или «контролеры» популяций этих доминантов (паразиты, фитофаги, хищники, мутуалы). Все прочие виды – «заменимы», их исчезновение и замещение другими видами не сказывается на продуктивности экосистем.

Нет прямой связи между биоразнообразием экосистем и их продуктивностью. В разных экосистемах эти отношения различны: существуют маловидовые высокопродуктивные экосистемы (заросли тростника в дельтах южных рек) и многовидовые низкопродуктивные (альварные луга на карбонатных почвах в Швеции и Эстонии).

Нет прямой связи и между биоразнообразием экосистем и их устойчивостью, т.е. способностью поддерживать и восстанавливать экологическое равновесие при влиянии на экосистему нарушающих факторов. Существуют устойчивые экосистемы из небольшого числа видов и неустойчивые – с большим числом видов. Так, на островах Тихого океана, подверженных частым ураганам, устойчивость экосистем достигается за счет сравнительно небольшого числа видов. В то же время многие экосистемы влажных тропических лесов с высоким биоразнообразием оказываются неустойчивыми и медленно восстанавливаются даже после небольших нарушений.



Все сказанное о возможно существующей в некоторых экосистемах избыточности видов не снимает проблемы охраны биоразнообразия, так как оно обладает «самодостаточной» ценностью (см. 15.3).

### **Контрольные вопросы**

1. Что понимают под избыточностью видового богатства экосистемы?
2. Как связаны биологическое разнообразие и биологическая продукция экосистемы?
3. Как связаны биологическое разнообразие и устойчивость экосистемы?

### **Темы докладов на семинарских занятиях**

1. Разнообразие взглядов на понимание объема экосистемы.
2. Значение детритофагов в жизни экосистемы.
3. Биологическая энергетика экосистем.
4. Факторы, определяющие биологическую продукцию и биомассу экосистем.
5. Почему важно охранять биологическое разнообразие экосистем?

## **ГЛАВА 13. РАЗНООБРАЗИЕ ЭКОСИСТЕМ**

Разнообразие экосистем очень велико, и поэтому рассмотрим несколько примеров, представляющих их наиболее характерные варианты.

Особенно велико разнообразие естественных автотрофных экосистем. Мы рассмотрим фотоавтотрофные наземные (лес, степь, тундра) и водные (пресноводные, морские) экосистемы и хемоавтотрофные экосистемы – «черных курильщиков» и микробные консорциумы. Особенности естественных гетеротрофных экосистем мы рассмотрим на примерах глубоководных «темных» экосистем пелагиали и бентоса океана, экосистем темных пещер и муравейников.

Из числа антропогенных экосистем кратко охарактеризуем принципы функционирования сельскохозяйственных и городских экосистем. Более подробное рассмотрение антропогенных экоси-

стем – специальная задача наук прикладной экологии – агроэкологии и городской экологии.

В заключение главы будет рассмотрена система биомов мира – наиболее крупных единиц классификации экосистем, которые выделяются в масштабе тысяч и десятков тысяч квадратных километров.

### 13.1. Естественные экосистемы

Естественные экосистемы занимают около 60% площади суши и почти все морские и пресноводные акватории. Остальная часть суши – антропогенные экосистемы, рассматриваемые ниже. Незначительную площадь акваторий занимают антропогенные экосистемы аквакультуры (разведение рыб, моллюсков, морских водорослей).

#### 13.1.1. Наземные фотоавтотрофные экосистемы

Эти экосистемы формируются сразу в двух средах жизни – наземно-воздушной и почвенной. В наземно-воздушной среде осуществляется фотосинтез, а в почвенной – расположен пул питательных элементов и воды, которые поступают в наземную часть экосистемы через корни растений. В почве расположен также и запас детрита – гумуса и осуществляется рециклинг минеральных веществ: детрит разрушается редуцентами до простых соединений, которые многократно используются растениями, в атмосферу возвращаются диоксид углерода и азот. Рециклинг воды и кислорода происходит в основном в наземной части экосистемы в процессе фотосинтеза и испарения воды растениями. Часть воды испаряется непосредственно с поверхности почвы и покидает экосистему с наземным и подземным стоками.

Наземно-воздушная среда несравненно более разнообразна, чем другие среды жизни (см. 3.2), и потому именно с сушей связано наибольшее разнообразие типов экосистем. В зависимости от особенностей климата (определяется географической широтой и удаленностью от океана) и рельефа (высота над уровнем моря, экспозиция склона) формируются экосистемы разных биомов (см. 13.1.6).

У всех наземных экосистем есть общие черты:

– биота имеет очень высокое таксономическое разнообразие как в отдельных экосистемах, так и во всей их совокупности;

– блок продуцентов представлен в первую очередь сосудистыми растениями – цветковыми, голосеменными, реже папоротниками, хвощами и плаунами. В некоторых экосистемах (тундра, тайга) большую роль играют мхи и лишайники. Вклад водорослей незначителен. В некоторых экосистемах экстремальных условий (первые стадии развития экосистем после таяния ледников) большую роль играют цианобактерии. Консументы представлены широким спектром таксонов – от млекопитающих и птиц до простейших, населяющих почву. В составе редуцентов – бактерии и грибы;

– пищевые цепи укорочены и имеют не более четырех звеньев. Преобладают детритные пищевые цепи, по пастбищным цепям протекает не более 30% вещества и энергии. Запас биомассы убывает с повышением трофического уровня;

– круговорот веществ замедленный и происходит в масштабе от нескольких лет до десятилетий, в большинстве экосистем накапливается детрит.

Тем не менее, количественные характеристики этих параметров значительно различаются у разных экосистем. Проиллюстрируем это на примере экосистем широколиственных лесов, степей и тундр (табл. 19).

Таблица 19

Сравнение некоторых функциональных параметров экосистем широколиственных лесов, степей и тундр  
(по Мордковичу, 2005, с дополнениями)

Параметр	Тип экосистемы		
	широколиственный лес	степь	тундра
Условия среды			
Среднегодовое количество осадков, мм	600	400	200
Среднегодовая температура	0°C	+5°C	-10°C
Продолжительность вегетационного периода, дни	150	200	90

Функциональные параметры			
ПБП, г/м <sup>2</sup> /год	1000	1200	150
Живая фитомасса, г/м <sup>2</sup>	50 000	3500	1500
Мертвая фитомасса (детрит)	1000	500	2000
Отношение ПБП/запас живой фитомассы	1:50	1:4	1:10
Отношение надземной фитомассы к подземной	3:1	1:10	1:1
Отношение живой фитомассы к мертвой	50:1	7:1	1:1,5
Вклад пастбищных пищевых цепей	Менее 10%	30%	5-15%
Время круговорота веществ, годы	Более 100	2	50

Величина первичной биологической продукции (ПБП) у лесной и степной экосистем сходная, но в тундре она на порядок ниже вследствие холодного климата. Еще более существенно различается запас живой фитомассы. Он особенно велик в лесной экосистеме за счет древесины стволов, умеренно высок в степи за счет многолетних корней. В тундре он меньше и формируется за счет многолетних одревесневших побегов кустарничков. Запас детрита в лесу умеренный (учитывается только «быстрый» детрит – опад листьев и небольших веточек, фитомасса стволов не учитывается), а в тундре, где процесс его разрушения замедленный, максимальный. Меньше всего детрита в степи, где его не только активно разрушают сапротрофы, но и поедают фитофаги в зимний период и во время летней засухи.

Наглядны аллометрические показатели функционирования экосистем, которые показывают отношение одного параметра к другому. Отношение ПБП к запасу биомассы максимально в лесу и минимально в степи. Тундра занимает промежуточное положение, так как значительную часть фитомассы составляют одревесневшие побеги и многолетние листья. В составе фитомассы степи преобладают корни (говорят, что степь «закопана в почву» и является «лесом вверх ногами»), в лесу – надземная фитомасса, в тундре эти показатели равны. Отношение живой фитомассы к мертвой макси-

мальное значение имеет в лесу, хотя и в степи за счет многолетних корней живой фитомассы больше, чем мертвой. В тундре в силу уже отмеченной замедленности процесса разложения детрита его накапливается больше, чем имеется живой фитомассы.

Вклад пастбищных пищевых цепей минимален в лесу и максимален в степи, где выедается почти вся надземная фитомасса. В разных тундровых экосистемах доля биомассы, выедаемой фитофагами (леммингами, оленями и др.) в живом состоянии, меняется в пределах 5-15%. Скорость круговорота веществ наибольшая в экосистеме степи и наименьшая в экосистеме леса, хотя «быстрый» детрит разрушается за 5-10 лет.

В таблицу 19 не включены характеристики других наземных экосистем, таких, как тропическое леса и пустыни. В тропических лесах при самой высокой ПБП (2000 г/м<sup>2</sup>/год) запас детрита ничтожно мал, так как мертвое вещество вовлекается в быстрый круговорот продолжительностью менее одного года. В пустынях с крайне низкой ПБП (50-100 г/м<sup>2</sup>/год) величина подземной биомассы в 100 раз больше надземной, круговорот замедленный и достигает 100 лет.

### Контрольные вопросы

1. Перечислите основные типы наземных фототрофных экосистем.
2. Какие общие черты характерны для этих экосистем?
3. Чем различаются экосистемы леса и степи?
4. Чем различаются экосистемы степи и тундры?

#### 13.1.2. Фототрофные водные экосистемы

Площадь этих экосистем значительно больше, чем наземных, однако среди них преобладают морские экосистемы, площадь пресноводных экосистем сравнительно невелика. Для всех водных экосистем характерны следующие особенности:

– биота имеет сравнительно низкое таксономическое разнообразие и представлена в основном водорослями, цианобактериями и низшими животными. Из числа позвоночных существенную роль играют рыбы, реже – млекопитающие, птицы, амфибии и рептилии. Среди продуцентов могут быть макрофиты – сосудистые растения в пресноводных экосистемах, бурые и красные водоросли в морских экосистемах. В составе блока редуцентов – только бактерии;

– пищевые цепи удлинены до 6 звеньев;

– биологическая продукция больше запаса биомассы, так как значительная часть организмов низших трофических уровней живет недолго – дни и недели. Пирамида биомассы имеет форму юлы с максимумом на втором и третьем трофическом уровнях, так как виды растительного и плотоядного планктона живут дольше, чем автотрофы-водоросли;

– круговорот элементов питания происходит быстро. Детрит накапливается только в некоторых пресноводных экосистемах с высоким ПБП, в которых образуется сапропель. Элементы минерального питания в сапропеле консервируются и исключаются из круговорота.

**Пресноводные экосистемы.** В пресноводных экосистемах, включая такие глубоководные, как озеро Байкал, солнечный свет проходит от поверхности до дна, и потому вся водная толща заселена водорослями-автотрофами. В неглубоких озерах большую роль играют высшие растения-макрофиты, в составе которых различается несколько экологических групп.

*Плейстофиты* – растения не связанные с дном водоема: свободно плавающие на поверхности воды (виды рода ряска, многокоренник обыкновенный, сальвиния плавающая, водокрас лягушечник, телорез алоэвидный) и погруженные в толщу воды (роголистник погруженный, пузырчатка обыкновенная).

*Гидатофиты* – растения, прикрепленные ко дну: с листьями на поверхности воды (кувшинка, кубышка, горец земноводный) и с погруженными в воду листьями (виды рода рдест, уруть мутовчатая, элодея канадская).

*Гелофиты* – растения-амфибии с возвышающимися над водой листьями (стрелолист обыкновенный, сусак зонтичный, камыш озерный, рогоз, тростник обыкновенный и мн. др.).

Различаются экосистемы эвтрофных и олиготрофных озер. В олиготрофных экосистемах круговорот веществ протекает в основном в водной толще, так как планктонные консументы играют одновременно и роль редуцентов: выделяемый ими фосфор тут же усваивается водорослями. Интенсивность «питательного дождя» из фотического слоя в затемненную придонную часть невелика. В эвтрофной экосистеме, напротив, значительная часть фитопланктона не усваивается зоопланктоном, оседает на дно и служит пищей детритофагам бентоса. При этом избыточные элементы питания захораниваются в сапропеле, что и вызывает процесс деэвтрофикации водоема.

Р. Риклефс (1979) приводит интересные данные о различиях продуктивности олиготрофных и эвтрофных озер. В олиготрофных Великих озерах (Северная Америка) рыбопродуктивность составляет 1,25-8 кг/га, а небольшие эвтрофные озера дают ежегодно до 180 кг/га рыбы. В Германии для повышения трофности озера удобряют, и их рыбопродуктивность достигает 1100 кг/га.

Сравнение пресноводных и наземных экосистем показано в табл. 20 и на рис. 26 и 27.

Таблица 20

Сравнение основных признаков фототрофных пресноводных и наземных экосистем

Признак	Пресноводные экосистемы	Наземные экосистемы
Среды жизни	Водная, организменная	Наземно-воздушная, почвенная, организменная
Факторы, лимитирующие первичную биологическую продукцию	Элементы минерального питания (особенно фосфор), кислород, свет	Вода, элементы минерального питания, свет, тепло
Соотношение ПБП и запаса биомассы	Среднегодовая ПБП больше среднегодового запаса биомассы	Среднегодовая ПБП меньше запаса биомассы или равна ему
Длина пищевой цепи	4–6 звеньев	2-4 звена
Основные продуценты	Микроскопические водоросли, цианобактерии	Высшие растения
Основные консументы		
А) фитофаги	Ракообразные, колловратки, реже – рыбы	Насекомые, млекопитающие, птицы
Б) зоофаги	Ракообразные, рыбы, реже – птицы	Насекомые, паукообразные, млекопитающие, птицы

В) детритофаги	Бентосные ракообразные, моллюски	Нематоды, черви, клещи, колемболы
Основные редуценты	Бактерии	Бактерии, грибы
Участие бактерий в цепях питания	Значительная часть бактерий поедается в живом состоянии	Большая часть бактерий в живом состоянии не поедается
Пирамида биомассы	Биомасса возрастает по ряду: растения – фитофаги – зоофаги I порядка, после чего убывает	Биомасса убывает по ряду: растения – фитофаги – зоофаги
Полнота выедания организмов в пищевых цепях	Может достигать 40% при поедании растений и 80-90% на высшем трофическом уровне	10-30% при поедании растений и до 70-80% при поедании животных
Период круговорота углерода	Меньше одного года	От нескольких лет до десятков лет

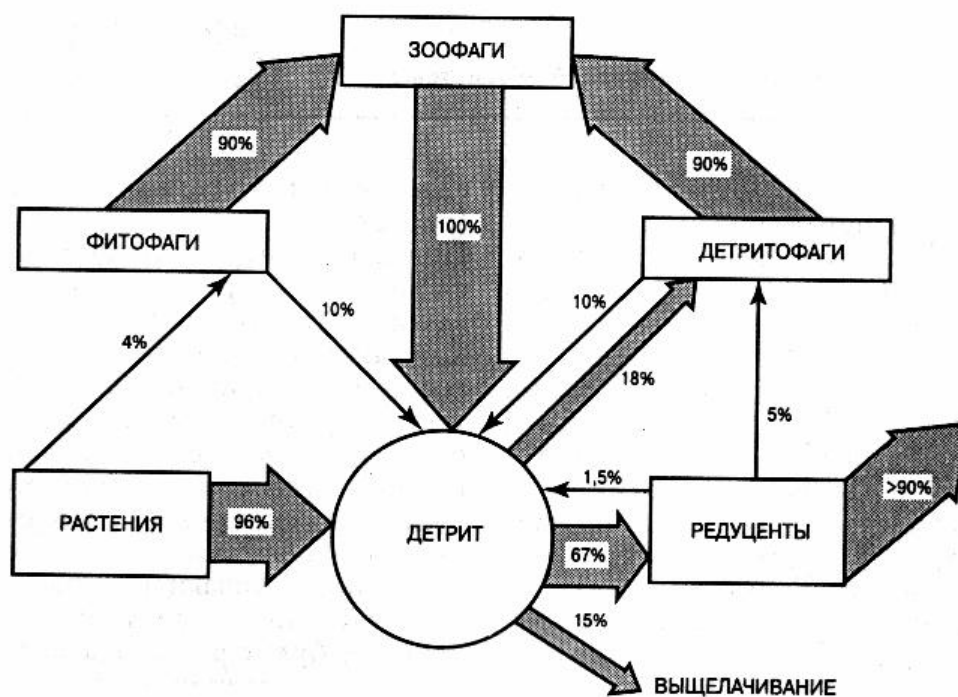


Рис. 26. Схема потока энергии в лесной экосистеме



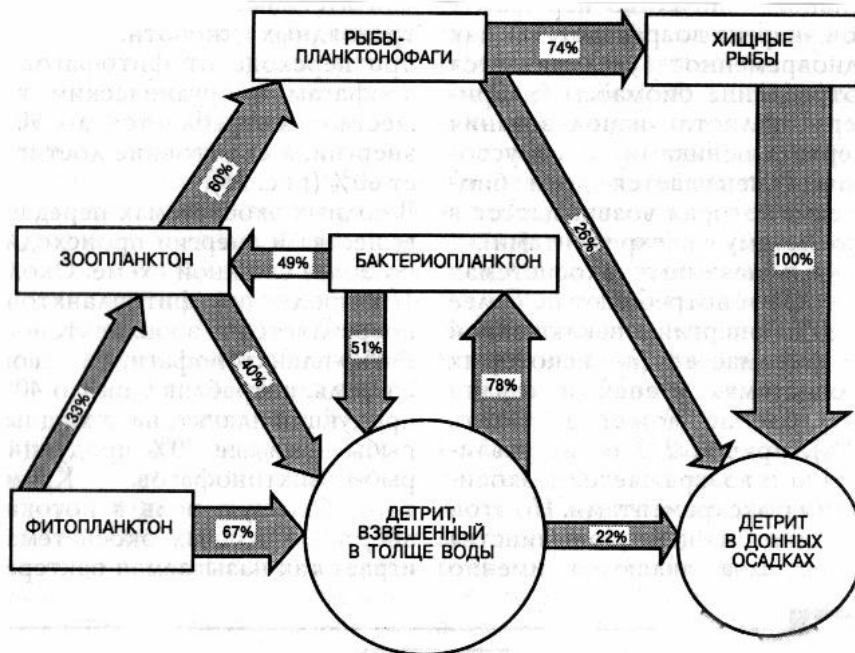


Рис. 27. Схема потока энергии в пресноводной экосистеме

Из рис. 26 и 27 очевидно, что схемы потоков энергии и веществ в лесной и пресноводной экосистемах существенно различаются. Как уже отмечалось, полнота выедания продуцентов фитофагами в лесной экосистеме не превышает 10%, а в пресноводной – достигает 40%. Из лесной экосистемы благодаря деятельности блока редуцентов происходит постоянный отток вещества и энергии в окружающую среду. В пресноводной экосистеме значительная часть вещества и энергии консервируется в донных отложениях – сапропеле. В бентосные пищевые цепи вовлекается не более 25% детрита донных осадков. О потреблении плотоядным планктоном значительной части бактерий (наличие «бактериальной петли») также уже говорилось.

**Морские экосистемы.** Различают несколько типов экосистем, соответствующих областям-зонам океана (рис. 28).

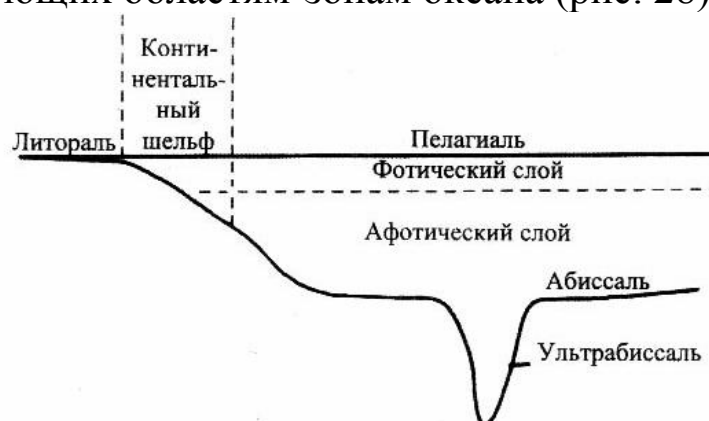


Рис. 28. Схема зонирования морских экосистем

*Литораль* – освобождающаяся от воды во время отлива прибрежная зона. В этих условиях произрастают устойчивые к затоплению и засолению цветковые растения – подорожник морской, триостренник, астра морская. Зостера и филлопоспадикс поселяются у нижней границы литорали и могут жить постоянно в воде. Животное население литорали представлено большим числом особей гаммарусов, моллюсков-литорин, мидий.

*Континентальный шельф* – зона вдоль берегов до глубины 200 (реже 400) м. С этой областью связаны подводные заросли из ламинарий, достигающих 16 м длины. Эти заросли заселены разнообразными ракообразными, моллюсками, нематодами. Ламинариями питаются морские ежи. (На севере Тихого океана морскими ежами питаются каланы). С этой зоной связан промысел морской рыбы (сельди, трески, камбалы, минтая, хека и др.), ракообразных (крабов, креветок, лангустов) и моллюсков (кальмаров).

*Фотический слой пелагиали*. Пелагиалью называется толща воды остальной части океана, самая обширная географическая зона планеты, занимающая около 70% площади Мирового океана. Это «пустыня» с низкой биологической продукцией и биомассой. Толщина фотического (светлого) слоя пелагиали во многом определяется географической широтой. В районе экватора вертикально падающие солнечные лучи пробивают слой воды толщиной 250 м, а в Белом море те же лучи, но падающие под острым углом, способны просветить слой воды не более 25 м. На толщину фотического слоя влияет и фитопланктон, который при массовом развитии может снижать прозрачность воды в 10 раз.

Блок автотрофов составляют диатомеи, мелкие жгутиковые и динофлагелляты. В зоопланктоне – веслоногие рачки и щетинкочелюстные. Кроме того, нередки креветки, медузы, гребневики, оболочники, планктонные крылоногие моллюски, простейшие и др.

По ряду «литораль – шельф – пелагиаль» меняются все функциональные параметры экосистем (табл. 21).

Таблица 21

Основные функциональные характеристики фотических экосистем океана (по Мордковичу, 2005 с изменениями)

Параметры	Экосистемы		
	Пелагиаль	континентальный шельф	литораль
ПБП, г/м <sup>2</sup> /год	125	860	2500
Фитомасса, г/м <sup>2</sup>	3	30	2
Зоомасса, г/м <sup>2</sup>	2,4	5,9	20
Отношение зоомасса/фитомасса	800	571	10
Отношение ПБП/фитомасса	40	35	1

Высокий запас биомассы на континентальном шельфе связан с развитием бурых водорослей, а высокое отношение зоомассы к фитомассе в фотическом слое пелагиали связано с уже отмеченным различием длительности жизни фитопланктона и зоопланктона.

### Контрольные вопросы

1. Перечислите характерные особенности водных экосистем.
2. Чем отличаются экосистемы эвтрофных и олиготрофных озер?
3. На основе изучения табл. 20 и рис. 25-26 сравните пресноводные и наземные экосистемы.
4. Какие области-зоны океана вы знаете?
5. Как меняются функциональные характеристики морских фотических экосистем по ряду пелагиаль – континентальный шельф – литораль?

### 13.1.3. Гетеротрофные экосистемы

В составе гетеротрофных экосистем нет продуцентов, они существуют за счет поступления органического вещества извне, т.е. зависят от автотрофных экосистем. Такие отношения можно рассматривать как «комменсализм на уровне экосистем»: экосистемы, поставляющие органическое вещество, от этих поставок существенно не страдают, а получающие органическое вещество гетеротрофные экосистемы – выигрывают.

Различают несколько типов гетеротрофных экосистем.

**Афотический слой пелагиали.** Это экосистемы темного слоя пелагиали, в который не пробивается солнечный свет. По этой причине они полностью зависят от биологической продукции фотического слоя. Многие рыбы и ракообразные перемещаются между приповерхностными и глубинными слоями океана и поставляют органическое вещество глубоководьям в виде экскрементов и прочих прижизненных выделений, а также являются пищевым ресурсом при поедании их в живом состоянии хищниками и в мертвом – детритофагами. В этих условиях весьма обильны хищные веслоногие рачки, колониальные простейшие – фораминиферы и радиолярии, глубоководные рыбы. Преобладающие тона окраски животных с глубиной меняются от голубых и зеленых до красных, фиолетовых и черных.

**Бенталь (абиссаль).** В придонной области афотического слоя пелагиали организмы получают питание за счет «питательного дождя», основную часть которого составляют пеллеты – экскременты ракообразных, «упакованные» в пленки. Органические вещества, выпадающие из светового слоя океана, постепенно съедаются в афотическом слое пелагиали по мере опускания в глубокие слои, и на глубину 4-5 км попадают сущие крохи.

Морское дно покрыто «илом» океанических отложений, который образуют в основном скелеты организмов и красные и коричневые глины вулканического происхождения. Карбонатные «илы» (скелеты фораминифер или планктонных моллюсков-птеропод) преобладают в тропических водах, кремнистые «илы» (скелеты радиолярий или диатомей) – в холодных водах. Биота этих экосистем разнообразна. Некоторые животные имеют «корни», укрепленные в иле. Среди них – восьмилучевые кораллы, горгонарии, актинии, морские лилии, губки, брахиоподы. Другие животные (двустворчатые моллюски, улитки, различные виды червей) обитают в донных отложениях. Наконец, третьи – ползают по дну или плавают над ним (крабы, морские звезды, офиуры, голотурии, морские ежи). Таким образом, несмотря на экстремальные условия среды биота бентали достаточно богата, но ее представители, особенно крупные, встречаются рассеянно, не более 1 экземпляра на 1 м<sup>2</sup>. По этой причине биологическая продукция и запас биомассы экосистем бентали ничтожны (запас биомассы составляет доли грамма на 1 м<sup>2</sup>).

К этому же типу экосистем относится и **ультраабиссаль** – глубоководные желоба на глубине свыше 8 тыс. м, где на каждый 1 см<sup>2</sup> поверхности давит столб воды весом более 1 т. Однако и в этой части океана есть жизнь – обитают голотурии, морские звезды, двухстворчатые моллюски, разнообразные ракообразные.

Типично гетеротрофными с низкой биологической продукцией являются *экосистемы темных пещер*. Поступление органического вещества в них связано либо с экскрементами летучих мышей, которые в ночное время вылетают из пещер на охоту за насекомыми, либо с органическим веществом, которое заносится в пещеру током вод из освещенных территорий. В составе населения таких экосистем могут быть жуки, паукообразные, мокрицы и многоножки. Второй трофический уровень (хищников) в пещерных экосистемах, как правило, не выражен, но обильны бактерии-редуценты.

Еще ниже биологическая продукция и биомасса *сообществ клещей на вечных снегах*, которые живут за счет органических остатков, задуваемых снизу из заселенных вертикальных поясов гор.

Гетеротрофными экосистемами микромасштаба являются *муравейники*, в состав которых, кроме муравьев, входит много разных видов насекомых (личинки жуков-бронзовок, листоедов, некоторых клопов), бактерии, грибы и некоторые организмы-паразиты. Органическое вещество (убитых насекомых, растительные остатки) муравьи доставляют в муравейник из автотрофной экосистемы, в которой он расположен. Экосистемы муравейников – важная составляющая экосистем леса, так как муравьи активно контролируют плотность популяций насекомых-фитофагов.

### Контрольные вопросы

1. Расскажите об особенностях гетеротрофных экосистем.
2. Охарактеризуйте гетеротрофную экосистему бентали.
3. Почему муравейник можно рассматривать как гетеротрофную экосистему?

#### 13.1.4. Автотрофно-гетеротрофные экосистемы

В этих экосистемах, наряду с солнечной энергией и неорганическим углеродом, используемыми продуцентами, значительную роль играет энергия, фиксированная в детрите – «готовом»

органическом веществе, поступающем извне. Наиболее важными автотрофно-гетеротрофными экосистемами являются следующие.

**Мангры** – экосистемы зоны прилива в тропических районах Южной Америки, Африки, Австралии и Океании. Особенно большие площади мангры занимают в дельтах рек. Автотрофы в них представлены вечнозелеными невысокими деревьями и кустарниками, которые являются гидро-галофитами, с ходульными корнями и дыхательными корнями (пневматофорами), возвышающимися над поверхностью переувлажненной почвы. Вклад в первичную биологическую продукцию вносят также зеленые водоросли. В то же время в этих экосистемах большую роль играют детритные пищевые цепи, которые открывают детритофаги, питающиеся опадающими листьями. Пищевые цепи завершают рыбы, крабы, устрицы.

**Коралловые рифы.** Один из самых продуктивных вариантов морских экосистем, их биологическая продукция сопоставима с продукцией тропических влажных лесов. Экосистемы коралловых рифов формируются в тропических морях либо в виде каймы вокруг островов, либо в форме кольца (атолла) с лагуной внутри него. Высокая биологическая продукция и высокое биологическое разнообразие коралловых рифов объясняются обилием ресурсов, которые активно усваиваются и фиксируются главными продуцентами – симбиотическими организмами, в составе которых отношения мутуализма (см. 6.4.2) связаны гетеротроф – полип и автотроф – водоросль, причем на долю водоросли приходится до 60% биомассы полипа. Кроме того, на поверхности кораллов растут нитчатые зеленые водоросли, которые имеют высокую продуктивность, но непрерывно потребляются рыбами-фитофагами, и потому их биомасса невелика. В коралловых рифах обитает много различных животных – червей, моллюсков, крабов, улиток, иглокожих, рыб.

**Экосистемы небольших лесных водоемов.** В эти экосистемы поступают листья и другой лесной детрит. Блок продуцентов-автотрофов представлен зелеными водорослями и цианобактериями планктона, которые открывают пастбищные пищевые цепи. Одновременно большую роль играют детритные пищевые цепи. Сходную функциональную структуру имеют озера, в которые поступают органические вещества со стоками.

## Контрольные вопросы

1. Охарактеризуйте автотрофно-гетеротрофную природу небольших лесных водоемов.
2. Расскажите о трофической структуре экосистем мангров.
3. Какую роль играют автотрофы в экосистемах коралловых рифов?

### 13.1.5. Хемоавтотрофные экосистемы

В этих экосистемах продуцентами являются хемоавтотрофные бактерии (серобактерии, железобактерии, нитробактерии), которые получают энергию за счет реакции окисления неорганических веществ. Самые простые хемоавтотрофные экосистемы представлены в подземных водах, в их составе имеется всего одна группа хемоавтотрофов (обычно железобактерий), организмов других трофических блоков в этих экосистемах нет. Рассмотрим более сложноорганизованные хемоавтотрофные экосистемы.

**Гидротермальные «оазисы» рифтовых зон океана.** В 1970-х гг. были открыты хемоавтотрофные экосистемы, получившие название глубоководных гидротермальных «оазисов». В рифтовых зонах (местах разломов плит литосферы) подводного хребта Тихого океана из расщелин горной породы вырываются горячие воды, насыщенные сероводородом, сульфидами железа, цинка, меди и других тяжелых металлов. В этих зонах происходит круговорот воды, которая просачивается внутрь породы, перемещается в ней по пустотам, прогревается, насыщается солями, и в разогретом до 500-400° С виде возвращается в океан. Однако горячие воды не кипят вследствие высокого давления. Содержащиеся в них соли при контакте с холодной морской водой осаждаются и формируют конусовидные образования высотой до 15 м, которые называются «черными курильщиками». Из этих конусовидных труб валит «черный дым» – струи воды, окрашенной содержащимися в ней в большом количестве сульфидами (в основном Fe<sub>2</sub>S). У оснований «черных курильщиков» и формируются «оазисы».

Продуцентами гидротермальных «оазисов» являются серобактерии, образующие скопления – бактериальные маты. За счет симбиоза с ними живут и наиболее важные организмы этих экосистем – вестиментиферы – представители типа погонофор (чер-

веобразные организмы длиной 1–2,2 м, заключенные в длинные белые трубки из хитиноподобного вещества, см. 6.4.2). В «оазисах», кроме того, много видов животных-хищников (крабы, моллюски, некоторые глубоководные рыбы).

Позднее подобные «оазисы» были обнаружены и в других океанах. Биологическая продукция «оазисов» в десятки тысяч раз превышает продукцию типичных бентосных гетеротрофных экосистем. Биомасса только вестиментифер может достигать 10–15 кг/м<sup>2</sup>.

Однако экосистемы «оазисов» существуют недолго (несколько десятков лет) и разрушаются после того, как прекратится деятельность подводных гейзеров. Их обитатели мигрируют в районы формирования новых «черных курильщиков».

**Гидротермальные «поля».** Кроме «оазисов» на дне океанов существуют еще «поля», которые обнаружены вдоль Центрального Атлантического хребта, простирающегося от Исландии до экватора. Они охватывают непосредственно хребет и окружающие его приподнятые участки дна, ширина «полей» может достигать 75 км. Температура вод, поднимающихся из расщелин – от 50 до 300°С. Жизнь экосистем «полей» в отличие от «оазисов», представлена только бактериями. Кроме вод, насыщенных соединениями, которые используются хемоавтотрофами, некоторую роль в этих экосистемах играет «питательный дождь» детрита, выпадающего из фотического слоя океана. Состав бактерий и продуктивность этих экосистем пока не изучены, но очевидно, что их биологическая продукция много выше, чем у типичных экосистем абиссали.

На сегодняшний день исследовано более 40 «полей», и особенно тщательно – «Потерянный город», расположенный в 15 км от главной гряды Центрального Атлантического хребта (30° с. ш.) на глубине 700-800 м. Строения «города» из конусовидных образований неправильной формы напоминают сказочные замки высотой 60-80 м.

### Контрольные вопросы

1. Какие условия складываются в рифтовых зонах глубоководий океана?
2. Расскажите об экосистемах «черных курильщиков».
3. Что такое гидротермальные «поля» и где они распространены?
4. Расскажите об автономных микробных консорциумах.



### 13.1.6. Биомы

Биом – это высшая единица классификации экосистем. По Ю. Одуму (1986), это крупная региональная или субконтинентальная биосистема, характеризующаяся каким-либо основным типом растительности или другой особенностью ландшафта. Биомы наземных экосистем формируются под воздействием комплекса условий среды, в первую очередь – климата. По объему «биом» совпадает с географическим понятием «природная зона». Рассмотрим наиболее важные биомы суши.

**Тундра** – безлесная территория, расположенная к северу от зоны тайги и связанная с ней переходом – лесотундрой. Тундры распространены также в высокогорьях многих горных экосистем. Для тундр характерны низкие температуры воздуха, короткий вегетационный период и наличие многолетней мерзлоты. Количество осадков невелико – 200 мм в год, тем не менее вследствие укороченного вегетационного периода и незначительного испарения дефицита влаги в тундре нет. Флора тундр бедна цветковыми растениями, но включает большое разнообразие мхов и лишайников. Растения тундр (карликовая береза, полярная ива, голубика, морошка) – типичные пациенты (см. 8.2.1) с медленным ростом и многолетними побегами. Большинство животных кормится в тундре только в летние месяцы, а зимой мигрирует в более теплые районы или впадает в спячку (см. 5.3.3). Круглый год активны лемминги, северные олени, зайцы-беляки, волки, песцы, полярные совы. Большинство тундровых птиц – перелетные, круглый год в этих условиях живут немногие виды, такие, как пуночка и лапландский подорожник (летом они насекомоядные, а зимой – семеноядные).

**Тайга** – экосистемы хвойных лесов умеренного пояса Северного полушария, занимающие большие пространства Евразии и Северной Америки (около 25 % лесной площади Земного шара). Тайга характеризуется сравнительно коротким безморозным периодом, среднегодовым количеством осадков 300-800 мм и наличием многолетней мерзлоты в почве на значительной части территории. Основными лесообразующими породами тайги в России являются ель сибирская, сосна обыкновенная и сибирская («кедр»), лиственница. Животные тайги в зимнее время либо впа-

дают в спячку, либо откочевывают, либо ведут активный образ жизни. Для многих видов птиц и белок кормом являются семена хвойных. В годы, когда семян образуется мало, животные совершают дальние перелеты и кочевки. В тайге много птиц, питающихся насекомыми, хотя зимуют только некоторые из них (дятлы, синицы, королюки, пищухи, поползни). Животный мир тайги богат ценными промысловыми видами (рысь, бурый медведь, горноста́й, соболь, росомаха, лесная куница, белка и др.).

**Широколиственные леса.** Эти экосистемы отличаются доминированием деревьев, сбрасывающих листья в зимний период. Они занимают территории к югу от зоны тайги в Европе и Северной Америке. Некоторое количество широколиственных лесов имеется в Южном полушарии – Южной Америке и Новой Зеландии. Количество осадков в ареале этих лесов меняется от 600 до 1500 мм в год. Основные лесообразующие породы в Европе – бук, каштан, клен, дуб, липа, граб, ильм и др. В основном те же породы представлены в широколиственных лесах Северной Америки. (Впрочем, в Европе за последние 600 лет естественные буковые леса были вначале вытеснены посадками дуба, а затем – ели и сосны, и сегодня сохранились лишь небольшими фрагментами.)

Широколиственные леса отличаются высокой биологической продукцией, большим запасом биомассы (до 4,5 тыс. ц/га) и разнообразной фауной, в составе которой олень, косуля, кабан, заяц, бурый медведь, волк, рысь и др. В них обитает множество птиц, в том числе и промысловые (тетерев, рябчик). Большую роль играют насекомые-фитофаги, в первую очередь поедатели древесины (ксилофаги – личинки жуков усачей и оленей), живых корней (личинки разных видов жуков-щелкунов, пластинчатоусых жуков и др.) и листьев (гусеницы бабочек пядениц, шелкопрядов и др.).

**Степи** – открытые безлесные ландшафты с травяной растительностью и черноземными почвами. Для степей характерны ежегодные периоды засухи в середине лета. К степям близки североамериканские *прерии* и южноамериканские *пампы*. В прошлом для степей была характерна особая фауна (крупные фитофаги – тур в Европе и бизон в Америке, антилопы, дикие лошади). В настоящее время часть этой фауны полностью уничтожена (европейский тур) или сохранилась в резервациях (бизон, вилорогая антилопа, лошадь Пржевальского). В казахских степях сохра-

нилось значительное поголовье антилоп-сайгаков. Крупные фитофаги являются одновременно и детритофагами, которые поедают значительное количество сухой фитомассы в зимнее время. Кроме крупных травоядных животных для фауны степей характерны хищники (волк, лиса, степные орлы), землерои (сурок, суслик, мыши). На большей части степей естественная фауна крупных фитофагов вытеснена скотом.

В прошлом степями была занята вся зона черноземов Евразии, но степи на равнинах, которые можно было вовлечь в пашню, распаханы. В настоящее время в европейской части РФ степи сохранились только на холмах и в предгорьях, а равнинные степи – лишь в заповедниках (Центрально-черноземный степной, Галичья гора, Стрелецкая степь).

**Саванны** – обширные территории, расположенные в тропическом поясе при количестве осадков от 500 до 1500 мм в год, занятые травяными фитоценозами с разреженным пологом деревьев и кустарников. Злаки имеют высоту до 3 м, деревья – мощную корневую систему, масса которой значительно превышает массу надземной части деревьев. Большую роль в формировании и современном существовании саванн играют копытные животные-фитофаги – антилопы, носороги, жирафы, зебры, слоны и контролирующие их численность хищники – львы, леопарды, гепарды и др., а также пожары. В саваннах обитают самые крупные птицы – страусы (африканский страус достигает высоты 2,7 м и веса 90 кг). Главными детритофагами в саваннах являются термиты. В настоящее время саванны во многих районах Африки, Австралии и Южной Америки испытывают сильное влияние выпаса скота, что приводит к опустыниванию – изреживанию травяного покрова и замене деревьев колючими кустарниками. Кроме того, граница саванн и пустынь смещается в разные по климату годы (пустыни наступают на саванны в сухие периоды и отступают – во влажные). Для охраны саванн создан знаменитый национальный парк «Серенгети» (Танзания).

**Пустыни.** Экосистемы низкой биологической продукции (см. 12.2.3), занимающие обширные пространства на территории Азии (Кара-Кум, Кызыл-Кум, Такла-Макан, Гоби), Африки (Сахара, Намиб), а также в Северной (Сонора) и Южной Америке (Атакама) и в Австралии. Эти экосистемы формируются в условиях

сильного стресса засухи при годовом количестве осадков менее 200 мм. Некоторые пустыни, такие, как Заалтайский Гоби, получают всего 50 мм осадков в год, а в африканской пустыне Намиб практически вообще не выпадает дождевых осадков, и обитающие в ней растения и животные обходятся той влагой, которая конденсируется из туманов, достигающих пустыни со стороны океана. Почвы пустынь – малогумусные сероземы (содержание органического вещества не более 1 %). Значительная часть пустынь лишена почв и покрыта песчаными барханами или каменистыми россыпями. Встречаются в пустынях и содовые «пухлые» солончаки с почвой, покрытой слоем соли толщиной в несколько сантиметров. Растения пустынь – это либо пациенты-ксерофиты с глубокими корневыми системами (деревья саксаулы, многочисленные кустарники и кустарнички в пустынях Центральной Азии) и суккуленты (древовидные молочаи в Африке и кактусы в Америке), либо эксплеренты-эфимеры, которые переживают период засухи в стадии семян, а в кратковременные периоды дождей бурно развиваются и успевают за три недели отцвести и дать семена.

Животные пустынь (различные насекомые, ящерицы, змеи, тушканчики и др.) хорошо адаптированы к высоким температурам и засухе, способны долгое время обходиться без питья и укрываться от зноя, зарываясь в песок, или между камнями.

Пустыни очень неустойчивы к антропогенным нагрузкам и легко разрушаются при промышленном освоении или при высоких пастбищных нагрузках.

**Тропические влажные леса.** Занимают обширные территории в условиях изобилия ресурсов тепла и влаги. Количество осадков – от 1500 до 12 000 мм в год при относительно равномерном распределении в течение года; среднегодовая температура составляет около 20°С и почти постоянна (изменяется в пределах 1-2°С). Площадь биома составляет свыше 1,3 млн. га. Это экосистемы самой высокой биологической продукции (годовой прирост только деревьев достигает 500 ц/га). Биомасса может достигать 10 тыс. ц/га. Большая часть растений – деревья, которые дополнены лианами и эпифитами. Основными потребителями первичной биологической продукции являются термиты, которые используют фитомассу в состоянии детрита. В живом состоянии

фитомасса поедается в несравненно меньшем количестве (не более 2 %) различными насекомыми, а также обезьянами. Основными хищниками являются муравьи, питающиеся термитами.

По данным дистанционных исследований, ежегодно площадь биома сокращается на 1,25 %, и такое же количество деградирует в результате нерационального использования.

**Зимнезеленые леса.** Этот вариант листопадных лесов характеризуется тем, что листья опадают летом в сухой жаркий период, который продолжается 3-5 месяцев. Количество осадков составляет 800-1000 мм. Деревья невысокие – 10-12 и иногда до 20 м. Почки древесных пород обычно хорошо защищены от засухи, а стволы имеют толстую кору. Эпифитов и лиан, которые характерны для влажных тропических лесов, в этих лесах нет. Под пологом листопадных деревьев располагаются вечнозеленые кустарники. Большую роль в определении видового состава в этих экосистемах играют пожары.

**Средиземноморский тип экосистем.** Распространен в областях с мягким теплым климатом при длительном периоде летней засухи и обильных зимних осадках. Растительность представлена разреженным пологом ксероморфных (т.е. имеющих черты ксерофитов) кустарников, реже отдельными деревьями. Травяной ярус состоит преимущественно из однолетних злаков. Этот биом представлен в Средиземноморье (маквис, гаррига, фригана), Южной и Северной Америке (чапарраль, маторраль), Африке (финбош), Австралии (малли-скраб). Эти экосистемы отличаются низким уровнем выедания фитомассы (не более 2 %) и слабой активностью детритофагов, что ведет к значительному накоплению ветоши. По этой причине большую роль в удалении ветоши и ускорении круговорота веществ играют пожары, являющиеся одним из факторов поддержания экологического равновесия.

**Биомы водных экосистем** определяются в первую очередь соленостью воды, содержанием в ней элементов питания, кислорода, температурой, скоростью течения.

Так, экосистемы пресных вод разделяются на биомы стоячих и проточных вод. Экосистемы стоячих вод более разнообразны, так как в этом случае шире пределы изменения условий, определяющих состав биоты и ее продукцию, – глубины водоема, химического состава воды, степени зарастания водоема. В биомах

проточных вод большую роль играет скорость течения, различен состав биоты на перекатах и плесах.

Среди экосистем морских побережий различают биомы при-морских скалистых побережий, достаточно бедных элементами питания, и эстуариев (лиманов) – богатых элементами питания илистых отмелей у впадения рек. Другие биомы океана (литора-ли, континентального шельфа, фотические автотрофные и афоти-ческие гетеротрофные экосистемы пелагиали, бентали, коралло-вые рифы, хемоавтотрофные экосистемы гидротермальных оази-сов) уже были рассмотрены.

Биологическая продукция и биомасса экосистем биомов зна-чительно различается (табл. 22).

Таблица 22

Биологическая продукция и биомасса основных наземных биомов мира  
(в сухом веществе, Уиттекер, 1980)

Биом	Площадь, млн. км <sup>2</sup>	Чистая первичная биологическая продукция, кг/м <sup>2</sup> /год	Биомасса на единицу площади, кг/м <sup>2</sup>	Биомасса на всем земном ша-ре, млрд. т
Тропический дождевой лес	17	2,2	45	765
Широколист-венный лес	7	1,2	30	210
Тайга	12	0,8	20	240
Саванна	15	0,9	4	60
Степь	9	0,6	1,6	14
Тундра	8	0,14	0,6	5
Пустыни	18	0,09	0,7	13
Пахотные земли	14	0,65	1	14

## Контрольные вопросы

1. Что такое биом?
2. Перечислите основные биомы суши.
3. Какие биомы выделяются в океанах?
4. По какому принципу разделяются биомы континентальных водоемов?

## 13.2. Антропогенные экосистемы

К антропогенным относятся экосистемы, не обладающие механизмами саморегуляции, их биота и потоки вещества и энергии в значительной мере определяются человеком. Степень несходства с естественными экосистемами возрастает по ряду – сельскохозяйственные, городские, промышленные экосистемы. По этой причине промышленные экосистемы, в которых роль биоты в потоках вещества и энергии минимальна, чаще называют техносистемами.

### 13.2.1. Сельскохозяйственные экосистемы

Сельскохозяйственные экосистемы (агроэкосистемы, АгрЭС) занимают около 1/3 территории суши, при этом 10 % – это пашня, а остальное – естественные кормовые угодья. АгрЭС относятся к фотоавтотрофным – имеют ту же принципиальную схему функционирования, что и естественные наземные экосистемы, с передачей энергии по цепи «продуценты – консументы – редуценты».

**Отличия АгрЭС от естественных экосистем.** Эти отличия связаны с тем, что состав, структура и функция АгрЭС управляются не естественными механизмами самоорганизации, а человеком (табл. 23). Человек стоит на вершине экологической пирамиды и стремится спрямить пищевые цепи так, чтобы получать максимальное количество первичной (растениеводческой) и вторичной (животноводческой) продукции нужного качества (Одум, 1986). Основных пищевых цепей в АгрЭС – две: «культурные растения – человек» и «растение – скот – человек». В почвах представлены детритные пищевые цепи с участием сапротрофов (детритофагов и редуцентов).

Таблица 23

Сравнение сельскохозяйственных и естественных экосистем

Признак	Тип экосистемы	
	сельскохозяйственная	наземная естественная
Территориальный ранг	Территория в границах сельскохозяйственного предприятия	Территориального ранга не имеет
Используемая энергия	Солнечная и антропогенная	Солнечная
Тип регулирования экосистемы	Антропогенный	Самоорганизация
Характер круговорота веществ	Разомкнутый	Замкнутый
Время круговорота веществ	Один год	От 4 до 100 и более лет
Преобладающие пищевые цепи	Пастбищные	Детритные
Длина пищевых цепей	2-3 звена	3-4 звена
Биологическое разнообразие	От низкого до умеренно высокого	От низкого до очень высокого
Особенности пространственной структуры	Широко представлены фракталы-агроценозы	Фрактальная структура не выражена

Кроме того, АгрЭС значительно более открыты, чем естественные экосистемы: с растениеводческой и животноводческой продукцией из них происходит отток элементов питания (преимущественно в городские экосистемы). Некоторое количество элементов питания теряется, кроме того, за счет вымывания в грунтовые и наземные воды, а также эрозии – смывания или сдувания с полей мелкозема, который является наиболее питательной частью почвы.

В АгрЭС выражена фрактальная структура из повторяющихся полей с посевами сельскохозяйственных культур. Наконец, ес-



ли «естественная экосистема» – понятие безранговое («от кочки до оболочки»), то территориальный ранг АгрЭС определен границами сельскохозяйственного предприятия, внутри которого осуществляются главные потоки вещества и энергии.

**Биоразнообразие АгрЭС.** В АгрЭС по сравнению с большинством естественных экосистем биоразнообразие снижено, хотя оно может быть выше, чем в естественных экосистемах экстремальных условий (арктические и жаркие пустыни). В составе биоразнообразия различают три фракции:

*1) продуктивное биоразнообразие* – разнообразие культурных растений и сельскохозяйственных животных. Продуктивное биоразнообразие растений зависит от разнообразия экотопов в АгрЭС (при сложном рельефе и на разных почвах возделывается большее разнообразие культурных растений, чем при выровненном рельефе с однообразными почвами). Кроме того, этот показатель возрастает при усложнении структуры агроценозов – использовании севооборотов (чередование культур на одном поле в разные годы) и поликультур (совмещение в одном посеве нескольких видов или сортов культурных растений). Состав продуктивного биоразнообразия животных также зависит от природных условий (в разных природных зонах разводят северных оленей, коров или верблюдов). На состав продуктивного биоразнообразия влияет конъюнктура рынка – предпочтение отдается тем видам растений и животных, на биологическую продукцию которых есть спрос (почти в любой природной зоне кроме пустыни и тундры возможно разведение свиней, разных видов домашней птицы и прудовой рыбы);

*2) ресурсное биоразнообразие* – разнообразие полезных для человека видов, спонтанно существующих в АгрЭС: растений сенокосов и пастбищ, естественных лесов и лесных посадок, рудеральных группировок по обочинам полей; животных-энтомофагов (птиц, насекомых – хищников и паразитоидов), насекомых-опылителей; почвенной биоты, участвующей в круговороте биогенов, включая азотфиксацию, а также контроле организмов-патогенов. Ресурсное биоразнообразие достигает максимума в АгрЭС на маргинальных (с ограниченными возможностями для сельскохозяйственного производства) землях. Высокое ресурсное биоразнообразие возможно и в более благоприятных условиях, если

сельскохозяйственное производство дотируется правительством из природоохранных соображений (используются традиционные системы возделывания культурных растений без «химии», увеличена доля сенокосов, пастбищ и лесов, используется щадящая обработка почвы, снижено поголовье скота и т.д.);

3) *деструктивное биоразнообразие* – разнообразие организмов, отрицательно влияющих на получение полезной для человека продукции АгрЭС (сорных растений, насекомых-фитофагов, патогенов и др.).

Следует заметить, что разделение биоразнообразия на ресурсное и деструктивное – относительно, эти категории являются взаимопереходящими. На заре развития земледелия именно деструктивное биоразнообразие играло роль мощного средства «самообороны» природы, сдерживающего рост площади пашни и поголовья скота и тем самым поддерживающего устойчивость АгрЭС. Массовое развитие сорняков заставляло земледельца забрасывать участок пашни и осваивать новый, который также эксплуатировался не более 5-7 лет (в лесной зоне использовалась подсечно-огневая система земледелия, а в степной – залежно-переложная). Под естественной растительностью восстанавливается плодородие почв и ресурсное биоразнообразие. Болезни уменьшали поголовье скота, хотя в еще большей мере природа «оборонялась» от избытка скота засухами, а в условиях круглогодичного содержания животных на пастбищах еще и снегопадами. Это также способствовало сохранению ресурсного биоразнообразия.

При контролируемой численности сорные растения за счет более глубоких корневых систем становятся ресурсными. Они интенсифицируют биогеохимический обмен между пахотным и ниже лежащими горизонтами почвы. Их подземные органы выступают в роли запасников элементов питания при внесении удобрений. При перегнивании подземных органов сорных растений, накопленные в них минеральные элементы удобрений постепенно возвращаются в почвенный раствор и тем самым снижается их вымывание в окружающую среду. Многие сорные растения являются нектароносами и перганосами и посещаются пчелами, они служат дополнительной кормовой базой энтомофагов, которые контролируют плотность популяций насекомых-фитофагов (вредителей). Эти фитофаги поедают часть листьев и осветляют полог культурного растения, что

улучшает условия фотосинтеза и повышает урожай. По этой же причине полезно некоторое количество патогенов, которые также освещают полог растений.

**Антропогенная энергия в АгрЭС.** Для того чтобы управлять АгрЭС (рис. 29), человек затрачивает антропогенную энергию – на обработку почвы и полив, на производство сельскохозяйственной техники, удобрений и химических средств защиты растений, на обогрев животноводческих помещений в зимнее время и т.д. Количество затрачиваемой антропогенной энергии зависит от избранной стратегии управления АгрЭС, однако в любом случае доля антропогенной энергии в энергетическом бюджете экосистемы составляет не более 1 %. Основным источником энергии для «работы» АгрЭС является Солнце.

Различаются три типа АгрЭС по количеству энергии, затрачиваемой на управление:

1) *интенсивная АгрЭС* – высокие вложения энергии: монокультура при внесении высоких доз удобрений и поливе, крупные скотооткормочные комплексы, с использованием кормов, производимых на пашне. Такие АгрЭС в наибольшей мере оказывают негативное влияние на окружающую среду: происходит разрушение почв, уничтожается ресурсное биоразнообразие, на скотооткормочных комплексах концентрируется большая масса навоза, который не вносится на поля;

2) *экстенсивная АгрЭС* – низкие вложения энергии: биологическое земледелие без использования минеральных удобрений и пестицидов, круглогодичное пастбищное хозяйство (в условиях сухих степей, пустынь или тундр);

3) *компромиссная АгрЭС* – умеренные вложения энергии: экологически обоснованное использование минеральных удобрений и гербицидов, сухое земледелие, откорм скота с использованием естественных кормовых угодий и кормов с пашни. Компромиссная стратегия управления АгрЭС наиболее целесообразна, так как позволяет сочетать достаточно высокий выход сельскохозяйственной продукции с сохранением условий среды и экономией энергии.

**Параметры управления АгрЭС.** Человек управляет всеми основными параметрами АгрЭС. Этими параметрами являются:

– *соотношение потоков энергии по главным пищевым цепям* «растение – человек» и «растение – скот – человек» (специализация хозяйств для производства растениеводческой или животноводческой продукции или при равном соотношении того и другого);

– *пространственная структура* (определяет соотношение площадей пашни, естественных кормовых угодий, леса и их распределение по территории хозяйства);

– *состав продуцентов и консументов* (подбор видов сельскохозяйственных растений и животных);

– *уровень биологической продукции*, как первичной (путем улучшения условий для развития растений за счет обработки почвы, удобрений и полива), так и вторичной (улучшение кормовых рационов животных, разведение пород с высокими удоями и привесами и т.д.);

– *плотность популяций видов деструктивной биоты*. Человек стремится минимизировать непроизводительный отток вещества и энергии по дополнительным пищевым цепям: «почва – сорные растения», «культурные растения – насекомые-фитофаги», «хозяин (культурные растения, домашние животные) – паразит».

**Ограничители управления АгрЭС.** Способы управления АгрЭС совершенствовались в течение десяти тысяч лет истории сельского хозяйства (появились мощная сельскохозяйственная техника, минеральные удобрения, пестициды, стимуляторы роста и т.д.). Однако на возможности управления по-прежнему влияют четыре группы ограничителей:

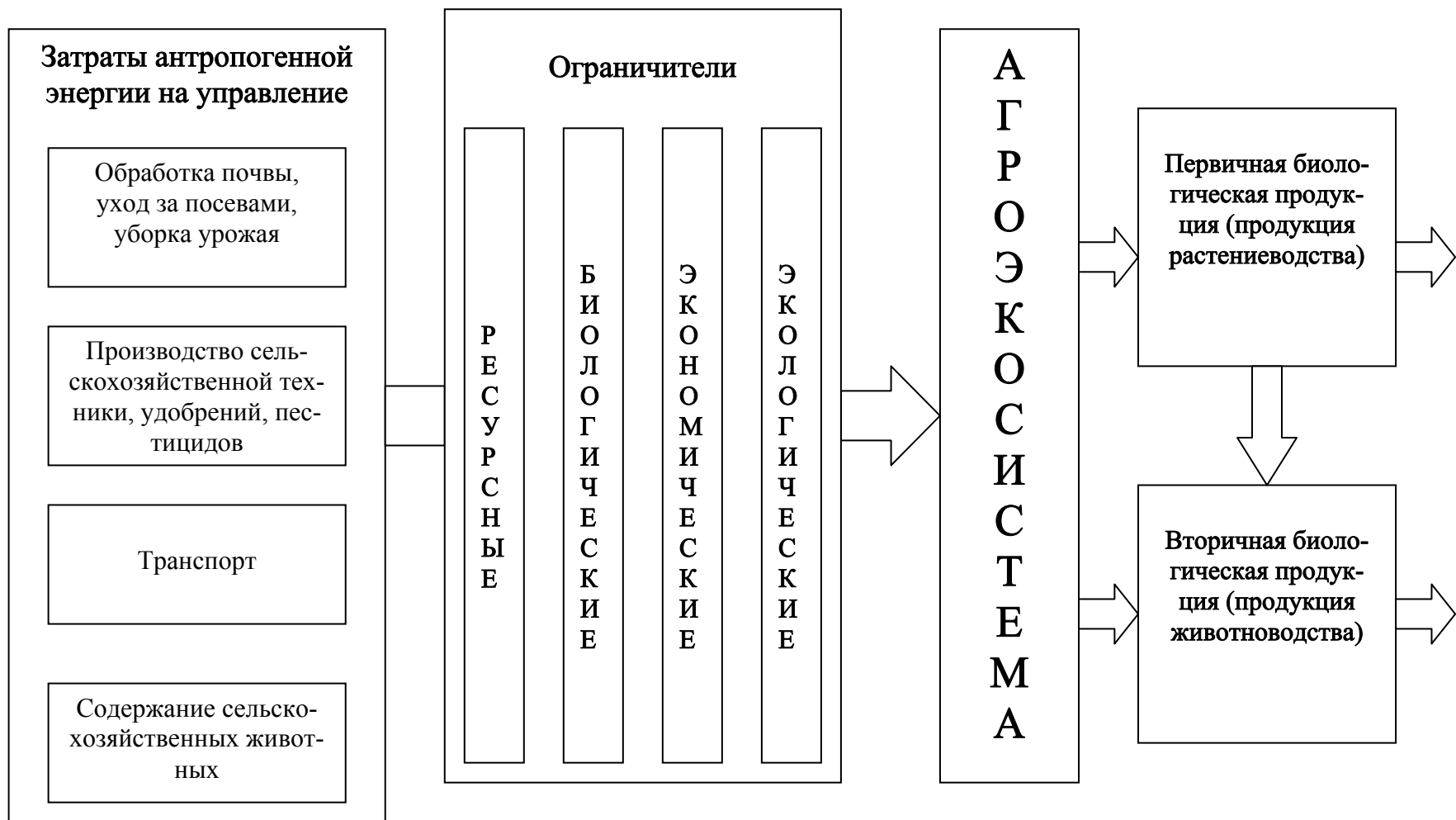


Рис. 29. Схема управления сельскохозяйственной экосистемой.

– *ресурсные*: климат (количество осадков и продолжительность теплого периода), характер почв и рельеф. От этих условий во многом зависит состав видов и сортов возделываемых растений и видов растений и видов и пород сельскохозяйственных животных;

– *биологические*: верхний предел эффективности фотосинтеза, максимально возможная доля хозяйственно ценных фракций в урожае (хлопкового волокна, клубней, корнеплодов, зерна и т.д.), неизбежное рассеивание энергии при переходе ее с первого трофического уровня на второй (при откорме скота), плодовитость сельскохозяйственных животных, предел накопления азота бактериями-азотфиксаторами и т.д.;

– *экономические*. АгрЭС должна давать конкурентоспособную продукцию (дорогостоящее террасирование склонов оправдано при выращивании винограда и чая, но убыточно при возделывании картофеля);

– *экологические*. Процесс производства сельскохозяйственной продукции не должен сопровождаться снижением плодородия почв и биоразнообразия, а также загрязнением среды и производимых продуктов.

Если при управлении АгрЭС учитываются все четыре группы ограничителей, то она становится устойчивой – приобретает свойство сестайнинга (от англ. sustainable – поддерживающий). Устойчивая АгрЭС дает сельскохозяйственную продукцию в течение длительного периода при сохранении всех агресурсов.

Важной составляющей устойчивости АгрЭС является усиление элементов саморегуляции: частичного рециклирования минеральных элементов за счет внесения навоза на поля и возделывания сидератов, снижения уровня эрозии и вымывания элементов минерального питания, приведения поголовья скота в соответствие с емкостью пастбищ, увеличения площади лесов (естественных и лесопосадок).

В устойчивой АгрЭС формируется *система полезных симбиотических связей* (рис. 30): за счет высокого ресурсного биоразнообразия: в ней, как и в естественной экосистеме, устанавливается экологическое равновесие. Формируются так называемые триотрофы: «культурные растения – фитофаги – энтомофаги» (хищные насекомые, паразитоиды, птицы); «культурные растения – патогенны – антагонисты» (микроорганизмы, сдерживающие развитие популяций патогенов). За счет использования сортов с

повышенной конкурентной способностью формируется экологическое равновесие между культурными и сорными растениями.

Устойчивость АгрЭС может быть повышена при возделывании генетически модифицированных растений, которые обладают высоким иммунитетом к патогенам и не поедаются насекомыми-фитофагами.



Рис. 30. Система полезных симбиотических связей в агроэкосистеме

### Контрольные вопросы

1. Какую площадь суши планеты занимают агроэкосистемы?
2. Чем отличаются агроэкосистемы от естественных фотоавтотрофных экосистем?
3. Какова доля антропогенной энергии, затрачиваемой на управление агроэкосистемой в ее энергетическом бюджете?
4. Перечислите основные параметры агроэкосистемы, которыми управляет человек.
5. Какие биологические посредники использует человек для управления агроэкосистемой?
6. Перечислите ресурсные ограничители при управлении агроэкосистемой.
7. Расскажите о биологических ограничителях при управлении агроэкосистемой.
8. Что такое компромиссная система управления агроэкосистемой, каковы ее экологические и экономические преимущества?
9. Какие параметры характеризуют устойчивую агроэкосистему?

### 13.2.2. Городские экосистемы

Городские экосистемы (территории городов и их население) – это гетеротрофные антропогенные экосистемы. Однако в отличие от сельскохозяйственных экосистем, в них нет элементов саморегуляции. Для городских экосистем характерны три особенности:

1) зависимость, т.е. необходимость постоянного поступления ресурсов и энергии;

2) неравновесность, т.е. невозможность достижения экологического равновесия;

3) аккумуляирование твердого вещества за счет превышения его ввоза в город над вывозом (примерно 10:1). В прошлом это приводило к повышению уровня поверхности города (формированию культурного слоя, который в старых городах достигает нескольких метров). Сегодня значительная часть твердых веществ, поступающих в городскую экосистему, накапливается в зданиях и твердых покрытиях поверхностей улиц и площадей. Кроме того, увеличивается площадь полигонов хранения бытовых и промышленных отходов.

По образному выражению Ю. Одума (1986), города являются «паразитами биосферы», которые потребляют огромное количество кислорода, воды и других ресурсов, а продуцируют только углекислый газ и загрязнение окружающей среды. На космических снимках города с расползающимися инфраструктурами напоминают раковые опухоли.

Вследствие «расползания» городов происходит уменьшением площади естественных и сельскохозяйственных экосистем. Кроме того, города отрицательно влияют на окружающие их естественные и сельскохозяйственные экосистем (происходит загрязнение атмосферы и воды). Неблагоприятные экологические факторы влияют на горожан, испытывающих влияние химического загрязнения атмосферы (в первую очередь выхлопами автомобильного транспорта) и воды, физического загрязнения (шумового, электромагнитного, радиационного), а также видеозагрязнения («агрессивных» однообразных поверхностей архитектурных сооружений).

Задачи экологически ориентированного управления городскими экосистемами в отличие от управления агроэкосистемами, которое осуществляется с использованием организмов-посредников (сельскохозяйственных растений и животных и видов ресурсного био-



разнообразия), – чисто технологические, связанные с экологизацией коммунального хозяйства и транспорта, а также совершенствованием технологий производства промышленных предприятий.

В городской экологии сложились следующие основные направления снижения отрицательного влияния городов на окружающую среду:

- фиксирование границ городов (прекращение их «расползания»);

- использование достижений экологической архитектуры для строительства новых городов и реконструкции старых: рост городов вверх и вниз (развитие подземной инфраструктуры) с увеличением доли зеленых насаждений. Озеленение является самым универсальным и эффективным средством улучшения городской среды;

- экологизация городского транспорта за счет увеличения доли перевозок общественным транспортом (в первую очередь, на электрической тяге), использования автомобилей с невысоким расходом горючего и постепенного перевода транспорта на экологически чистое топливо (электричество, водород). Должна совершенствоваться транспортная инфраструктура (вынос части крупных магистралей за пределы города, создание внутригородских скоростных трасс с удобными транспортными развязками) и увеличиться вклад немоторизованного транспорта (велосипедов);

- «индустриальное переселение» – вынос за пределы города промышленных предприятий, загрязняющих среду;

- рециклирование твердых бытовых отходов: отдельный сбор, сортировка, переработка (производство бумаги из макулатуры, переплавка стекла, алюминиевых и жестяных банок, компостирование органической фракции отходов, утилизация пластика и автомобильных шин и т.д.);

- ресурсосбережение (вода) и энергосбережение во всех сферах коммунального хозяйства.

Идеальным вариантом городских экосистем могли бы быть экосити – небольшие зеленые города с населением 50-100 тыс. человек и плотностью 50-100 человек на 1 км<sup>2</sup>. Однако рост народонаселения делает возможности расселения людей в экосити весьма ограниченными (по существу, «экосити» есть в любом пригороде большого города, где в коттеджах живет наиболее процветающая часть общества). Задача городской экологии –

управлять экосистемами крупных городов с плотностью населения 5-10 тыс. человек на 1 км<sup>2</sup> (в том числе и мегаполисами масштаба Токио или Нью-Йорка, население которых превышает 20 млн. человек) так, чтобы сделать жизнь горожан в них более благоприятной и ослабить пагубное влияние этих «паразитов биосферы» на окружающую среду.

### **Контрольные вопросы**

1. Перечислите основные особенности городских экосистем.
2. Почему Ю. Одум назвал города «паразитами биосферы»?
3. Что такое экосити?
4. В каком направлении должны экологизироваться современные города?

### **13.2.3. Техносистемы промышленных предприятий**

В составе промышленных предприятий также имеется биота – сам человек, растения, используемые для озеленения территории, спонтанная флора и фауна. Тем не менее, количество энергии, которая протекает через живые организмы, ничтожно мало по сравнению с ее потоком в технологических цепях. По этой причине промышленные предприятия правильнее называть не экосистемами, а техносистемами, которые служат объектами промышленной экологии (Гридэл, Алленби, 2004). Основная идея, на которую опираются промышленные экологи, – организация техносистем на основе принципов, заимствованных из биологической экологии.

Основные положения промышленной экологии:

- анализ жизненных циклов изделий с целью выявления этапов производства, где образуются отходы, и где отмечается высокий расход ресурсов и энергии;
- рециклинг отходов, что снижает расход первичных ресурсов;
- промышленный симбиоз, при котором отходы одного предприятия используются как сырье для другого.

Использование принципов промышленной экологии позволяет экономить ресурсы и энергию, при этом снижается загрязнение окружающей среды газообразными, жидкими и твердыми отходами.

## Контрольные вопросы

1. Расскажите о главных отличиях техносистем и экосистем.
2. Сравните технологическую цепь и биологическую пищевую цепь.
3. Что такое промышленный симбиоз?

## Темы докладов на семинарских занятиях

1. Разнообразие наземных экосистем.
2. Разнообразие пресноводных экосистем.
3. Экосистемы океанов.
4. Особенности сельскохозяйственных экосистем.
5. Экологические проблемы городских экосистем.

## ГЛАВА 14. ДИНАМИКА ЭКОСИСТЕМ

Экосистемы постоянно меняются, причем в разных «биологическом времени» и «биологическом пространстве». При этом одновременно под влиянием самых разных причин в любой точке экосистемы происходят изменения, накладывающиеся друг на друга. Ситуация напоминает траекторию движения молекулы в колбе лабораторной мешалки, в которой разбалтывается смесь почвы и воды. Молекула совершает броуновское движение, вместе с колбой – колебательное, «встряхивательное», в мешалке движется вместе с планетой при ее вращении вокруг своей оси и совершает полет вокруг солнца, путешествует в галактике вместе с солнечной системой и т.д. Кроме того, в этот сложный тренд изменения положения молекулы могут встраиваться ее движения в связи с подъемами и опусканиями уровня суши, местными колебаниями поверхности почвы вследствие прохождения тяжелой техники и т.д.

По этой причине, чтобы разобраться в общих закономерностях динамики экосистем, необходимо расчленить все компоненты изменений под влиянием разных факторов и рассмотреть их порознь в разном «биологическом пространстве» и в разном «биологическом времени».

Следует сделать одно важное предварительное замечание. Мы уже отмечали, что полностью пересчитать все виды, входящие в состав экосистемы, при реальных затратах времени не удастся. Имен-

но поэтому экологи понимают экосистемы как явления в первую очередь функциональные, оценивают их продуктивность, круговороты веществ, закономерности перехода энергии по пищевым цепям и т. д. По этой же причине никто никогда не пытался изучить динамику экосистем с учетом всех входящих в их состав видов. Чаще всего о динамике наземных экосистем судят по изменению состояния ее автотрофного блока – совокупности растительных сообществ (или одного растительного сообщества), априори полагая, что эти изменения вызывают (и отражают) перестройку всей гетеротрофной биоты экосистемы в соответствии с принципом «разнообразие порождает разнообразие». Связь гетеротрофной биоты с растениями при этом может быть прямой – гетеротрофы (консументы и редуценты) питаются этими растениями, и косвенной – состав растительного сообщества отражает состояние условий среды (влажность почвы, содержание в воде кислорода, реакция среды и т. д.), которые влияют на состав консументов и редуцентов.

Динамика экосистем обычно изучается по такой схеме:

а) выявление динамики растительных сообществ с выделением стадий этой динамики как некой «канвы» для изучения изменения гетеротрофных компонентов экосистемы;

б) изучение динамики гетеротрофной биоты. При этом исследуется динамика либо наиболее важных видов (редких или ресурсных с целью их охраны или рационального использования), либо крупных таксономических групп – птиц, рыб, млекопитающих, отдельных групп насекомых.

Динамика растительных сообществ – это один из наиболее развитых разделов современной науки о растительности (Миркин и др., 2000). Именно поэтому, рассматривая динамику экосистем, мы в значительной мере будем опираться на теоретические разработки этой науки.

### 14.1. Классификация изменений экосистем

Все изменения можно разделить на два больших класса, впрочем, тоже связанных плавным переходом: циклическая динамика и векторизованные (направленные) изменения.

**Циклические изменения** – это колебания состава, структуры и функции экосистем вокруг некоторой средней величины, соответствующей состоянию экологического равновесия. Экосистема

в состоянии экологического равновесия характеризуется следующими признаками:

– состав видов сохраняется постоянным (хотя часть из них периодически находится в покоящемся состоянии или отсутствует в результате миграции);

– продукция автотрофов полностью перерабатывается гетеротрофами (суммарная биологическая продукция экосистемы равна ее суммарному дыханию), хотя часть ее может временно переходить в детрит;

– круговороты веществ замкнуты: сколько какого-то элемента израсходовано организмами, столько и возвращено обратно в окружающую среду. Если какое-то количество веществ покинуло экосистему (при «фоновой» эрозии почв, внутрипочвенном стоке, за счет денитрификации, испарения и т. д.), то оно компенсируется поступлением веществ в экосистему извне (идет процесс выщелачивания материнских пород, вещества поступают с током вод и т. д.).

**Направленные (векторизованные) изменения** – это изменения состава и функциональных параметров экосистемы. По своей природе они могут быть подразделены на три основных типа.

1. *Нарушения* – резкие изменения состава и функции экосистемы под влиянием внешнего фактора – при землетрясении, селевом потоке, пожаре, наводнении, распашке, вырубке леса, разливе нефти и т. д. Различные нарушения охватывают разное биологическое пространство: от нескольких квадратных метров (разлив небольшого количества нефти, вырубание одного или нескольких деревьев) до десятков квадратных километров (крупные пожары).

В зависимости от фактора, вызвавшего нарушение, и особенностей (устойчивости) экосистемы результат может быть очень разным, причем настолько разным, что трудно делать какие-либо обобщения о реакции экосистем на нарушения.

2. *Сукцессии* – постепенные изменения экосистемы, вызываемые внутренними или внешними факторами. При сукцессиях новые типы экосистем не формируются, эти процессы уже многократно повторялись (зарастали скалы и озера, происходили изменения под влиянием сильного выпаса и т.д.).

3. *Эволюция экосистем*. Эти изменения также постепенны, как и сукцессии, но отличаются результатом – возникают новые ансамбли видов, которых в природе еще не было. Такие измене-

ния экосистем могут быть природными и антропогенными. Природная эволюция протекает в геологическом масштабе времени. Ее изучение возможно лишь при использовании специальных палеонтологических методов – спорово-пыльцевого анализа, изучение отпечатков растений и животных на пластах каменного угля или минералов. В настоящее время она почти полностью подавлена *антропогенной эволюцией* экосистем.

Как и сукцессии, эволюция экосистем может быть не только *прогрессивной*, сопровождающейся их усложнением (обогащением состава видов и повышением биологической продукции), но и *регрессивной*, при которой происходит обеднение состава биоты экосистемы и (или) снижается ее продуктивность. Как правило, регрессивной является антропогенная эволюция экосистем.

Рассмотрим перечисленные варианты динамики экосистем более подробно.

### **Контрольные вопросы**

1. Какие общие черты характерны для циклических изменений экосистем?
2. Перечислите основные формы направленных изменений экосистем.
3. Чем отличаются прогрессивные и регрессивные изменения экосистем?

## **14.2. Циклические изменения экосистем**

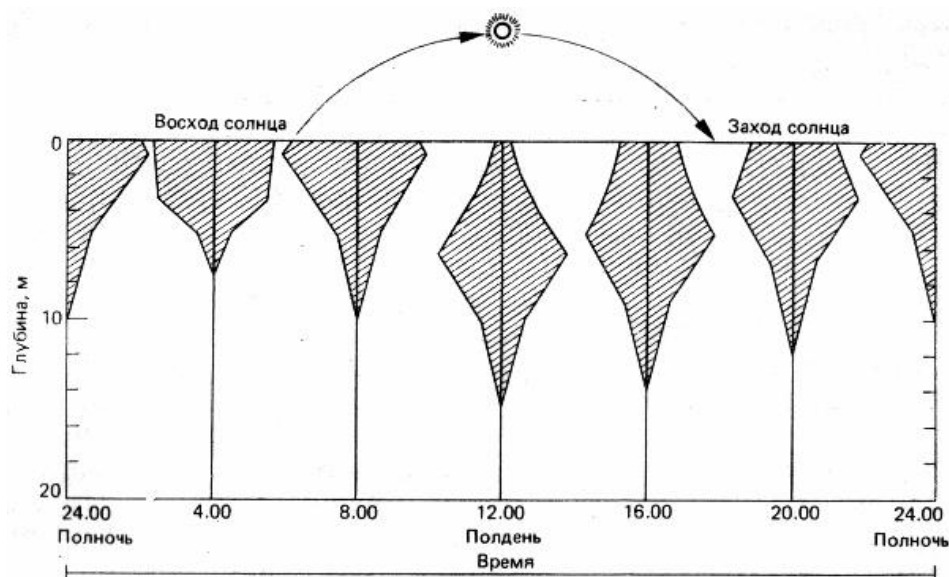
Циклические изменения экосистем очень разнообразны, они могут вызываться абиогенными причинами (в первую очередь изменением условий в суточном, годичном и многолетнем, разногодичном, периодах) и биогенными – флюктуациями плотности популяций ключевых видов. Циклическая динамика протекает в разных масштабах «биологического времени» и «биологического пространства».

### **14.2.1. Суточные изменения**

Суточные изменения наиболее наглядны в водных экосистемах (рис. 31). По мере увеличения освещенности воды, зоопланктон опускается или плывет вниз, а к вечеру, когда освещенность воды уменьшается, он вновь поднимается ближе к поверхности. Фитопланктон

более активно растет в дневные часы, а поедается животными в основном в ночное время. Разные виды зоопланктона мигрируют на разное расстояние – от нескольких сантиметров (одноклеточные жгутиковые) до десятков сантиметров и метров (ракообразные).

Суточные изменения связаны с биоритмами (см. 5.3.4): режимом жизнедеятельности дневных и ночных животных, закрыванием на ночь цветков, изменением положения листовых пластинок многих видов деревьев. У лотоса орехоносного, который образует «поля» в Астраханском заповеднике, ночью листья лежат на поверхности воды, как у кувшинки или кубышки, но днем приподнимаются над ней на несколько сантиметров, что резко изменяет условия жизни для плейстона – населения поверхности водоема, которое в дневные часы может находить убежища под зонтом из листа лотоса.



**Рис. 31. Суточная динамика планктона пресноводных экосистем (по Уиттекеру, 1980).**

В пустынях Центральной Азии в полуденные часы, когда температура на раскаленной поверхности почвы (точнее, песка или щебня, так как настоящей почвы в пустынях нет) достигает 60-80°С, жизнь практически замирает. Даже виды с дневной активностью зарываются в песок, прячутся в норы, пытаются найти тень под кронами саксаула. Многие дневные животные в период летнего зноя переходят к ночному образу жизни (змеи, пауки, чернотелки). Ночью активно перерабатывают экскременты жуки-копрофаги, кормятся тушканчики, хищные фаланги и скорпионы, лисицы, корсаки, вылетают на промысел козодой и домовые сычи.

В тундрах даже при непрерывном солнечном дне отмечаются суточные ритмы цветения растений, питания птиц, лёта насекомых и т.д. В суточном ритме меняются и функциональные параметры экосистем умеренных широт – интенсивность фотосинтеза и переработки первичной биологической продукции во вторичную. Лишь в почве, заселенной армадой простейших и беспозвоночных животных, почвенных водорослей, бактерий и грибов, жизнь в ночные часы замедляется незначительно.

#### 14.2.2. Сезонные изменения

Сезонные ритмы общеизвестны. С сезонами года связаны жизненные циклы большинства организмов (цветение и плодоношение растений, выведение потомства животными и т.д.). Обитатели экосистемы хорошо адаптированы к смене времен года: растения на зиму сбрасывают листья, теплокровные животные «утепляются», увеличивая прослойку жира и густоту шерстного покрова, впадают в спячку или мигрируют в более благоприятные условия (птицы), меняют «маскировочные халаты» (зайцы становятся белыми) и т. д. В разные сезоны года существенно различаются и функциональные параметры экосистемы. В умеренных широтах в зимнее время резко снижаются продукция и дыхание, хотя в тропических лесах сезонность «работы» экосистемы практически отсутствует. В степях жизнь экосистем замедляется дважды – зимой и во второй половине лета в период дефицита влаги.

Сезонная динамика ярко проявляется в водных экосистемах. В первой половине лета вода насыщена элементами минерального питания, и бурно (в соответствии с экспоненциальной кривой) размножаются виды фитопланктона. Их обилие к середине лета снижается в результате выедания зоопланктоном. Эвтрофицированные водоемы во второй половине лета «цветут» (происходит массовое развитие цианобактерий). У макрофитов к осени отмирают фотосинтезирующие органы и они зимуют в покоящемся состоянии корневищ или семян в сапропеле.

#### 14.2.3. Многолетние изменения

Этот вариант циклических изменений экосистем наиболее разнообразен.



**Климатогенные изменения.** Под влиянием климатических особенностей года (динамики температуры, количества осадков, паводков в пойменных экосистемах) изменяется величина первичной и вторичной биологической продукции. Кроме того, часть видов переживает неблагоприятные по климату годы в состоянии покоя (в год засухи в луговых сообществах развивается не более одной трети видов растений, а остальные переходят в состояние покоя – семян, «спящих» подземных органов и т. д.). Не менее значительными могут быть изменения в составе животного населения. Так, засухами порождаются миграции саранчи и крупных фитофагов.

**Зоогенные изменения.** Примером многолетних изменений экосистем, вызываемых биотическими причинами, является динамика степных экосистем Монголии под влиянием вспышек численности полевки Брандта – мышевидного грызуна, который в этих экосистемах является ключевым видом. При массовом развитии полевки резко меняется состав растительного сообщества: вместо ковылей, листья которых съедают грызуны, в разрыхленной полевками почве из корневищ развиваются побеги других злаков, особенно востреца (*Elymus chinensis*). Однако вслед за пиком численности начинается спад плотности популяции грызуна по причине болезней. И через несколько лет популяции ковылей также восстанавливаются, а корневищные злаки переходят в прежнее состояние «полупокоя» и «готовятся» к новой вспышке обилия грызунов. Колебания фаз востреца и ковыля – характерная особенность монгольских степей, изученных крупными российскими учеными А.А. Юнатовым и Е.М. Лавренко.

В европейских широколиственных лесах в некоторые годы массово развивается непарный шелкопряд. Его гусеницы почти полностью поедают листву деревьев, что улучшает условия для жизни растений напочвенного покрова (освещенность, обеспеченность элементами минерального питания за счет экскрементов гусениц). В итоге резко падает биологическая продукция деревьев, но возрастает продукция трав и соответственно связанных с ними фитофагов. В сибирской тайге вспышки численности сибирского шелкопряда становятся причиной полной гибели древостоя и циклических изменений экосистем с периодом до 200 лет.

Кабаны постоянно перерывают участки леса в поисках корма. На пороях площадью несколько десятков метров разрастаются

рудеральные растения, однако в течение 4-5 лет происходит восстановление почвенного покрова и, как следствие – циклическая динамика всей биоты. Естественно, что «вспашка» кабанами участка леса резко изменяет жизнь всего почвенного ценоза. Активизируется деятельность бактерий-аэробов и животных, предпочитающих условия рыхлых и хорошо аэрированных почв.

Более продолжительны циклы, вызываемые деятельностью бобров: после того, как они запрудят реку, в течение нескольких лет происходит интенсивная перестройка экосистемы и возрастает роль влаголюбивых растений и их спутников. Виды деревьев, неустойчивых к подтоплению и затоплению, вообще погибают. Однако за 10-20 лет использования этой территории бобры выедают растения, служащие им кормовой базой (в первую очередь ольху), и меняют место жительства. Происходит достаточно быстрое разрушение «гидромелиорированной» экосистемы и восстановление прежней. Этот цикл продолжается примерно 100 лет.

**Изменения, связанные с жизненными циклами растений.** В масштабе десятилетий происходят обратимые изменения лесов Дальнего Востока, связанные с биологическими циклами монокарпических видов бамбука из рода *Sasa*, являющихся ключевыми в этих экосистемах. Бамбуки, развивающиеся в подлеске, подавляют возобновление деревьев. Но после плодоношения бамбуки погибают, и в течение нескольких лет до следующего разрастания бамбуков активно возобновляются популяции деревьев.

В широколиственных лесах Восточной Европы в результате выпадения отдельных деревьев (от старости или под влиянием ветра) образуются «окна». В «окнах» размером несколько десятков метров формируются сообщества из эксплерентов (рудеральных трав, ольхи, березы), которые спустя несколько десятилетий замещаются «основными» видами этого типа леса. Исследователи тропических лесов называли эти сменяющие друг друга группы «дриадами» и «номадами». Динамика «дриад» и «номад» соответствует одной из моделей устойчивости экосистем: устойчивость в крупном масштабе биологического пространства складывается из неустойчивостей в мелком масштабе.

В целом любые циклические изменения экосистем – это отражение их пластичности, т.е. приспособленности состава, струк-

туры и функции к колебаниям условий среды и жизненным циклам ключевых видов.

### Контрольные вопросы

1. Перечислите варианты циклических изменений экосистем.
2. Приведите примеры суточных изменений экосистем.
3. Приведите примеры сезонных изменений экосистем.
4. По каким причинам происходят разногодичные изменения экосистем, приведите их примеры.

### 14.3. Сукцессии

Это самый разнообразный вариант направленной динамики экосистем. Различают следующие основные варианты сукцессий.

**Автогенные сукцессии** – постепенные изменения экосистемы под влиянием жизнедеятельности ее биоты, при которых меняются состав видов и функциональные параметры экосистемы в направлении формирования равновесного с климатом устойчивого состояния – климакса. В зависимости от того, возрастают или убывают в ходе сукцессий биологическая продукция, запас биомассы, видовое богатство, они разделяются на *прогрессивные* и *регрессивные*,

Автогенные сукцессии представлены тремя основными вариантами:

– *первичные автогенные*. Эти сукцессии начинаются «от нуля», т.е. в условиях, где практически не было жизни, которая в ходе сукцессии осваивает новое пространство (поверхность скал, обнажения грунта на месте тающих ледников, застывшие потоки лавы, водоемы и др.);

– *вторичные автогенные* (восстановительные). Эти сукцессии начинаются после полного или частичного разрушения экосистемы под влиянием нарушений или после прекращения процесса рассматриваемых ниже аллогенных сукцессий. Как правило, вторичные сукцессии протекают быстрее, чем первичные, так как от разрушенной первичной экосистемы остается какой-то запас «остатков жизни» – семена растений и их вегетативные органы в почве, споры мхов и грибов, покоящиеся стадии почвенных животных и др.;

– *гетеротрофные* (деградационные), в которых при разрушении субстрата последовательно сменяют друг друга группы детритофагов, редуцентов и связанных с ними хищников и паразитов.

**Аллогенные сукцессии** – постепенные изменения экосистем под влиянием внешнего по отношению к ним фактора. Эти сукцессии продолжаются до тех пор, пока действует внешний фактор. Как только его действие прекратится, начинается вторичная восстановительная сукцессия.

#### 14.3.1. Первичные автогенные сукцессии

Первичные автогенные сукцессии являются следствием освоения территорий, на которых жизнь отсутствовала («растекания жизни», по В.И. Вернадскому). При этом в результате освоения новых местообитаний под влиянием жизнедеятельности растений и гетеротрофных организмов из мертвого субстрата формируется почва и происходит обогащение видового состава экосистемы.

Первичные автогенные сукцессии зарастания субстратов, образовавшихся после таяния ледника на Новой Земле, в начале XIX столетия описал русский ученый К. Бэр. Сукцессии при зарастании скал в начале XX столетия исследовал Ф. Клементс, с именем которого во многом связано рождение концепции экологической сукцессии.

**Сукцессии при зарастании скал.** Процесс формирования экосистем на скалах описывался в самых разных районах планеты. В ходе сукцессии различается ряд стадий.

1. Поселение накипных лишайников (им может предшествовать стадия цианобактерий, которые сочетают функции фотосинтеза и азотфиксации и потому наиболее эффективно осваивают новые «беспочвенные» местообитания). В сообществах лишайников гетеротрофные компоненты, кроме грибного компонента лишайника, представлены простейшими, коловратками, нематодами. В щелях горной породы могут обитать клещи и мелкие насекомые. В таких экстремальных местообитаниях жизнь «пульсирует», все организмы активизируются после дождя и резко снижают жизнедеятельность в засушливое время.

2. Стадии листовых лишайников, поселения которых подготовлены деятельностью накипных лишайников. Эти организмы более активно преобразуют среду, и выделяемые ими кислоты разрушают поверхность скальной породы, на которой появляется тонкий слой детрита. Новые условия позволяют обитать значительно большему количеству гетеротрофов – коллемболам, пан-

цирным клещам, сеноедам, личинкам комаров-толкунчиков и др. Повышается и разнообразие микрофлоры редуцентов, перерабатывающих экскременты животных и их мертвые остатки.

3. После того, как мощность «почвы» достигнет нескольких миллиметров, на смену листовым лишайникам приходят мхи. Их ризоиды пронизывают слой мелкозема, толщина которого постепенно возрастает до 3 см. Мхи уменьшают колебания температуры на поверхности субстрата, что повышает разнообразие и активность гетеротрофной биоты.

4. Стадия формирования сообществ из мхов и сосудистых растений-петрофитов из родов тимьян, бурачок, горноколосник и др. Слой почвы становится более мощным, и в составе гетеротрофных животных повышается участие крупных беспозвоночных сапрофагов – энхитреид, дождевых червей, личинок насекомых и др.

5. В дальнейшем разнообразие сосудистых растений все более возрастает, и к травам добавляются кустарники, а потом и деревья, в первую очередь сосна. Это создает условия для появления в составе биоты птиц и мелких млекопитающих.

**Сукцессии при зарастании песков.** Изменения, аналогичные сукцессии на скалах, происходят при зарастании сыпучих песков. Например, в пустыне Каракум сукцессию открывает поселение многолетнего злака аристиды, способного жить в условиях подвижных песков. Корни у этого растения шнуровидные и заключены в чехол из сцементированных песчинок. Это защищает корни от высыхания и механического повреждения, если они окажутся на поверхности. За счет аристиды могут существовать уже некоторые насекомые, и потому на барханы начинают забегать в поисках пищи ящерицы. Вслед за аристидой поселяется корневищная песчаная осока, которая закрепляет подвижную поверхность песка. Вслед за осокой селятся кустарники джужгун и белый саксаул, а также многочисленные эфемеры. Обогащение видового состава растительности позволяет обитать тонкопалому суслику, мохноногому тушканчику, полуденной песчанке. Увеличивается разнообразие насекомых, которые служат кормовой базой ящериц. Появляются птицы – саксаульная сойка и дрофа-красотка, змеи и хищные млекопитающие.

Недавно были получены интересные данные о первичных сукцессиях на новых песчаных местообитаниях пустыни Арал-

кум, которая образовалась в результате снижения уровня Аральского моря. Площадь новой пустыни уже превысила 40 тыс. км<sup>2</sup>, так как вследствие высокого водозабора из рек Амударья и Сырдарья уровень моря упал на 20 м, причем процесс усыхания Арала остановить не удалось. Характер первичных сукцессий зависит от того, насколько засолены участки обнажившегося дна моря. Тем не менее, во всех случаях прослеживается следующая последовательность: однолетники-эксплеренты – аристида – богатовидовые сообщества с участием кустарников и саксаула. Поселение кустарников и деревьев начинается после 30 лет.

**Сукцессии при зарастании озер.** Как первичные сукцессии рассматривается зарастание неглубоких озер с постепенным превращением их в травяные болота. На первой стадии водную толщу заселяют рдесты, и свой вклад в сукцессию вносит пленка ряски, которая покрывает поверхность воды. За счет отложения сапропеля уровень дна постепенно поднимается, и к центру озера устремляются прибрежно-водные растения-амфибии – тростник, рогоз, хвощ топяной, а затем им на смену приходят осоки – стройная, прибрежная, пузырчатая. Когда озеро полностью превратится в травяное болото, на нем поселяются древесные растения – ольха черная и ива пепельная.

**Сукцессии на застывших лавовых потоках.** Эти сукцессии являются излюбленным объектом экологов и потому изучены очень хорошо. Как правило, сукцессия открывается поселением бобовых растений, чаще из рода люпин. Бобовые обогащают субстрат азотом. После этого поселяются злаковые травы, кустарники и деревья. Сукцессия протекает в десятки раз быстрее, чем сукцессия зарастания скал или субстратов, образовавшихся после таяния ледников. Причина тому – теплый климат в районах распространения большинства вулканов. Кроме того, субстрат лавовых потоков достаточно богат элементами минерального питания.

Аналогично описанным вариантам первичной автогенной сукцессии протекает процесс зарастания отвалов вскрышных пород на месте добычи полезных ископаемых. В зависимости от благоприятности климата и наличия во вскрышных породах элементов питания сукцессия протекает с разной скоростью. На Южном Урале уже через 30 лет на отвалах вырастает береза и формируется сомкнутый напочвенный покров трав. В Якутии карьеры, образующиеся

при добыче золота, зарастают крайне медленно, и первые деревья поселяются не ранее чем через 100 лет.

### Контрольные вопросы

1. Перечислите варианты первичной автогенной сукцессии.
2. Какие стадии можно выделить при описании сукцессии зарастания скал?
3. Какую роль играют первичные автогенные сукцессии в зарастании отвалов карьеров горнодобывающей промышленности?

#### 14.3.2. Концепция климакса

Концепция первичной автогенной сукцессии, в результате которой экосистема переходит в экологически равновесное состояние, наиболее соответствующее климату, связано с именем выдающегося американского эколога Ф. Клементса. Это равновесное состояние было названо *климаксом*<sup>1</sup>. Экосистемы стадий сукцессии на пути к климаксу Клементс назвал *серийными*.

**Представления Ф. Клементса. Моноклимакс.** Клементс считал, что в любом географическом районе с одним типом климата есть только один тип экосистемы – *моноклимакс*, который наиболее соответствует этому климату. К примеру, в Восточной Европе в биоме тайги – это еловый лес, в биоме широколиственных лесов – липово-дубовый лес, в биоме степей – разнотравно-ковыльная степь. Все иные типы экосистем «стремятся» перейти в этот тип, т.е. происходит процесс конвергенции (выравнивания) состава экосистем одного района: на скалах образуются почвы; озера зарастают, превращаясь в болота, которые со временем высыхают; происходит измельчение минеральных частиц (пески превращаются в суглинки); более сухие местообитания становятся более влажными за счет накопления органического вещества, которое способно удерживать дождевые и снеговые воды.

Кроме того, Клементс выделял множество разных типов сообществ (и соответствующих им экосистем), которые в результате действия какого-либо внешнего фактора «застревают» на определенной стадии сукцессии и не могут перейти в климакс, т.е.

---

<sup>1</sup> Неправильное транскрибирование английского слова «climax», которое читается как «клаймакс». Однако эта неверная транскрипция закрепилась в русском языке в основном благодаря медикам.

являются хронически сериальными. Например, субклимакс – это экосистема поймы реки, которая не переходит в климакс вследствие регулярных паводков. Дисклимакс – это экосистема, которая не переходит в климакс в результате действия нарушающего ее фактора (например, интенсивно используемая пастбище).

По Клементсу, в ходе сукцессий экосистем, формирующих климакс, возрастают продуктивность и биомасса, видовое богатство, сложность структуры (формируются почвы, появляются растения разных жизненных форм – деревья, кустарники, травы, что формирует дополнительные ниши для гетеротрофов). Повышается роль различных механизмов сосуществования – дифференциации экологических ниш, мутуализма, коадаптации между хищниками и их жертвами и т.д. Условия для жизни растений и видов гетеротрофной биоты в ходе такой сукцессии улучшаются, а сама последовательность видов в ходе сукцессии жестко детерминирована законами «онтогенеза» экосистем.

Ю. Одум (1986) подчеркнул, что в ходе сукцессии по мере ее приближения к климаксу происходит выравнивание соотношения первичной биологической продукции (P) и дыхания (R), т.е. в климаксовой экосистеме  $P=R$ . Вся продукция, которая образована за год, растрачивается на дыхание автотрофами и гетеротрофами, и потому дальнейшего увеличения биомассы не происходит. Отношение величины биомассы к продукции (B/P) возрастает до тех пор, пока на единицу потока энергии не будет приходиться максимум биомассы для данного климата (этот максимум будет различаться в зонах тайги, широколиственных лесов, степи, пустыни и т.д.).

По мере приближения к климаксу круговороты биогенных элементов становятся все более замкнутыми и медленными, причем возрастает доля биогенов, которые фиксированы в живых организмах и детрите (включая гумус почвы). В лесных экосистемах увеличивается роль ретранслокации – оттока минеральных элементов из отмирающих органов растений в живые.

В ходе сукцессии происходят «эстафеты» представителей флоры, фауны, грибов, микроорганизмов, причем в большинстве случаев виды r-стратегии сменяются видами K-стратегии (по Маккартуру и Уилсону) или виды стратегии R – видами стратегий C, S и различных переходных вторичных типов (CS, CR, RS, CRS, по Раменскому и Грайму). Таким образом, малолетники сменя-



ются многолетниками, а травы – деревьями, что приводит к увеличению биологической продукции за счет более полного использования ресурсов.

**Развитие представлений Ф. Клементса.** Работы Клементса навсегда останутся классикой экологии и краеугольным камнем теории динамики экосистем. Тем не менее, сформулированные им представления в ходе дальнейшего развития экологии в конце XX столетия претерпели существенные изменения:

1. В одном районе может формироваться не один, а несколько климаксов, т.е. экосистемы, которые формируются при сукцессиях зарастания скал, озер, песков, лессовидных суглинков и т. д., будут различными. Концепция моноклимакса, таким образом, переросла в концепцию *поликлимакса*.

2. Климакс – это не обязательно самая продуктивная и богатая видами экосистема. Как правило, наибольшим видовым богатством и продуктивностью отличаются как раз «предклимаксовые» серийные экосистемы.

3. Сукцессия не является жестко детерминированным, «запрограммированным» процессом, подобным онтогенезу организма, а имеет стохастический характер. Закономерности сукцессий можно выявить только при обобщении (усреднении) результатов наблюдений за несколькими конкретными сукцессиями, протекающими в одних и тех же условиях. В конкретных сукцессионных последовательностях приход видов в сукцессию и уход из нее может происходить в разной очередности. Более того, некоторые виды могут участвовать в одной конкретной сукцессии и не участвовать в другой. Мы уже говорили о том, что функциональных «ролей» в любой экосистеме всегда много меньше, чем число их возможных «исполнителей» (см. 12.3.2).

### Контрольные вопросы

1. Расскажите о содержании концепции моноклимакса.
2. Какие изменения происходят в течение автогенной сукцессии по мере ее приближения к климаксу?
3. Какие изменения концепции моноклимакса Ф. Клементса произошли в конце XX столетия?

### 14.3.3. Модели автогенных сукцессий

Ф.Клементс считал, что все сукцессии развития экосистем в направлении климакса подчиняются одной модели: улучшаются условия для жизни биоты и потому возрастают биологическая продукция и видовое богатство экосистемы. Современные экологи различают не менее трех моделей сукцессий:

*модель благоприятствования*, соответствующая представлениям о сукцессии Клементса: продуктивность и видовое богатство в ходе сукцессии возрастают вплоть до стадии климакса. Классический пример такой сукцессии – зарастание скал, где последовательно сменяют друг друга стадии цианобактерий и водорослей, накипных лишайников, кустистых лишайников и мхов, трав, кустарников и деревьев. При этом формируется почва с богатой биотой и повышается разнообразие население надземной части экосистемы;

*модель толерантности*, при которой условия ухудшаются, пример – превращение низинного болота в верховое. В ходе такой сукцессии происходит ухудшение условий минерального питания, поэтому снижаются продуктивность и видовое богатство. Ухудшаются условия для жизни биоты при восстановительной сукцессии на богатых субстратах (на вырубке, залежи, гари): первым растениям-поселенцам достается больше ресурсов минерального питания и света, чем вторым и третьим, которые должны обеспечивать себя ресурсами в условиях возрастающей конкуренции;

*модель ингибирования*, при которой появляется ключевой вид, блокирующий дальнейшие изменения. В результате происходит остановка сукцессии и она не доходит до стадии климакса. Например, на лесных гарях в Шотландии кукушкин лен блокирует поселение деревьев, в пустынях Средней Азии поселению кустарников и саксаула препятствует корка, которую образуют цианобактерии, водоросли и некоторые мхи. Восстановление прерии в Северной Америке блокируется разрастанием заносных европейских злаков-однолетников, в первую очередь костром кровельным. В степных предгорьях Северного Кавказа блокирующим видом является бородач (*Bothriochloa ischaetum*). В горно-лесной зоне Южного Урала на территории заброшенных населенных пунктов не восстанавливается лес, потому что сукцессию блокируют нитрофильные рудеральные виды, в первую очередь крапива двудомная. В южных

районах Восточной Европы блокирующим видом является заносное американское растение циклахена.

В ходе сукцессии может происходить смена модели благоприятствования моделью толерантности: на первых стадиях условия улучшаются, а по мере приближения к климаксу – ухудшаются. Это характерно для сукцессий зарастания лавовых потоков в теплом климате: на первых стадиях условия улучшаются за счет бобовых (особенно из рода люпин), которые способствуют обогащению субстрата азотом, а в дальнейшем – ухудшаются, так как обостряется конкуренция. Сходным образом происходит смена моделей сукцессий при зарастании субстратов, освобождающихся ото льда в Арктике: вначале за счет деятельности цианобактерий, а затем мхов, лишайников и кустарничков условия улучшаются, а после поселения ели, которая затеняет поверхность и обостряет конкуренцию за почвенные ресурсы, – ухудшаются.

Несмотря на то, что автогенные сукцессии протекают спонтанно по присущим им внутренним законам, человек, зная эти законы, может влиять на скорость сукцессии. Так, для ускорения самозарастания отвалов пустой породы проводится биологическая рекультивация – их поверхность покрывается тонким слоем торфа или почвы, в которой содержатся семена растений. Кроме того, процесс зарастания может быть ускорен посевом семян луговых трав или посадкой кустарников и деревьев.

### **Контрольные вопросы**

1. Чем отличаются сукцессии, протекающие в соответствии с моделями благоприятствования и толерантности?
2. Приведите примеры сукцессий, протекающих по модели ингибирования.
3. Приведите примеры сукцессий со сменой модели.

#### **14.3.4. Гетеротрофные сукцессии**

Движущей силой автотрофных сукцессий является солнечная энергия, усваиваемая растениями-продуцентами и передаваемая по пищевым цепям консументам и редуцентам. Однако подобно тому, как существуют гетеротрофные экосистемы, работающие на «готовом» органическом веществе, возможны и гетеротрофные (деградационные) сукцессии. Эти сукцессии происходят при

разложении мертвого органического вещества (детрита): трупа животного, «лепешки» экскрементов коровы, упавшего ствола дерева, лесной подстилки и т.д. В гетеротрофных сукцессиях происходит «эстафета» гетеротрофной биоты, которая представлена беспозвоночными, грибами и бактериями.

Гетеротрофная сукцессия в опавшей хвое сосны продолжается около 10 лет (Бигон и др., 1989). Поскольку опавшая хвоя постоянно покрывается новыми слоями опада, то изучение лесной подстилки от ее верхней границы до почвы позволяет судить об изменении биоты во времени. Сукцессия происходит постепенно, тем не менее, ее можно условно разделить на три стадии:

1. Длится около 6 месяцев, в течение которых происходит первый этап разложения хвои. Впрочем, до 50 % живых сосновых хвоинок уже поражено грибом *Coniosporium*, который открывает эту сукцессию. После опадения хвои этот гриб быстро исчезает, и на ней поселяются грибы *Fusicoccum* и *Pullularia*. В конце стадии массово развивается гриб *Desmazierella*;

2. Длится два года. В число участников сукцессии, кроме *Desmazierella*, включаются *Sympodiella* и *Helicoma*, к которым добавляются почвенные клещи;

3. Наиболее продолжительная, которая длится 7 лет. Основными деструкторами хвоинок становятся почвенные животные – ногохвостки, клещи и олигохеты-энхитреиды. Хвоя спрессовывается, после этого интенсивность разложения резко снижается и сукцессия вступает в стадию «климакса».

Другой пример – сукцессия состава насекомых-ксилофагов, участвующих в разложении древесины. Различаются пять стадий этой сукцессии: живой древесины, ослабленной древесины, мертвого целого дерева, частично разложившейся древесины, полностью разложившейся древесины. На каждой стадии – своя фауна ксилофагов.

Гетеротрофную сукцессию можно продемонстрировать в эксперименте на сенном растворе, где вначале расцветает пышная культура разнообразных бактерий, которые при добавлении прудовой воды сменяются простейшими из родов *Hypotricha*, *Amoeba*, *Vorticella*. После того, как ресурсы исчерпываются, сукцессия останавливается, а участвовавшие в ней организмы переходят в покоящееся состояние.

## Контрольные вопросы

1. Какие сукцессии называются гетеротрофными?
2. Приведите пример гетеротрофной сукцессии.
3. Каким экспериментом можно проиллюстрировать гетеротрофную сукцессию?

### 14.3.5. Вторичные автогенные (восстановительные) сукцессии

Восстановительные сукцессии по своему характеру мало отличаются от первичных, но, как отмечалось, протекают в экосистемах, которые частично или полностью нарушены внешним воздействием (как правило, деятельностью человека). Они обычно протекают быстрее, чем первичные, на их скорость влияет степень сохранности экосистемы и наличие источников диаспор для ее восстановления.

**Сукцессии на залежах в степи.** Это наиболее распространенный и хорошо изученный вариант восстановительной сукцессии. На заброшенном поле постепенно, через стадии полевых (сегетальных) сорняков, которые доминировали в первый год, и рудеральных видов (вначале одно-двулетних, а потом многолетних корневищных), разраставшихся в последующие 3-5 лет, формировался степной травостой. Соответственно обогащалась и фауна.

Восстановление растительности на залежи происходит достаточно долго – не менее 25 лет. Человек научился ускорять этот процесс. Дж. Кертис (J. Curtis) в 1920-х годах значительно быстрее восстанавливал прерии за счет «искусственного семенного дождя» – смеси семян, собранных на сохранившихся участках прерии. Восстановление лугов высевом смеси семян, собранных в естественных луговых сообществах, практикуется сегодня в Англии.

Ставропольский ботаник Д. Дзыбов разработал экономичный способ ускорения восстановительной сукцессии путем посева сена с целинного степного участка на вспаханную почву. Семена высыпаятся в почву и сукцессия восстановления степи резко ускоряется: к пятому году в такой «агростепи» есть уже до 80 % видов растений целинной степи. Этот же метод сегодня используется для восстановления ксеротермной травяной растительности в Германии. Для ускорения восстановительных сукцессий экосистем тундры на Аляске, нарушенных при добыче нефти, применяли азотные удобрения.

Восстановительные сукцессии активно протекают не только на залежах, но и в посевах многолетних трав, в которые после 2-5 годов жизни внедряются виды местной флоры. Это позволяет использовать старовозрастные посевы многолетних трав для повышения биологического разнообразия сельскохозяйственных экосистем.

**Сукцессии состава гетеротрофной биоты.** Само собой разумеется, что в ходе восстановительных сукцессий меняется вся гетеротрофная биота экосистемы. В литературе приводятся данные об изменениях фауны птиц, грызунов, насекомых.

Сукцессия состава населения птиц изучалась в прериях США (Одум, 1986). Количество видов гнездящихся птиц менялось от 15 до 239, причем, на разных стадиях сукцессии состав птичьего населения существенно менялся:

– на первой стадии (первые 3 года), когда доминировали травянистые растения, число видов птиц менялось от 15 до 40 видов, причем доминировали саванный воробей и луговой трупиял;

– на второй стадии (кустарников), которая продолжалась 22 года, орнитофауна возросла до 136 видов, причем, наиболее массовыми были американская славка, овсянка, желтогрудая славка;

– на третьей стадии (соснового леса), 35-100 лет сукцессии, орнитофауна была самой богатой и достигала 239 видов. Самыми массовыми были древесница, тонагра, тиранн, верион желтолобый;

– на заключительной стадии (дубово-гикориевого леса), которая формируется через 150-200 лет после забрасывания пашни, разнообразие птичьего населения снизилось до 228 видов. К видам соснового леса добавляются американская кукушка, еще два вида древесницы и тиранн зеленый.

Данные о восстановительной динамике фауны были получены при изучении восстановления европейской тайги (Шилов, 1998). Так, восстановление ельника (Костромская область) сопровождалось изменением фауны грызунов и насекомых. На стадии открытой лесосеки (1-2 года после вырубки) фауна грызунов была представлена видами обыкновенных полевых из рода *Microtus*, на смену которым при восстановлении леса приходили виды лесных полевых из рода *Clethrionomys*, причем на средней стадии сукцессии эти виды сочетались. Сходный характер имела и динамика насекомых (табл. 24). В целом энтомофауна обеднялась за счет резкого уменьшения числа цикад, уменьшалось количество особей других групп, исключая пауков, количество которых увеличивалось.

Таблица 24

**Динамика численности основных групп насекомых  
при восстановлении еловых, елово-пихтовых  
и сосновых лесов (на 100 взмахов сачком)**

Группы насекомых и пауки	Стадии сукцессии		
	Открытые вырубки	Зарастающие вырубки	Спелый лес
Цикады	126	23	-
Клопы	34	15	8
Жуки	11	11	7
Двукрылые	132	159	107
Пауки	9	16	15
Всего	312	224	137

**Постпастбищная демутация.** При снижении пастбищной нагрузки процесс пастбищной дигрессии, рассматриваемый в следующем разделе, сменяется процессом восстановительной сукцессии Пациенты-пастбищники (подорожники, одуванчик, лапчатка гусиная, клевер ползучий на лугу; полынь австрийская и типчак в степи) при отсутствии сильного выпаса теряют свои конкурентные преимущества и резко снижают обилие, и увеличивают обилие виды высокотравья. Возрастает проективное покрытие и видовое богатство травостоя.

**Дезэвтрофикация водоемов.** После того, как в водную экосистему прекратится поступление биогенов, процесс эвтрофикации (см. следующий раздел) прекращается и начинается вторичная восстановительная сукцессия. Такая сукцессия была изучена на озере Вашингтон крупным американским экологом Т. Эдмондсоном (1998). В ходе описанной сукцессии обильно размножившиеся цианобактерии постепенно были вытеснены зелеными и диатомовыми водорослями, параллельно возросло биоразнообразие зоопланктона и нектона (рыб). Избыточные биогены, поглощенные планктонными организмами, после их смерти осели на дно водоема и были захоронены в сапропеле. После снижения содержания питательных элементов водная экосистема восстановилась (птицы занесли семена водных растений и икру рыб).

К числу вторичных автогенных сукцессий относятся также восстановление лесов на вырубках, после пожаров или после полной гибели древостоя под влиянием сибирского шелкопряда.

### Контрольные вопросы

1. Какие сукцессии относятся к вторичным автогенным (восстановительным)?
2. Охарактеризуйте восстановительную сукцессию растительного сообщества на конкретном примере.
3. Приведите примеры изменения гетеротрофной биоты экосистемы в ходе восстановительной сукцессии.
4. Как протекают сукцессии деэвтрофикации водных экосистем?

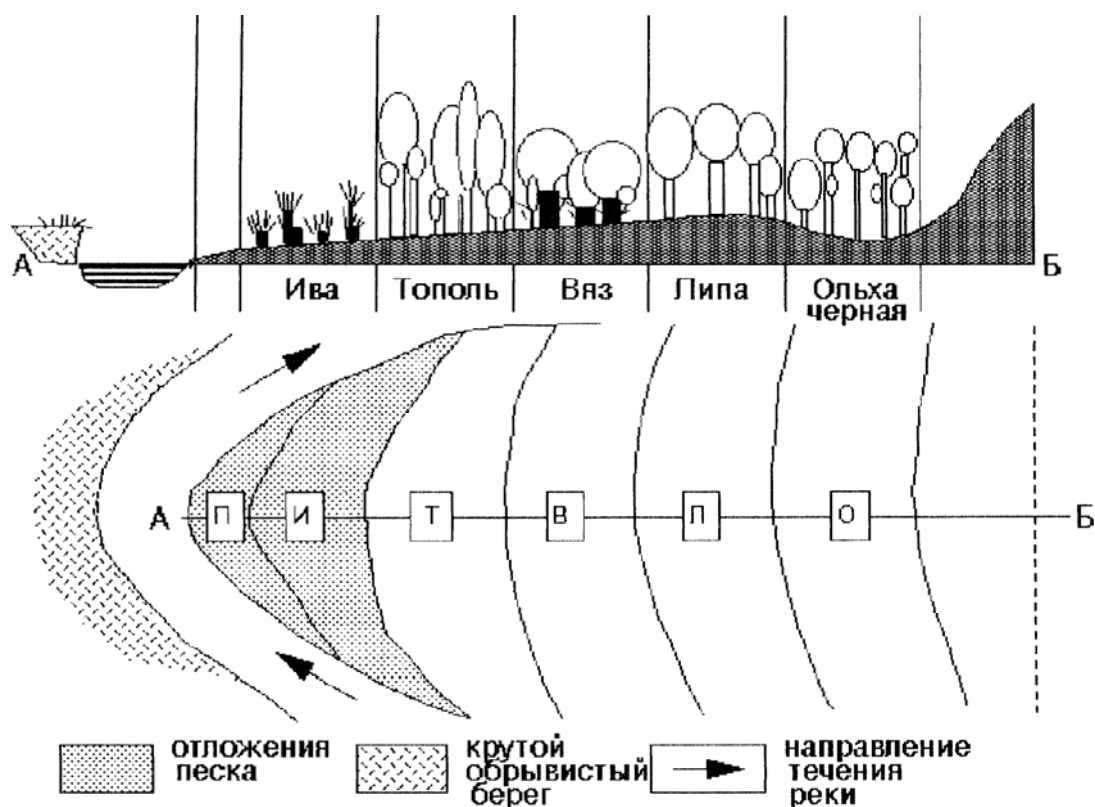
#### 14.3.6. Аллогенные сукцессии

Аллогенные сукцессии вызываются факторами, внешними по отношению к экосистемам. Такие сукцессии чаще всего протекают в результате влияния человека, хотя возможны и природные аллогенные изменения.

**Сукцессии в речной пойме.** В результате меандрирования реки, углубления базиса эрозии русла и отложения наилка уровень поймы повышается. Соответственно уменьшаются длительность заливания и количество наилка, который отлагается в период паводка. В результате этого в экосистемах пойм умеренной полосы последовательно сменяют друг друга сообщества ивняков, тополельников, вязовых и липово-дубовых лесов и полностью меняется состав травянистых видов (рис. 32). Меняется и состав гетеротрофной биоты, так как разные растительные сообщества предоставляют им соответствующую кормовую базу. Кроме того, состав растительного сообщества отражает длительность затопления в период паводка, что во многом предопределяет возможность выживания разных видов насекомых, почвенной фауны и т.д.

**Пастбищная дигрессия.** Наиболее распространенным примером аллогенной сукцессии является пастбищная дигрессия – изменение экосистем злаковников (лугов и степей) под влиянием выпаса. При высоких пастбищных нагрузках снижается видовое богатство, биологическая продукция, биомасса и происходят изменения состава растительного сообщества и сопровождающей его





**Рис. 32. Сукцессия в экосистеме речной поймы**  
(А–Б – профиль, проложенный через сегмент речной поймы;  
П – отложения песка; И, Т, В, Л, О – первые буквы названий  
растений-доминантов)

фауны: на смену высоким и хорошо поедаемым растениям приходят низкорослые и плохо поедаемые (последние могут быть и высокорослыми, как, например, виды чертополоха – род *Carduus*). В степных экосистемах различаются стадии пастбищной дигрессии: ковыльная, типчаковая, полыньковая с господством *Artemisia austriaca*. На заключительных стадиях такой сукцессии происходит рудерализация, и массово развиваются однолетники, использующие для быстрого роста перерывы между циклами стравливания и условия ослабленной конкуренции с многолетниками, которые угнетены выпасом. В ходе сукцессии резко снижается проективное покрытие травостоя и его видовое богатство.

В табл. 25 приведены основные виды растений, характерные для трех стадий пастбищной дигрессии луговых и степных сообществ в средней полосе европейской части России. Под влиянием пастбищной дигрессии в 3-5 раз снижается первичная биологическая продукция и в 2-3 раза – видовое богатство сообществ.

Таблица 25

Изменение состава преобладающих видов, видового богатства (число видов на 100 м<sup>2</sup>) и урожайности (в сухом веществе) под влиянием пастбищной дигрессии на лугах и в степях

Тип растительности	Интенсивность выпаса		
	Слабый	Умеренный	Сильный
Луг	Крупные злаки ( <i>Festuca pratensis</i> , <i>Bromopsis inermis</i> , <i>Dactylis glomerata</i> ), бобовые, разнотравье; 40-60 видов; 40-20 ц/га	<i>Poa angustifolia</i> , виды рода <i>Alchemilla</i> , <i>Taraxacum officinalis</i> , <i>Trifolium repens</i> ; 20-40 видов; 20-5 ц/га	<i>Polygonum aviculare</i> , <i>Potentilla anserina</i> , виды рода <i>Carduus</i> ; 10-20 видов; менее 5 ц/га
Степи	<i>Stipa pennata</i> , бобовые, разнотравье; 80-100 видов; 20-10 ц/га	<i>Festuca valesiaca</i> , <i>Stipa capillata</i> , <i>Fragaria viridis</i> ; 60-80 видов; 10-3 ц/га	<i>Artemisia austriaca</i> , <i>Polygonum aviculare</i> , <i>Ceratocarpus arenarius</i> ; 20-40 видов; менее 3 ц/га

**Эвтрофикация водоемов.** Чрезвычайно распространенным и нежелательным процессом изменения водных экосистем сегодня является их эвтрофикация – изменение в результате поступления большого количества элементов минерального питания, в первую очередь фосфора. Основной причиной эвтрофикации является смыв удобрений с полей, а также стоки животноводческих ферм.

В ходе сукцессии первыми гибнут диатомовые водоросли, вслед за ними – зеленые водоросли, которые вытесняются цианобактериями. Некоторые штаммы цианобактерий выделяют в воду токсичные вещества, которые вызывают гибель многих организмов. При опускании на дно они разлагаются редуцентами, что требует большого количества кислорода. В итоге в таком обед-

ненном кислородом водоеме гибнет большинство видов рыб и макрофитов (в первую очередь таких требовательных к чистой воде, как сальвиния, водокрас лягушечий, горец земноводный). В то же время роголистник, рогоз широколистный и ряски могут выдерживать достаточно высокий уровень загрязнения и сохраняться в такой эвтрофицированной экосистеме. Вокруг эвтрофицированного водоема ощущается дурной запах, в мелководье скапливается бурая пена, содержащая погибший планктон.

Если количество стоков ограничено или они уже прекращены, водная экосистема сама может справиться с загрязнением – произойдет процесс деэвтрофикации, описанный в предыдущем разделе. Успешно противостоять эвтрофикации могут макрофиты, активно усваивающие элементы минерального питания. Однако самоочистительная способность водных экосистем ограничена, и потому если стоки поступают длительное время и в большом количестве – происходит подрыв экосистем.

От эвтрофикации следует отличать отравление водных экосистем промышленными и бытовыми стоками, которые содержат токсичные вещества, например тяжелые металлы. Если поступление токсикантов ограничено, то экосистема может справиться и с ними: ядовитые вещества попадут в организмы ее обитателей, а после их смерти будут захоронены в сапропеле на дне. На дне водоемов Куйбышевского, Волгоградского и других водохранилищ накопился многометровый слой токсичных осадков, образующихся в процессе самоочищения. Если поступит значительное количество токсичных веществ и тем более если они будут поступать регулярно, водная экосистема восстановиться не сможет.

**Рекреационные сукцессии.** Изменения растительности под влиянием отдыхающих особенно широко распространены в лесопарках и пригородных лесах. Влияние отдыхающих на лес разнообразно: они вытаптывают растения напочвенного покрова, уплотняют почву и, кроме того, уничтожают красивоцветущие растения (особенно страдают от сбора весенние эфемероиды – ветреница, пролеска, хохлатка и др.). При этом разрушается лесная подстилка, наличие которой является важным условием жизни лесного сообщества: в подстилке и непосредственно под ней расположены корни большинства травяных растений.

При рекреационном воздействии меняется в первую очередь напочвенный покров леса. Так, в широколиственных лесах на смену типичным лесным травам, таким, как копытень, купена, вороний глаз и др. (сныть выдерживает вытаптывание и сохраняется), приходят луговые – ежа сборная, овсяница луговая, герань луговая и др. При сильном рекреационном влиянии напочвенный покров начинает напоминать луговое пастбище с преобладанием низкотравья, в первую очередь подорожника, одуванчика, мятлика однолетнего. Исчезают возобновление деревьев и виды подлеска, а затем вследствие уплотнения почвы угнетаются деревья – вначале снижаются их приросты, а затем древостой начинает усыхать, и появляются деревья с сухими вершинами. Обедняется фауна, в первую очередь птиц. В табл. 26 показаны изменения леса в ходе рекреационной сукцессии.

Таблица 26

**Изменение лесного сообщества  
в ходе рекреационной сукцессии**

Признак	Стадии сукцессии		
	I	II	III
Влияние рекреации	Слабое	Среднее	Сильное
Подстилка	Сохраняется хорошо	Частично нарушена	Исчезла
Древостой	В хорошем состоянии	Снижаются приросты	Начинает усыхать
Возобновление	Представлено	Отсутствует	Отсутствует
Подлесок	Хорошо развит	Изрежен	Отсутствует
Напочвенный покров	Типичный для леса	Исчезают теневыносливые виды, появляются луговые травы	Представлен луговыми травами, приспособленными к интенсивному вытаптыванию, и рудеральными видами

**Радиационная сукцессия.** Влияние радиации на состав экосистем было изучено Р. Уиттекером и Г. Вудвелом на радиационном полигоне о. Лонг (США). При повышении дозы радиации (использовался источник гамма-излучения) происходила сукцессия, которая была как бы зеркальным отражением сукцессии зарастания скал, описанной Ф. Клементсом: вначале гибли деревья, потом кустарники, травы, мхи и при самых высоких дозах радиации сохранялись только почвенные водоросли. В районе Чернобыля после аварии сукцессия прошла первую стадию – в лесах, расположенных вблизи АЭС, усох древостой. Однако спустя несколько лет лес начал интенсивно восстанавливаться.

Как правило, аллогенные сукцессии сопровождаются снижением продуктивности и биоразнообразия, хотя на первых стадиях сукцессии эти параметры могут возрасти. Травяные сообщества при умеренном выпасе, леса при некотором влиянии отдыхающих или водные экосистемы при легкой эвтрофикации имеют более богатый видовой состав, чем те же сообщества, не испытывающие внешних влияний (гипотеза влияния умеренных нарушений).

**Изменения под влиянием внесения удобрений.** При удобрении естественных лугов возрастает их продукция в 2 и более раза, но снижается видовое богатство в 2-2,5 раза. Причиной этой сукцессии является обострение конкуренции в связи с повышением уровня обеспечения ресурсами. Усиливают свою роль эвтрофные широколиственные злаки (ежа сборная, коротконожка перистая, тимофеевка луговая) и вытесняют виды, менее требовательные к почвенному плодородию, реализованные экологические ниши которых не включают богатые почвы (см. 7.4). Удобрение лугов нанесло большой ущерб видовому богатству центральноевропейских горных лугов на бедных почвах. Подобным образом снижение видового богатства может сопровождаться возрастанием биологической продукции и при эвтрофикации водоемов.

В настоящее время предпринимаются попытки восстановить биологическое разнообразие горных лугов запретом на внесение минеральных удобрений. Однако процесс восстановления сдерживается ограниченностью естественных источников семян.

## Контрольные вопросы

1. Расскажите об изменениях экосистем под влиянием интенсивного выпаса.
2. Какие изменения происходят в водных экосистемах при эвтрофикации?
3. Как влияют на экосистемы высокие дозы радиации?

### 14.4. Эволюция экосистем

Отличие эволюции экосистем от сукцессий заключается в том, что в ходе эволюции появляются новые комбинации видов и вырабатываются новые механизмы их сосуществования.

#### 14.4.1. Природная эволюция экосистем

Эволюция экосистем – это сложный процесс, в котором участвуют две главных составляющих: эволюция видов одного трофического уровня и эволюция отношений между видами разных трофических уровней. Итогом природной эволюции является разнообразие экосистем, которое было рассмотрено в гл. 13.

**Эволюция организмов одного трофического уровня.** Для организмов одного трофического уровня важны два механизма эволюции – диверсификация и унификация (см. 7.3). В первом случае усиливается несходство видов, т.е. происходит эволюция «от», что позволяет видам занимать разные экологические ниши и устойчиво сосуществовать в сообществе. Разделение экологических ниш смягчает конкуренцию и может дополняться уже рассмотренными механизмами взаимного (как в семейных группах животных) или одностороннего благоприятствования (как у растений-«нянь» и их подопечных).

Во втором случае происходит эволюция «к», т. е. унификация экологических характеристик видов. Обладающие равными конкурентными способностями виды могут сосуществовать в одном сообществе (проявляется модель нейтральности), что облегчается влиянием хищников и паразитов, которые ослабляют конкурирующие особи. Кроме того, такие виды могут занимать одну и ту же нишу в разных местах сообщества (микросайтах) или поочередно в одном микросайте. Соотношение диверсификации и унификации, видимо, различается в разных группах организмов.

**Эволюция отношений видов разных трофических уровней.** У взаимодействующих организмов разных трофических уровней в ходе эволюции может формироваться широчайшая гамма коадаптаций: от различных форм мутуализма (облигатного или протокооперации), аменсализма, комменсализма до приспособлений, смягчающих антагонистические отношения (между растениями и фитофагами, хищниками и жертвами, хозяевами и паразитами).

Коадаптации отношений «растение – фитофаг» и «хищник – жертва» часто имеют диффузный (коллективный) характер): приспособляются друг к другу не отдельные виды (вид А – вид Б), а целые гильдии («команды»). Например, в саванне приспособляются друг к другу «команды» трав и травоядных, древесных растений и веткоядных. Разумеется, приспособление в этом случае означает не взаимопомощь, а снижение интенсивности антагонистических отношений.

Вследствие диффузной коадаптации, в основе «триплетов» из организмов трех трофических уровней («растение – фитофаг – зоофаг», «фитофаг – хищник первого порядка – хищник второго порядка», «хищник первого порядка – хищник второго порядка – паразит») лежат не пищевые цепи, а пищевые сети, в которых виды могут замещать друг друга. В этом проявляется уже упомянутый принцип: количество функциональных ролей в экосистеме много меньше, чем число их потенциальных исполнителей.

Таким образом, сеткообразность процесса эволюции экосистем не исключает возможности возникновения прочных и однозначных связей, в первую очередь в парах «хозяин – паразит» или при мутуалистических отношениях.

### **Контрольные вопросы**

1. Какую роль в эволюции экосистем играет диверсификация видов?
2. Расскажите о роли унификации видов для их сосуществования.
3. Что такое диффузная коадаптация?

#### 14.4.2. Антропогенная эволюция экосистем

Природная эволюция экосистем протекает в масштабе тысячелетий, в настоящее время она подавлена антропогенной эволюцией, связанной с деятельностью человека. Биологическое время антропогенной эволюции имеет масштаб десятилетий и столетий.

Антропогенная эволюция экосистем разделяется на два больших класса (по типу процессов): целенаправленная и стихийная. В первом случае человек формирует новые типы искусственных экосистем. Результатом этой эволюции являются агроэкосистемы, садово-парковые ансамбли, морские огороды бурых водорослей, фермы устриц и т.д. Однако к «плановой» эволюции всегда добавляются «неплановые» процессы: происходит внедрение спонтанных видов, например, сорных видов растений и насекомых-фитофагов в агроценозы, расселение случайно занесенных видов и натурализация интродуцированных сельскохозяйственных растений. Человек стремится подавить такие «неплановые» процессы, но часто это оказывается практически невозможно.

Стихийная антропогенная эволюция экосистем играет большую роль, чем целенаправленная. Она более разнообразна и, как правило, имеет регрессивный характер: ведет к снижению биологического разнообразия, а иногда и продуктивности.

**Антропогенная гомогенизация биосферы.** Основу этого варианта эволюции составляет появление в экосистемах видов, непреднамеренно (реже преднамеренно) занесенных человеком из других районов. Масштаб процесса столь велик, что принял характер «великого переселения» и «гомогенизации» биосферы под влиянием человека. Заносные виды называются адвентивными, а процесс внедрения (инвазии) адвентивных видов в экосистемы — адвентизацией.

Расселению адвентивных видов способствует антропогенное нарушение экосистем и отсутствие видов-антагонистов, которые могут контролировать плотность популяций видов-пришельцев. Отсутствие антагонистов (фитофагов) способствовало расселению североамериканской опунции в Австралии и амазонского водного гиацинта в Африке и Азии.

Ярким примером антропогенной гомогенизации биосферы является так называемая «африканизация» американских саванн.



Вместе с черными рабами с сеном, на котором в трюмах спали негры, из Африки были завезены семена многих видов африканских злаков. Значительная часть занесенных растений успешно прижилась в саваннах (*Hyperhenia ruta*, *Panicum maximum*, *Brachiaria mutica* и др.). Этому помогли и завезенные из Европы коровы, которые в отличие от местного мелкого скота индейцев были мало подвижны и сильно вытаптывали растительность, нарушая ее покров у водоемов, что облегчало приживание растений-африканцев. Итог этого переселения был поразительным: по сей день деревья и кустарники в этих саваннах – американцы, а большинство видов трав – выходцы из Африки.

«Экологические взрывы» вызывает занос видов, которые называются ключевыми. Однако чаще такие «взрывы» вовсе не происходят, так как адвентивный вид вообще не вытесняет аборигенные виды из сообщества или если вытесняет, то берет на себя выполнение функциональной роли вытесненного вида. Так, в широколиственных лесах Канады без ущерба для местной флоры прижилось более десятка европейских видов растений, в том числе подорожник, одуванчик, валериана, лопух, мать-и-мачеха и др. Аналогична ситуация с животными. Напугавшая экологов дальневосточная рыба ротан (головешка), которая поедает молодь и икру всех видов рыб, в большинстве экосистем оказалась под контролем щуки, и потому существенного вреда не наносит.

**Усиление местных синантропных видов.** В процессе антропогенной эволюции могут усиливаться некоторые синантропные виды местной флоры и фауны, которые оказались преадаптированными к режиму возрастающих антропогенных нагрузок. В прошлом они были связаны с местами локальных естественных нарушений – горных селей, пороев, вытаптываемых участков экосистем у водоемов, лежбищ крупных фитофагов, таких как зубры или бизоны, и т.д. Яркий пример такой эволюции – формирование экосистем с господством бородача на северном Кавказе. До поры до времени этот злак занимал локальные местообитания на галечнике вдоль рек, однако после резкого возрастания влияния человека в силу преадаптации к режиму нарушений он быстро расселился на огромных площадях.

**Последствия антропогенной эволюции.** Результатами антропогенной эволюции экосистем, кроме того, являются:

– уничтожение видов или снижение их генетического разнообразия за счет гибели части экотипов (число страниц в Красных книгах во всех странах год от года увеличивается);

– смещение границ природных зон – развитие процесса опустынивания в степной зоне, вытеснение травяной растительностью лесов у южной границы их распространения;

– возникновение новых экосистем, устойчивых к влиянию человека (например, экосистем сбитых пастбищ с обедненным видовым богатством);

– формирование новых сообществ на антропогенных субстратах при их естественном зарастании или рекультивации.

Однако основу антропогенной эволюции экосистем сегодня, безусловно, составляет процесс расселения заносных видов.

### Контрольные вопросы

1. Чем отличаются целенаправленная и стихийная разновидности антропогенной эволюции экосистем?

2. Приведите примеры «экологических взрывов» при антропогенной эволюции экосистем.

3. К каким результатам приводит антропогенная эволюция экосистем?

#### 14.4.3. Масштабы процесса адвентизации биосферы

В числе адвентивных видов имеются представители практически всех групп органического мира, хотя наиболее изучены адвентивные виды растений.

**Расселение наземных адвентивных растений.** Растения расселялись человеком при любых миграциях (кочевья, военные походы, торговые маршруты и т. д.). Однако особенно активным переселением растений с материка на материк стало после открытия Америки Колумбом. При этом поток растений из Старого света в Новый свет оказался более мощным, чем в обратном направлении. Имеют место уже отмеченные феномены «африканизации» американских саванн и «европеизации» средиземноморских сообществ Калифорнии. В Калифорнии большая часть видов из естественных однолетних злаковников вытеснена европейскими *Bromus mollis* и *Lolium multiflorum*.

На сегодняшний день картина адвентизации флор разных материков выглядит следующим образом: Северная Америка – 19%, Австралия – 17 %, Южная Америка – 13 %, Европа – 9 %, Африка – 7 %, Азия – 7 %. Максимальная доля заносных видов выявлена в сельскохозяйственных и городских экосистемах – 31 %, далее следуют леса умеренной полосы, во флоре которых доля заносных видов достигает 22 %. В биоме средиземноморских склерофитных кустарников также много заносных видов – 17 %. Этот показатель резко снижается в альпийской растительности (11 %) в саваннах (8 %) и пустынях (6 %). Адвентивные виды есть в составе флоры любого резервата, кроме Антарктиды (где вообще нет растений).

К числу адвентивных относится большинство видов сорных растений, которые перевозились из района в район с культурными растениями, а также многие рудеральные растения, распространявшиеся при нарушении человеком естественных экосистем. На юго-востоке европейской части России быстро расселяются агрессивные рудеральные виды из родов амброзия и цикламена, которые образуют чистые заросли.

**Расселение водных адвентивных растений.** Особенно легко расселяются водные адвентивные виды. В последние годы во многих водоемах тропического и субтропического поясов массово расселились водный гиацинт и сальвиния назойливая. Они наносят значительный экономический ущерб, в особенности в странах Африки, Юго-Восточной Азии и в Австралии. В оросительных каналах Европы большой вред наносит элодея канадская, а в водоемах Канады – разросшаяся там европейская уруть колосистая. В оросительных системах США много хлопот доставляет африканское растение аллигаторова трава. В Австралии рисовые поля зарастают занесенным из Азии куриным просом.

Экосистеме Средиземного моря наносит ущерб тропическая водоросль каулерпа, выделяющая в воду сильнодействующие токсины (по-видимому, каулерпа занесена с балластными водами, хотя возможно, что виновниками ее расселения были аквариумисты).

**Распространение адвентивных видов животных.** Картина распространения адвентивных видов животных менее полная. Среди них есть немало опасных видов, способных из-за отсутствия естественных врагов, контролирующих их численность, нанести значительный ущерб экосистемам.

В последние годы экосистемы Черного, Азовского и Каспийского морей страдают от видов гребневика – беспозвоночного животного, занесенного с балластными водами судов. Гребневик поедает икру и молодь рыбы.

Экосистемы североамериканских Великих озер изменяются под влиянием европейского окуня, отличающегося прожорливостью и уничтожающего молодь местных видов рыб. Большой ущерб этим экосистемам (а также судам и промышленным предприятиям) наносят экзотические виды моллюсков (в частности, дрейссена, которая занесена из Европы). Бурно размножаясь, они забивают водопроводные трубы и облепляют днища судов.

В озере Иссыккуль недавно появился занесенный с Дальнего Востока малоценный агрессивный вид рыбы элеотрис, а по рекам и озерам европейской части России расселился дальневосточный ротан.

Ущерб биологическому разнообразию нанесла и натурализация животных. Пострадала от натурализации природа Новой Зеландии, куда в порядке «обогащения» природы было завезено около 600 видов животных, из которых прижились 40 видов млекопитающих и 25 видов птиц. Это привело к исчезновению многих аборигенных видов животных и растений. Особенно большой ущерб нанесли натурализовавшиеся опоссум и европейский олень. Платой за обогащение орнитофауны Гавайских островов, которую пополнили 53 натурализовавшихся вида, была гибель 26 эндемичных видов. Исчезновению местных видов птиц способствовали натурализовавшиеся нутрии, крысы, мангусты и кошки. Пчела, завезенная в Америку из Африки с целью получения продуктивного гибрида, натурализовавшись, оказалась очень агрессивной и уничтожала местных пчел. Кроме того, от ее укусов погибли сотни людей. Общеизвестны последствия натурализации кролика в Австралии (см. 10.4).

В целом процесс адвентизации экосистем особенно активизировался после 1950 г. благодаря быстрому развитию транспортных средств; после 1970 г. расселению заносных видов способствует развитие процессов глобализации рынка и экономики. В будущем прогнозируется усиление адвентизации вследствие потепления климата. Однако потепление климата может неодинаково сказаться на разных биомах. Экосистемы тундр, к примеру, обладают высокой буферностью, и потому при потеплении

климата их инвазивный потенциал (т. е. способность принимать адвентивные виды) может остаться низким. В тундровых сообществах изменится лишь соотношение между сосудистыми растениями (их доля увеличится) и споровыми растениями (их доля уменьшится), однако сообщества останутся закрытыми для вселения иноземцев.

Анализ последствий антропогенной эволюции показывает, что человек должен быть осмотрительным при плановой интродукции вида из одного района в другой и более осторожным в случаях, когда может произойти непреднамеренный занос видов, и принимать меры к уже распространившимся заносным видам, если они пагубно влияют на естественные экосистемы.

### **Контрольные вопросы**

1. Какое историческое событие рассматривается как начало интенсивной адвентизации флоры и фауны?
2. Расскажите об «африканизации» американских саванн и «европеизации» злаковников Калифорнии.
3. Дайте общую картину современного уровня адвентизации флоры в глобальном масштабе.
4. Приведите примеры пагубного влияния на экосистемы адвентивных видов животных.
5. Какие факторы будут способствовать процессу антропогенной гомогенизации биосферы в будущем?

### **Темы докладов на семинарских занятиях**

1. Значение циклической динамики экосистем для поддержания их устойчивости.
2. Развитие взглядов Ф. Клементса на природу экологической сукцессии.
3. Возможности использования потенциала восстановительных сукцессий для сохранения экосистем.
4. Аллогенные сукцессии как фактор разрушения биосферы.
5. Природная и антропогенная эволюция экосистем: сравнение и оценка вклада в изменение биосферы.

## ГЛАВА 15. БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ЕГО ОХРАНА

За счет того, что разные организмы приспособлялись к разным условиям по-разному, в ходе эволюции сформировалось *биологическое разнообразие (биоразнообразие)* – совокупность видов всех организмов и их сообществ. Биоразнообразие – основа устойчивости биосферных круговоротов, важнейший биологический ресурс для человека. В настоящее время сохранение биоразнообразия является важнейшей задачей для перехода человечества на устойчивое развитие (см. 16.5). Этим объясняется высокая интенсивность исследования биоразнообразия.

### 15.1. Формы биоразнообразия

Для оценки биоразнообразия используется система из нескольких уровней его территориальной организации. Главными уровнями являются альфа-разнообразие, бета-разнообразие и гамма-разнообразие.

**Альфа-разнообразие.** Измеряется числом видов внутри сообществ (фитоценоза, сообществ птиц, насекомых, почвенной фауны и т.д.). Ранее обсуждались факторы, определяющие видовое богатство фитоценозов (см. 12.3.1).

**Бета-разнообразие.** Измеряется числом сообществ в конкретном районе и зависит от протяженности градиентов ведущих факторов, связанных с рельефом. На равнинной территории бета-разнообразие равно единице, оно возрастает при наличии гор, речных пойм и других форм рельефа. Обычно бета-разнообразие оценивается для географического ландшафта, т.е. территории с одним климатом, единообразным рельефом и одним набором растительных сообществ, индицирующих типы экосистем. Бета-разнообразие может оцениваться по результатам классификации растительности (числу ассоциаций или единиц более высокого ранга) или ее ординации. В этом случае вдоль главных комплексных градиентов опередляется число полусмен (т.е. изменений половины видового состава сообществ).

**Гамма-разнообразие.** Измеряется числом видов одной таксономической группы (сосудистых растений, мхов, водорослей, птиц, почвенных беспозвоночных и т.д.) на территории ланд-

шафта. При этом сходное гамма-разнообразие может быть у ландшафтов с высоким альфа-разнообразием и низким бета-разнообразием, и наоборот – с низким альфа-разнообразием и высоким бета-разнообразием.

Для более крупных, чем ландшафт, территории оценивается географическое разнообразие – флора (всех растений или их отдельных групп: сосудистых, мхов, водорослей), лишенобиота, фауна (отдельно для разных таксонов). Сегодня важно оценить разнообразие видов каждой группы организмов на глобальном уровне.

Мониторинг состояния биоразнообразия может проводиться на любом уровне: от альфа- и бета-разнообразия до глобального биоразнообразия.

## 15.2. Изученность биоразнообразия и прогнозы его выявления

Общее число известных науке видов составляет 1,75 млн. Около 1 млн. из них – насекомые и многоножки, моллюсков – 70 тыс., ракообразных – 40 тыс., рыб и круглоротых – 25 тыс., нематод – 25 тыс., птиц – 10 тыс., рептилий – 7,5 тыс., амфибий – 6,2 тыс., млекопитающих – 5,3 тыс., протистов – 80 тыс., бактерий – 4 тыс., грибов – 72 тыс. Общее число видов растений составляет около 300 тыс., из них 240 тыс. – цветковые, 24 тыс. – мхи, 10 тыс. – папоротникообразные, 800 видов – голосеменные. Водорослей известно немногим более 30 тыс. видов.

Около 80 % биоразнообразия составляют виды суши (наземно-воздушной и почвенной сред жизни) и лишь 20 % – виды водной среды жизни, что вполне понятно: разнообразие условий среды в водоемах ниже, чем на суше. 74 % биологического разнообразия связано с тропическим поясом, 24 % – с умеренными широтами и лишь 2 % – с полярными районами.

На сегодняшний день биоразнообразие планеты выявлено далеко не полностью. По прогнозам, общее число видов организмов, живущих на Земле, составляет не менее 5 млн. (а по некоторым прогнозам – 15, 30 и даже 80 млн.). Неизвестные виды – это в основном обитатели тропиков из числа бактерий, мелких насекомых и грибов. Особенно существенный «прирост» числа видов ожидается у бактерий – с 4 тыс. до 1 млн., протистов – с 80 тыс.

до 600 тыс., насекомых и многоножек – с 963 тыс. до 8 млн., грибов – с 72 тыс. до 1,5 млн.

В настоящее время тропические леса катастрофически быстро исчезают под натиском растущего поголовья скота, увеличения площади пашни для возделывания биотопливных культур (масличной пальмы и сахарного тростника), плантаций гевеи, бананов и других высокорентабельных тропических культур, а также заготовки древесины. По этой причине большая часть биологического разнообразия этих экосистем может погибнуть, так и не получив научных названий. Это удручающая перспектива, и пока усилия мирового сообщества экологов не дали скольконибудь ощутимого результата по сохранению тропических лесов.

### Контрольные вопросы

1. Перечислите наиболее крупные группы организмов, слагающих биологическое разнообразие планеты.
2. Какое количество видов известно сейчас, и каковы прогнозы его увеличения?
3. В каких таксонах ожидается наибольший «прирост» видов.

### 15.3. Ценности биоразнообразия

Биоразнообразие планеты является ее важнейшим *невосполнимым ресурсом*, который необходимо охранять. Предлагается различать четыре основных варианта ценности биоразнообразия (Примак, 2002).

**Прямая экономическая ценность биоразнообразия.** Эта ценность определяется качеством продуктов, получаемых в результате использования разных видов организмов, например древесины и даров моря, дающих до 25 % белка, потребляемого населением планеты. В свою очередь прямые экономические ценности разделяются на потребительские (использование биологических ресурсов на месте) и рыночные (определяются при продаже продуктов на внутренних и внешних коммерческих рынках).

Потребительская ценность биоразнообразия распространяется на множество продуктов растительного и животного происхождения, которые используются местным населением. Более 5 тыс. видов растений используются для медицинских целей в Китае и около 2 тыс. видов – в бассейне реки Амазонки. Белок



диких животных служит основным источником протеина в Конго (75 % общей потребности) и Ботсване (40 %).

В развитых странах зависимость от местных природных ресурсов значительно ниже, чем в развивающихся, тем не менее, древесина используется как топливо для электростанций в Великобритании, Австрии и некоторых других странах. В США, Канаде или Великобритании сотни тысяч людей используют дрова для каминов. Кроме того, в США значительные доходы извлекаются за счет рационального использования популяций охотничье-промысловых животных (см. 11.2). Предметом особой заботы государства являются пернатые, за популяциями которых ведется постоянное наблюдение с момента их возвращения после миграции в теплые страны. Основными объектами охоты являются виды местной фауны, тем не менее, значительная часть охотничьих трофеев – это интродуцированные фазаны, численность которых составляет несколько миллионов. Охота является высокодоходной отраслью хозяйства. Только частные землевладельцы получают доход 3 млрд долларов, такую же сумму составляют общие налоговые отчисления в бюджет страны.

К сожалению, в России ситуация противоположная: падает как численность основных промысловых животных, так и их добыча, причем ввиду крайней скудности средств, выделяемых на организацию охотничьего дела, на территории страны буквально свирепствует браконьерство. В итоге за последние 20 лет количество добываемых лосей снизилось в 4 раза. Еще хуже ситуация с сайгаком, поголовье которого уменьшилось в 20 раз. Аналогично неблагоприятна ситуация в рыбном хозяйстве, особенно резко снизилась численность осетровых рыб.

**Косвенная экономическая ценность биоразнообразия.** Эта ценность связана с естественными экосистемными процессами и приносит экономическую выгоду без изъятия продукта и нарушения экосистем. Этот вид ценности связан с предотвращением наводнений и эрозии почв, с использованием водных экосистем как естественных очистных сооружений, рекреационным потенциалом экосистем. Общий ежегодный объем полезных услуг экосистем планеты составляет 33 трлн. долл., что лишь ненамного меньше суммы 43 трлн. долл., которой оценивается стоимость всех создаваемых ежегодно товаров и услуг в мировой экономике

(Браун, 2003). Это показывает, насколько человечество зависит от естественных экосистем и делает сохранение биоразнообразия важнейшей экономической задачей.

Беспрецедентные катастрофические наводнения в Бангладеш, Индии, на Филиппинах и Таиланде связаны с недавним сведением лесов в бассейнах рек. Во многом той же причиной объясняется катастрофический характер паводков на многих реках России.

Пример естественной экосистемы, «работающей» в качестве эффективного очистного сооружения – бухта Нью-Йорка при впадении реки Гудзон (площадь бухты 5200 км<sup>2</sup>). Она бесплатно перерабатывает канализационные стоки двадцатимиллионного города.

Значительна стоимость рекреационных услуг, т. е. отдыха в природных экосистемах с высоким биоразнообразием. Высокую косвенную экономическую ценность имеют системы полезных симбиотических связей между организмами в агроэкосистемах: растениями и опылителями, насекомыми-фитофагами и хищниками, патогенами и микроорганизмами, сдерживающими их развитие, и т.д.

Наконец, биоразнообразие имеет научную и образовательную ценность (фильмы о природе) и выступает индикатором состояния окружающей среды. К примеру, лишайники вследствие высокой чувствительности к загрязняющим веществам являются «системами раннего оповещения».

**Опционная ценность биоразнообразия.** Этот вариант ценности отражает потенциальную пользу, которая может быть получена от организмов – растений, животных, грибов, бактерий, пока не имеющих практического применения. К примеру, энтомологи заняты поиском насекомых, которые могут быть использованы для биологической защиты культурных растений. Выявлены растения, которые могут накапливать значительное количество золота, что позволит извлекать его из хвостохранилищ предприятий золотодобывающей промышленности. Огромные резервы для получения лекарственных препаратов таят в себе растения, которые пока не включены в список лекарственных. Только за последние 20 лет в Китае получила развитие индустрия возделывания гинкго для производства препаратов из листьев. В настоящее время эта индустрия дает доход 500 млн. долларов в год.

До сих пор лишь незначительная часть диких животных исследована на содержание лекарственных веществ. Так, недавно в

губке *Tethya crypta* из Карибского моря было обнаружено вещество, представляющее собой сильнейший ингибитор при различных формах рака, в частности лейкемии. Из той же губки было выделено вещество, которое оказалось эффективным при лечении вирусного энцефалита. Ряд новых препаратов для лечения гипертонии и сердечно-сосудистых заболеваний получено из других видов губок, а также актиний, моллюсков, морских звезд, кольчатых червей, т.е. животных, которые до настоящего времени считались совершенно бесполезными для человека. Многощетинковый морской червь *Lumbrineris brevicirra* является сырьем для производства инсектицида «падан», который обладает высокой эффективностью при контроле колорадского жука, хлопкового долгоносика, рисового точильщика, капустной моли и других вредителей культурных растений. Планктонный кокколит (*Umbilicosphaera*) способен в 10 тысяч раз концентрировать продукты распада урана, что открывает совершенно новые пути для очистки окружающей среды от радиоактивных отходов.

Резко повысила опционную ценность биоразнообразия биотехнология. Для генной инженерии могут быть использованы организмы, которые до этого не представляли никакой ценности, например, бактерии, живущие в экстремальных средах – горячих источниках и глубоководных геотермальных расщелинах.

**Ценность существования биоразнообразия.** По мере того, как снижается биоразнообразие и уменьшается доля сравнительно хорошо сохранившейся природы, у значительной части людей просыпается внутренняя генетическая ностальгия к естественной природе. Люди готовы платить за то, чтобы не допустить исчезновения видов и сред их обитания. Особенно сильный отклик в душе людей находят проблемы сохранения «харизматической мегафауны», представленной львами, слонами, ламантинами, бизонами, котиками, дельфинами, многими видами птиц и т. д. В США ежегодные пожертвования на сохранение биоразнообразия составляют миллиарды долларов.

Осознанием ценности существования объясняется тяга горожан к общению с животными, населяющими город. Тысячи любителей природы подкармливают синиц и белок в городских парках. Даже наблюдение за семьей ворон, гнездо которых расположено на дереве рядом с домом, может быть источником радости.

## Контрольные вопросы

1. В чем состоят отличия прямой и косвенной экономической ценности биоразнообразия?
2. Приведите примеры успешного использования прямой экономической ценности биоразнообразия.
3. Приведите конкретные примеры косвенной экономической ценности биоразнообразия.
4. Что такое опционная ценность биоразнообразия?
5. Приведите примеры перехода опционной ценности биоразнообразия в прямую экономическую ценность.
6. Что такое ценность существования биоразнообразия?
7. Приведите примеры «харизматических видов».

### 15.4. Снижение биологического разнообразия под влиянием хозяйственной деятельности человека

С момента возникновения жизни на Земле биологическое разнообразие постепенно увеличивалось, однако этот процесс сопровождался и вспышками массовых вымираний.

**Примеры резкого снижения биоразнообразия по естественным причинам.** Наиболее массовое вымирание животных произошло в конце Пермского периода (250 млн. лет назад), когда по приблизительным оценкам вымерло от 77 до 96 % всех морских животных. Кроме того, активное вымирание отмечалось в Кембрии (50 % семейств животных), в Девоне (30 % семейств животных, включая бесчелюстных и панцирных рыб и многих трилобитов), в Триасе (35 % семейств животных, включая рептилий и морских моллюсков), в Плейстоцене (крупные млекопитающие, птицы, пресноводные беспозвоночные). Массовое вымирание растений отмечалось в Меловом периоде, когда голосеменные и сосудистые споровые растения были вытеснены цветковыми. По подсчетам палеонтологов, средняя продолжительность «жизни» видов птиц составляла около 2 млн. лет, а млекопитающих – 600 тысяч лет. Лишь немногие виды птиц и зверей просуществовали более короткое время, но оно измерялось десятками тысячелетий. Однако вымирание видов компенсировалось появлением новых видов.

**Темпы уничтожения биологических видов человеком.** Сегодня 40 % первичной биологической продукции наземных экосистем в той или иной мере используется или уничтожается человеком, что не могло не привести к резкому ускорению процесса гибели видов. Уменьшение числа видов под влиянием человека протекает в 100-1000 раз быстрее, чем в минувшие эпохи и уже не компенсируется появлением новых видов. При этом человек стал причиной уничтожения многих видов задолго до того, как стал цивилизованным.

В Европе человек еще 100 тысяч лет назад способствовал уничтожению лесных слонов и носорогов, несколько позднее – гигантского оленя, шерстистого носорога и мамонта. В Северной Америке под влиянием человека около 3 тысяч лет назад исчезли мастодонт, гигантская лама, чернозубая кошка, огромный аист, хищная птица тераторн весом более 20 кг. Еще до появления европейцев около 1000 лет назад в Новой Зеландии было истреблено более 20 видов огромных птиц. Этот ранний период истребления человеком животных получил у археологов название плейстоценового перепромысла.

Наиболее ощутимым был урон биоразнообразию Австралии, Северной и Южной Америки, где после появления человека погибло от 74 до 86 % мегафауны (млекопитающих с массой более 40 кг), что было связано не только с охотой, но и с выжиганием и расчисткой лесов.

Темпы снижения биоразнообразия человеком достаточно прикидочны, более или менее точно они определены только для млекопитающих и птиц. Всего с 1600 г. исчезло 85 видов млекопитающих и 113 видов птиц, что составляет соответственно 2,1 % и 1,3 % общего числа этих видов. Особенно пугающей стала тенденция возрастания темпов исчезновения видов за последние 150 лет, при этом особенно интенсивно исчезали виды на островах, на которых значительная часть флоры и фауны представлена эндемиками. Соответственно именно на островах отмечается наиболее высокий темп приживания заносных видов.

Если за период 1600-1700 гг. исчезновение птиц и млекопитающих составляло примерно 1 вид за десятилетие, то за период 1850-1950 гг. оно возросло до 1 вида в год. В числе исчезнувших видов – тур, тарпан, зебра-квагга, сумчатый волк, морская корова

Стеллера, европейский ибис и др. Такого всплеска вымирания видов не было уже 65 миллионов лет, с конца мелового периода, когда исчезли динозавры. Примеры катастрофического снижения биоразнообразия – остров Мадагаскар и Западный Эквадор. На Мадагаскаре при уничтожении тропических лесов на 90 % исчезло не менее половины всех видов, больше половины которых – эндемики. В Западном Эквадоре также в результате превращения тропических лесов в банановые плантации исчезло, по крайней мере, 50 тыс. видов организмов. Поскольку тропические леса по-прежнему уничтожаются, то при ежегодном сокращении их площади на 1 % каждый год уничтожается 20-30 тысяч видов.

Особый урон биоразнообразию человек нанес в XX веке, и в XXI столетии это влияние продолжает нарастать (рис. 33). Утрата местообитаний стала главным фактором снижения биоразнообразия планеты. При этом, если в XX веке разрушение местообитаний было губительным для тропических лесов и тундр умеренного пояса (степей), экосистем внутренних вод и морских побережий, то в XXI в. влияние этого фактора распространилось практически на все экосистемы планеты. В XX столетии инвазии нанесли ущерб экосистемам островов, но в XXI столетии их влияние резко возросло и охватило практически все экосистемы. Резко усилилось влияние на все экосистемы химического загрязнения.

Большой ущерб биоразнообразию наносит браконьерский промысел, который ведет к снижению численности популяций видов, представляющих особую коммерческую ценность. Несколько десятилетий ведется борьба с браконьерами, уничтожающими носорога. Причина тому – высокая стоимость рога животного, которому приписываются чудодейственные лечебные свойства. При этом по мере снижения плотности популяций носорогов растет цена на его рог. В 2010 г. цена рога превысила цену золота: за 1 кг рога дают 57 тыс. долларов. Это привело к тому, что в течение года жертвами браконьеров только в ЮАР стали 333 животных.

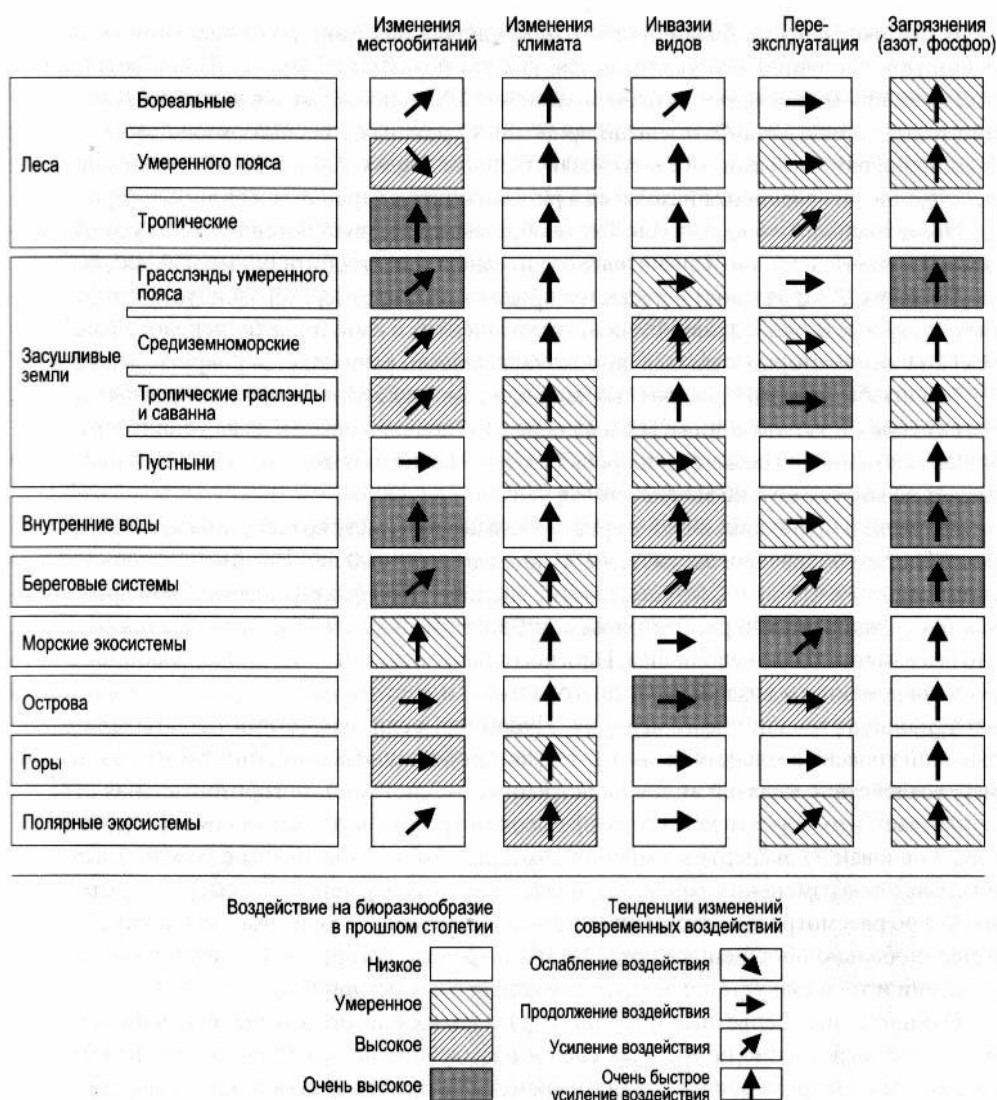


Рис. 33. Главные факторы изменения биоразнообразия (Millennium Ecosystem Assessment..., 2005)

Аналогично повышение стоимости слоновой кости является причиной роста браконьерского промысла слонов. В России по причине высокой цены на рог сайгака браконьеры уничтожили значительную часть поголовья этих животных.

### 15.5. Красные книги

Важную роль в охране биоразнообразия играют Красные книги – издания, включающие списки и характеристики видов растений и животных, которым угрожает уничтожение на определенной территории (страны, района, мира). Первая Красная книга была составлена в 1966 г. по инициативе МСОП, опубликовавшего пять томов с перечнем видов растений и животных

мира, которым угрожает уничтожение. Каждому виду была выделена отдельная страница, и был выбран красный цвет бумаги как цвет предостережения. Кроме того, книги были изданы так, чтобы можно было изымать страницы с описанием видов, которые уже достаточно обеспечены охраной, и, напротив, добавлять новые с описанием очередных претендентов на уничтожение.

В конце 1980-х годов в этом печальном списке значилось 768 видов позвоночных животных, в том числе 264 вида млекопитающих и столько же видов птиц, а также 250 видов растений. Из числа животных в Красную книгу были занесены лемуры, орангутан, горилла, морские черепахи и множество других животных. В дальнейшем красные книги стали выпускаться уже на белой бумаге, хотя, как правило, обложка имеет красный цвет.

В 1990-е годы Всемирный центр мониторинга сохранения (World Conservation Monitoring Centre) опубликовал данные о том, что к числу угрожаемых относятся 60 тысяч видов растений и 5 тысяч видов животных, в том числе 700 видов рыб, 100 видов амфибий, 200 видов рептилий. 900 видов моллюсков, 500 видов насекомых, 400 видов ракообразных внутренних водоемов, по 1100 видов птиц и млекопитающих.

Для задач сохранения редких видов, включенных в красные книги, Международный Союз охраны природы и природных ресурсов (МСОП) предложил 9 категорий их статуса.

1. Вымершие (виды или другие таксономические единицы, такие как подвиды и разновидности, EX): известны как несуществующие. Тщательные и повторные исследования в местах, где эти виды были впервые обнаружены, а также в других районах не позволили повторно обнаружить эти виды.

2. Вымершие в дикой природе (EW): существуют только за счет разведения в неволе или в виде адаптированных популяций вне своей первоначальной среды обитания. Их поиск в исторических областях обитания привел к отрицательному результату.

3. Находящиеся в критическом состоянии (CR): имеют высокий риск вымирания в дикой природе в недалеком будущем. Это виды повышенного внимания, число особей которых неуклонно уменьшается, и уменьшилось до такой степени, что выживание маловероятно, если существующие тенденции сохранятся.



4. Находящиеся под угрозой исчезновения (EN): имеют высокий риск вымирания в дикой природе в недалеком будущем и могут перейти в категорию «критического состояния».

5. Уязвимые (VU): имеют высокий риск вымирания в дикой природе в перспективе, и могут перейти в категорию «под угрозой исчезновения».

6. Требующие сохранения (NT): им не грозит вымирание, но это зависит от программы сохранения, без которой существует угроза вымирания вида.

7. Существует близкая угроза исчезновения (LC): категория для видов, близких к категории «уязвимые», но для которых в настоящее время нет непосредственной угрозы.

8. Данных недостаточно (DD).

9. Данные отсутствуют (NE): имеется неадекватная информация для определения риска вымирания вида. Во многих случаях информация по видам отсутствует много лет или десятилетий, поскольку ни один биолог не предпринимал попыток найти вид. Требуется дополнительная информация для присвоения видам категорий по степени угрозы вымирания.

Эта классификация используется при реализации важнейшего документа, регламентирующего торговлю редкими видами – Международной конвенции о торговле видами дикой фауны и флоры, находящимися под угрозой исчезновения (СИТЕС).

В практике природоохранной деятельности (например, в «Красной книге Республики Башкортостан») используется более простая система, также разработанная МСОП и включающая 5 категорий:

0 (Ex, по-видимому, исчезнувшие): виды, не встреченные в природе в течение ряда лет, но возможно просмотренные или уцелевшие в отдельных недоступных местах;

I (E, находящиеся под угрозой исчезновения): виды, подвергающиеся опасности вымирания; дальнейшее их существование невозможно без специальных мер охраны;

II (V, уязвимые виды): таксоны, которым, по-видимому, в ближайшем будущем грозит перемещение в категорию находящихся под угрозой исчезновения, если факторы, вызвавшие сокращение их численности, будут продолжать действовать. К категории «уязвимые» относятся виды, имеющие риск вымирания 10% и более в течение 100 лет;

III (R, редкие виды): таксоны, представленные небольшими популяциями, которые в настоящее время не находятся под угрозой исчезновения и не являются уязвимыми, но рискуют оказаться таковыми;

IV (I, виды с неопределенным статусом): таксоны, которые, очевидно, относятся к одной из предыдущих категорий, но достаточных сведений об их состоянии в настоящее время нет.

В 1978 г. вышла в свет Красная книга СССР, ее выпуск был приурочен к открытию XIV Генеральной ассамблеи МСОП, которая проходила в Ашхабаде. В этой книге было две части, посвященных животным и растениям. В 1984 г. было опубликовано второе издание этой книги. По охвату видового состава фауны 222 включенных в нее таксона распределились следующим образом: млекопитающих – 96 видов, птиц – 80, рептилий – 27, амфибий – 9 видов. Число видов растений – 603.

Красные книги животных и растений РФ были изданы соответственно в 1985 и 1988 гг. Они включали 247 видов животных и 533 вида растений. В 2001 г. издана новая Красная книга Российской Федерации (том «Животные»), в нее внесено 414 видов и подвидов фауны России: 155 таксонов беспозвоночных и 259 таксонов позвоночных животных (в том числе птиц – 123, рептилий – 21, амфибий – 48, рыб – 42).

Составляются региональные красные книги, которые опубликованы во многих субъектах федерации. В результате обобщений региональных красных книг Всероссийским научно-исследовательским институтом охраны природы составлен единый реестр редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных и растений, взятых государством под специальную охрану. По состоянию на начало 2002 г. в России государством обеспечена специальная законодательная охрана более 2160 видам животных и свыше 3500 видам растений и грибов.

Состав красных книг постоянно меняется, в них включаются новые виды и исключаются виды, состояние популяций улучшилось. Кроме того, меняется статус краснокнижных видов. Так, по данным МСОП, с 1980 г. по 2008 г. природоохранный статус повысился у 928 видов, а полнизилился только у 68 видов. Ежегодно природоохранный статус повышался у 58 видов, наиболее рискованной группой являются амфибии, которые исчезают под влиянием утери местообитаний ветландов (природоохранный статус повысился у

41 % видов). Кроме того, на популяции амфибий отрицательно влияет распространившийся патогенный гриб *Batrachochytrium dendrobatidis*, вызывающих хитрибиомиков этих животных.

### Контрольные вопросы

1. Перечислите периоды истории Земли, когда происходили массовые вымирания видов.
2. Расскажите об исчезновении крупных видов животных под влиянием человека.
3. Какое число видов находится под угрозой исчезновения сегодня?
4. Расскажите об одной из книг.
5. Как в красной книге отражается статус охраняемых видов.

### 15.6. Уровни и формы охраны биологического разнообразия

Охрана биоразнообразия осуществляется на популяционно-видовом и на экосистемном уровнях. Ее формами являются рациональное природопользование и охрана в узком смысле (табл. 27).

Таблица 27

#### Формы и уровни охраны биоразнообразия

Форма охраны	Уровень охраны	
	уровень вида	уровень сообщества
Собственно охрана	Составление Красной книги. Запрет на использование охраняемых видов. Интродукция и реинтродукция редких видов. Создание генных банков	Организация охраняемых природных территорий. Мониторинг биоразнообразия в пределах охраняемых природных территорий
Рациональное использование	Экологическое нормирование использования популяций промысловых животных и ресурсных растений	Экологическое нормирование использования естественных экосистем. Экологическая оптимизация структуры и использования сельскохозяйственных экосистем. Восстановление нарушенных экосистем

## Контрольные вопросы

1. Какие уровни охраны биоразнообразия вы знаете?
2. Чем отличается рациональное использование от охраны в узком смысле слова?

### 15.6.1. Популяционно-видовой уровень

При охране на популяционно-видовом уровне выявляются виды, нуждающиеся в охране, и составляются Красные книги. Вводится полный запрет на эксплуатацию видов, которым угрожает исчезновение. Строго нормируется использование ресурсов видов (установление квот отстрела животных, вылова рыбы, заготовки лекарственных растений и т. д.). Виды сохраняются путем интродукции в культуру – в ботанических садах и зоопарках. После того, как вид размножится в условиях культуры, возможна его реинтродукция (возврат) в естественные условия. Примеры успешной реинтродукции – восстановление популяций зубра в европейской части России и лошади Пржевальского в Центральной Азии (Монголия, Китай). Исчезнувшие на севере Сибири вместе с мамонтами овцебыки реинтродуцированы на полуостров Таймыр и в Якутию из американской тундры.

**Ботанические сады.** В 1600 ботанических садах мира сконцентрированы коллекции живых растений, которые являются важным ресурсом сохранения их разнообразия. По примерным подсчетам сегодня в ботанических садах сохраняется 80 тысяч видов, причем их список постоянно пополняется. В самом крупном Королевском ботаническом саду (Kew, Великобритания) культивируется 25 тысяч видов растений, что составляет почти 10 % всей флоры сосудистых растений. Из этого числа 2700 видов относятся к исчезающим. Богатейшие коллекции живых растений имеются в Главном ботаническом саду РАН (Москва), где сохраняются около 17 тысяч таксонов (в том числе 2000 таксонов природной флоры и 2400 таксонов культурных растений).

Многие ботанические сады специализируются на сохранении определенной группы видов. Так, дендрарий Арнольда (Гарвардский университет) выращивает сотни видов деревьев умеренного климата. В Калифорнии имеется специализированный сосновый дендрарий, в котором сохраняется 72 из 110 видов сосны.

**Зоопарки.** В зоопарках мира сегодня содержится свыше 700 тысяч особей, представляющих 3 тысячи видов млекопитающих, птиц, рептилий и амфибий. Основной упор в зоопарках делается на сохранение «харизматической фауны» (панды, слоны, жирафы, тигры, приматы и др.). Накапливается опыт возвращения в природу видов, сохраненных в зоопарках. В Швеции, ФРГ, Австрии, Франции после разведения в неволе в леса реинтродуцирована рысь. В 1995 г. в США начато выполнение программы по реинтродукции серых волков в Йеллоустоунский национальный парк с целью восстановления равновесия между хищниками и травоядными, существовавшими в этом регионе до вмешательства человека.

Вклад зоопарков в сохранение биоразнообразия животных очень велик. Благодаря им сохранился ряд видов редких животных, которые исчезли в дикой природе – лошадь Пржевальского, зубр, дикий олень Давида, белый орикс, гавайская казарка, лайсанский чирок и многие другие.

Кроме зоопарков, существуют и специальные центры размножения редких видов – Окский государственный журавлиный питомник, Приокско-Тerrasный зубровый питомник и др. В ряде стран созданы «центры реабилитации» для оказания помощи раненым и больным животным. Много таких центров существует во Франции. После излечения большинство животных отпускают, но некоторых приходится оставлять в неволе в связи с их неспособностью самостоятельно выжить в природе. На многочисленных рыбозаводах разводят рыб редких видов, молодь которых выпускают в реки и озера.

**Генные банки.** Эффективной формой охраны является создание генных банков. В банках могут храниться как семена растений, так и замороженные культуры тканей или половые клетки (чаще сохраняют замороженную сперму), из которых можно получить животных или растения. Сегодня в мире организовано 1300 генных банков растений, из них 600 – крупных. Особую роль для сохранения генетического разнообразия культурных растений играют банки семян. Существует 50 банков семян, деятельность которых координирует «Консультативная группа международных сельскохозяйственных исследований». В них сконцентрировано более 2 млн. образцов. Пионером создания коллек-

ция семян культурных растений был Н.И. Вавилов, что признано мировым сообществом.

К сожалению, в банках семян можно сохранить не все виды, так как семена большинства видов тропических растений лишены свойства пребывания в покое и потому не сохраняют всхожесть. Невозможно сохранять даже семена тропических плодовых деревьев, таких, как сорта кофе, гевеи. Их можно сохранять только в виде культуры тканей. Банки замороженных клеток исчезающих видов животных созданы в ряде научных центров мира (в том числе в Пушино-на-Оке).

### **Контрольные вопросы**

1. Какую роль в сохранении биоразнообразия играют ботанические сады?
2. Какую роль в сохранении биоразнообразия играют зоопарки?
3. Что такое генные банки?

#### **15.6.2. Экосистемный уровень**

Для охраны биологического разнообразия на экосистемном уровне создаются охраняемые природные территории (ОПТ). Сегодня в мире под охрану взято 12,5 % территории. По рекомендации ЮНЕСКО охраной природы на этом уровне должно быть охвачено не менее 30 % территории каждой страны. Такого показателя достигли Эквадор, Дания, Норвегия, Венесуэла, к нему приближаются Австрия и Германия. Остальным странам еще предстоит расширять систему ОПТ. Эта задача решается тем легче, чем меньше природные условия подходят для развития интенсивного сельского хозяйства. Наименее болезненна для экономики страны организация ОПТ в условиях гор, пустынь и маргинальных земель, т.е. территорий, допускающих лишь ограниченное сельскохозяйственное использование. При этом в странах с развитой рыночной экономикой преобладают варианты ОПТ, в которых вместо жесткой запретительной системы, вызывающей противостояние природоохранных организаций и местного населения, организовывается их сотрудничество.

По классификации МСОП различается шесть вариантов охраняемых территорий с разной степенью защищенности их биоразнообразия.

I. Строго охраняемые заповедники, в которых природа сохраняется в нетронутом состоянии и исключена любая коммерческая эксплуатация ресурсов.

II. Национальные парки, на территории которых охрана природы сочетается с рекреационным использованием. Эта форма ОПТ является основной в США, причем она очень разнообразна и включает 37 различных вариантов, среди которых есть национальный научный резерват, национальный исторический парк, национальный военный парк, национальное кладбище, национальная парковая автострада, национальная пейзажная тропа и другие.

III. Национальные памятники природы. По уровню защищенности биоразнообразия они соответствуют категории II, но отличаются меньшими размерами.

IV. Управляемые природные заповедники. В них охрана биоразнообразия сочетается с умеренной хозяйственной деятельностью.

V. Охраняемые красивые ландшафты. Это территории с сохранением традиционного неистощительного природопользования.

VI. Защищаемые территории с контролируемым использованием ресурсов. В этих условиях защищенность биоразнообразия самая низкая, тем не менее, при регламентировании использования (рубка леса, выпас скота, туризм, ловля рыбы и др.) оно может быть сохранено.

### **Контрольные вопросы**

1. Какая доля территории мира взята сегодня под охрану и какая должна охраняться в соответствии с рекомендациями ЮНЕСКО?

2. Расскажите о классификации охраняемых природных территорий, разработанной МСОП.

#### **15.6.3. Охраняемые природные территории России**

В России в настоящее время доля территории, охваченной разными формами охраны, составляет 12,5 %. В соответствии с федеральным законодательством в России различают следующие основные категории ОПТ:

- государственные природные заповедники, в том числе биосферные;
- национальные и природные парки;

- государственные природные заказники;
- памятники природы;
- дендрологические парки и ботанические сады;
- лечебно-оздоровительные местности и курорты.

В некоторых субъектах федерации в составе ОПТ есть и другие категории. Например, в Башкортостане к ним относят зеленые зоны городов и водоохранные леса; в Якутии выделяются ландшафтно-этнографические парки и природоохранные зоны историко-архитектурных музейных комплексов.

Таким образом, в 5,5 % охраняемой территории включены и ОПТ, которые испытывают столь сильную хозяйственную, в первую очередь рекреационную, нагрузку, что их отнесение к охраняемым объектам достаточно условно. Относительно эффективными формами охраны в России охвачено не более 3 % территории.

В последнее время в практику охраны природы внедряется новая парадигма «мягкой» охраны, которая опирается на два основных положения:

а) все охраняемые природные территории должны быть связаны в экологическую сеть (СОПТ – сеть охраняемых природных территорий), в составе которой – ядра (ОПТ), соединенные коридорами (фрагменты естественных и полуестественных экосистем – лесные участки, овраги, пастбища, лесопосадки), по которым животные могут перемещаться из одного ядра в другое;

б) экологическая сеть встраивается в систему социально-экономического развития региона и к охране природы широко привлекается местное население: развивается экологический туризм и сельский туризм (сеяне сдают комнаты туристам на время отдыха и снабжают их экологически чистой сельскохозяйственной продукцией), организуется сбор лекарственного сырья, лов рыбы и охота по лицензиям. В СОПТ, кроме заповедников, могут создаваться агрозоны с экстенсивным использованием (например, коневодство в степной зоне).

Охарактеризуем основные типы ОПТ РФ.

**Заповедники.** На большей части территории этих ОПТ полностью прекращается хозяйственное использование (соответствуют I категории МСОП). Это наиболее надежная форма охраны видов и экосистем. В России существует 101 заповедник с общей площадью более 30 млн. га, что составляет 1,6 % всей территории



нашей страны. Размеры заповедников сильно различаются. Лесостепной заповедник «Галичья Гора», расположенный в долине Дона, занимает всего 231 га, а такие заповедники, как Командорский, Кроноцкий, Путоранский, Усть-Ленский, Таймырский, имеют площадь более миллиона гектаров.

В заповедниках решаются три главных задачи:

– обеспечивается охрана экосистем и их составляющих – флоры, фауны, почвы и иногда абиогенных образований (минералов, водоемов и т. д.). В некоторых заповедниках есть особые объекты охраны. Так, в Астраханском государственном заповеднике главные объекты охраны – водоплавающие птицы и лотос, в Воронежском – бобр, в Хоперском – выхухоль, в расположенном на территории Башкортостана небольшом заповеднике «Шульган–Таш» – башкирская бортевая пчела, в Ильменском государственном заповеднике – минералы;

– проводятся научные исследования биологами и экологами разного профиля. Это «природные лаборатории», которые дают ценный материал, помогающий поддерживать стабильность популяций и экосистем и за пределами заповедников;

– восстанавливается плотность популяций редких и исчезающих видов растений и животных. Часть их (в допустимых пределах) может извлекаться для расселения: так, в Воронежском заповеднике размножили бобра, в Хоперском – выхухоль, и после этого животных вывозили в другие регионы.

Самые главные заповедники – биосферные. Они равномерно распределены по всему миру, и каждый представляет какой-то природный ландшафт. Их создают там, где природа не утратила своих первозданных черт. Наблюдения в биосферных заповедниках как эталонах природы проводятся по единой международной программе, составленной ЮНЕСКО. Это обеспечивает сравнимость результатов, получаемых учеными разных стран. В мире около 300 биосферных заповедников, из них в России – 58 (Кавказский, Приокско-Тerrasный, Сихотэ-Алинский, Центрально-Черноземный и др.).

Процесс увеличения числа заповедников в РФ был достаточно интенсивным в 1990-е годы, когда ежегодно создавалось по два-три новых заповедника. После этого, к сожалению, новые заповедники не организовывались.

**Национальные и природные парки.** Это формы ОПТ, в границах которых прекращается активное хозяйственное использование земель, но сохраняется и поощряется рекреационное природопользование (национальный парк находится в федеральной собственности, а природный – в собственности субъекта федерации). В разных парках защищенность биоразнообразия меняется от II до VI категории МСОП. В парках допускается организованный отдых населения, лицензионный лов рыбы и отстрел промысловых животных. На их территории возможно ограниченное сельскохозяйственное использование части земель (умеренный выпас скота на степных травостоях, выборочная рубка деревьев и даже некоторое количество пашни, используемой без пестицидов и при невысоких дозах удобрений). В пределах парка могут быть организованы закрытые зоны, в которые не допускаются туристы.

Парки – основная форма охраны биоразнообразия на экосистемном уровне в США. Для РФ эта форма ОПТ нетрадиционна, первый национальный парк «Сочинский» был создан только в 1983 г. В Российской Федерации имеется 35 национальных парков общей площадью 6,860 млн. га (0,40 % площади Российской Федерации). Сеть природных парков находится в стадии формирования и в настоящее время насчитывает 35 особо охраняемых природных территорий (общая площадь 13,187 млн. га, или 0,77 % площади России). В течение ближайшего времени площадь под парками планируется утроить. К сожалению, уровень организации национальных и тем более природных парков в РФ пока низкий, что делает охрану экосистем этих территории, недостаточно эффективной.

**Памятники природы.** Это небольшие участки охраняемой территории, включающие популяции редких видов растений, редкие сообщества, отдельные деревья и т. д. (соответствуют III категории МСОП). Памятники природы должны охраняться органами управления административных районов и общественными организациями. Число памятников природы федерального значения невелико (27 общей площадью 14,351 тыс. га). Число памятников природы местного значения приближается к 10 тысячам, только в Башкортостане их около 150.

Однако, к сожалению, отсутствие средств на охрану таких ОПТ и недостаточное экологическое самосознание населения сделали

эту форму охраны крайне неэффективной. В то же время выделение отдельных ландшафтов как памятников природы играет ту положительную роль, что защищает эти участки от приватизации.

**Заказники.** Это ОПТ, создаваемые для восстановления популяции одного или нескольких видов растений или животных (соответствует IV категории МСОП). Все виды растений и животных, которые не входят в число охраняемых в заказнике, могут использоваться в соответствии с экологическими нормативами. В России имеется 68 государственных природных заказников федерального значения (общая площадь 12,489 млн. га, или 0,73 % площади России) и около 3000 заказников регионального значения (общая площадь 67,729 млн. га, или 3,97 % площади России).

Основные животные, которые охраняются в заказниках, – бобр, лось, кабан, косуля, соболь, ондатра, боровая и водоплавающая дичь. Заказник представляет собой наиболее мобильную форму охраны природы: после того, как охраняемые популяции восстанавливаются, заказник ликвидируется и разрешается охота на животных или сбор лекарственного сырья с учетом допустимых нормативов.

**Ботанические сады и дендропарки** (такого рода охраняемые территории в систему МСОП не включаются). В 2001 г. в составе Совета ботанических садов России насчитывалось 85 ботанических садов и дендрологических парков общей площадью более 7,5 тыс. га.

**Лечебно-оздоровительные местности и курорты.** Этот тип территорий получил статус особо охраняемых в 1995 г., что имело целью остановить деградацию курортного богатства России (уникальных природных лечебных факторов, благоустроенных курортных территорий, перспективных для освоения лечебно-оздоровительных местностей). Точных данных о площади этого типа охраняемых территорий в России пока нет, уровень охраны во многих случаях весьма низкий (соответствуют VI категории МСОП).

**Объекты Всемирного наследия.** Это новая категория ОПТ, их список составляется ЮНЕСКО. Общее число объектов всемирного наследия, по состоянию на 1 января 2002 г., составило 721, из них: 554 – объекты культурного наследия, 144 – природного и 23 – природно-культурного. Эти объекты выявлены на территории 124 государств мира; всего же Конвенцию ЮНЕСКО подписали

уже 167 стран. В России ныне располагается 17 объектов всемирного наследия, из которых 11 – это объекты культурного наследия и 6 – природного наследия.

### **Контрольные вопросы**

1. Какие типы охраняемых природных территорий используются в России?
2. В чем заключается парадигма «мягкой охраны природы»?
3. Какие заповедники являются биосферными?
4. Охарактеризуйте особенности охраны природы в парках.
5. Что такое заказник?
6. Что такое «объект всемирного культурного наследия»?

### **Темы докладов на семинарских занятиях**

1. Преимущества экосистемного уровня сохранения биоразнообразия.
2. Современная парадигма охраны природы.
3. Проблема сохранения биоразнообразия в России.

## **РАЗДЕЛ IV. БИОСФЕРНАЯ ЭКОЛОГИЯ**

Структуру и функционирование биосферы изучает специальная наука – биосферная экология. В этой главе мы рассмотрим лишь основные черты строения биосферы (и трех оболочек Земли, которые участвуют в ее формировании) и главные биосферные круговороты веществ. При этом особое внимание будет уделено влиянию человека на биосферу, которое привело к формированию техносферы. Коснемся мы и понятия «ноосфера», а также прогноза развития мирового сообщества при условии сохранения биосферы.

### **ГЛАВА 16. БИОСФЕРА**

Биосфера – самая большая экосистема Земли, истоки представлений о ней уходят в работы А. Лавуазье, Ж.Б. Ламарка и А. Гумбольдта (см. 1.1), однако термин «биосфера» предложил австрийский ученый Э. Зюсс в 1875 г. Этим термином он обозначил одну из оболочек Земли – пространство, в котором есть жизнь. Целостное учение о биосфере создал русский ученый В.И. Вернадский (1926), обосновавший геологическую преобразующую роль живых организмов. Они являются основной геоло-

гической силой, которая создала биосферу и поддерживает ее состояние в настоящее время. К понятию «биосфера» близко понятие «Гея» (от греч. Гея – богиня Земли), которое в 1970-х гг. предложил английский ученый Дж. Ловелок.

## 16.1. Географические оболочки Земли и влияние на них человека

Кроме биосферы Э. Зюсс выделил еще три оболочки – атмосферу, гидросферу и литосферу. Рассмотрим эти оболочки и влияние на их состояние хозяйственной деятельности человека.

### 16.1.1. Атмосфера

*Атмосфера* – наружная газообразная оболочка Земли, которая простирается до высоты 100 км. Основные составляющие атмосферы – азот (78 %), кислород (20,95 %), аргон (0,93 %), диоксид углерода (0,03 %). Атмосфера является отчасти продуктом жизнедеятельности организмов, т.к. кислород атмосферы – это результат деятельности фотосинтезирующих организмов – цианобактерий и растений. На высоте 20-45 км расположен озоновый слой, содержание озона в нем примерно в 10 раз выше, чем в атмосфере у поверхности Земли. Этот слой защищает поверхность планеты от избытка ультрафиолетовых лучей, неблагоприятно влияющих на живые организмы.

Между атмосферой и земной поверхностью происходит постоянный обмен теплом, влагой и химическими элементами. На состояние атмосферы влияет хозяйственная деятельность человека. Основные последствия этой деятельности следующие.

**Повышение концентрации диоксида углерода и других парниковых газов**, что вызывает потепление климата (см. 16.3.2).

**Разрушение озонового слоя** (см. 16.3.5).

**Формирование кислотных дождей**, т.е. осадков, в составе которых содержатся серная и азотная кислоты. При этом происходит самоочищение атмосферы от загрязнения. Кислотные дожди образуются в результате выброса в атмосферу оксидов серы и азота (см. 16.3.4) предприятиями топливно-энергетического комплекса, металлургическими и химическими заводами, а также транспортом. Образование кислот из оксидов и воды происходит при участии фотохимических реакций, рН кислотных дождей составляет 2,6-3,6. Эти

дожди вызывают подкисление почв, снижение прироста лесов и урожайности сельскохозяйственных культур. При высоких нагрузках кислотных дождей может происходить усыхание леса, гибель рыбы и многих других организмов в озерах. Кроме того, выпадение этих осадков переводит в растворимое состояние соединения тяжелых металлов, которые усваиваются растениями, а затем с пищей попадают в организм животных и человека, что вызывает у них болезни. Кислотные дожди разрушают памятники архитектуры.

Возможны также кислые туманы (взвесь мельчайших капелек воды, в которых растворены оксиды серы и азота, образовавшие кислоты), которые для человека опаснее, чем кислотные дожди, так как имеют более кислую реакцию и, попадая в дыхательные органы человека, поражают слизистые оболочки.

**Образование смога.** *Смог* – это туманная завеса над промышленными предприятиями и городами, образованная из газообразных отходов. *Зимний смог* образуется в первую очередь за счет диоксида серы в безветренную тихую погоду, способствующую накоплению выхлопных газов автомобильного транспорта и выбросов из невысоких труб. *Летний смог* (его называют также фотохимическим) вызывается оксидами азота и углеводородами, из которых при интенсивном солнечном свете образуются фотооксиданты, преимущественно озон. В Лондоне в 1952 г. смог привел к гибели 4000 человек, а в 1956 г. – еще больше жизней. Единственная возможность защитить города от смога – снизить количество выбросов в атмосферу транспортом и предприятиями коммунального хозяйства.

Особенностью атмосферного загрязнения является *трансграничный перенос загрязняющих веществ* на большие расстояния. К примеру, вследствие атмосферного переноса загрязняющих веществ и преобладания ветров западного направления, европейская часть РФ получает значительно больше кислотных дождей (примерно в 8 раз) от западных соседей (Великобритания, ФРГ, Чехия, Словакия, Польша), чем переносится из РФ в эти страны.

### Контрольные вопросы

1. Какова верхняя граница атмосферы?
2. Перечислите основные последствия влияния хозяйственной деятельности человека на атмосферу.

3. Что такое кислотные дожди?
4. Какие причины вызывают образование смога?

### 16.1.2. Гидросфера

*Гидросфера* – это водная оболочка Земли. В отличие от атмосферы, – это не сплошная оболочка: моря и океаны покрывают Землю только на две трети, остальное занято сушей.

**Структура гидросферы.** Основная масса воды сконцентрирована в мировом океане, в подземных водах и в ледниках. На суше гидросфера представлена фрагментарно – озерами, реками, грунтовыми водами (табл. 28).

Таблица 28

Распределение водных масс в гидросфере Земли  
(по Львовичу, 1986)

Часть гидросферы	Объем воды, тыс. куб. км	Содержание в общем объеме вод, %
Мировой океан	1 370 000	94
Подземные воды	60 000	4
Ледники	24 000	1,7
Озера	280	0,02
Вода в почве	80	0,01
Пары атмосферы	14	0,001
Реки	1,2	0,0001
Вся гидросфера	1 454 000	100

На 94 % гидросфера представлена солеными водами океанов и морей, а вклад рек в водный бюджет планеты в 10 раз меньше, чем количество водяных паров в атмосфере. Три четверти пресной воды недоступны организмам, так как законсервированы в ледниках гор и полярных шапках Арктики и Антарктиды.

Все возрастающее влияние на гидросферу оказывает хозяйственная деятельность человека. Основные последствия этого влияния следующие.

**Таяние ледников вследствие потепления климата.** Так, ледовый покров Северного ледовитого океана за последние 30 лет стал тоньше на 40 %. Несколько десятилетий назад достичь Се-

верного полюса могли лишь отдельные героические личности. Сегодня его можно посетить на ледоколе средней мощности в комфортабельной каюте. Тают ледники Гренландии, Альп, Кавказа, Килиманджаро. За последние 9 лет скорость таяния ледников Гренландии возросла почти в 3 раза, в океан ежегодно стекает около 250 млн т воды. Общая масса ледников Гренландии составляет 25 млн км<sup>3</sup>, что уступает только Антарктиде.

Прогнозируется дальнейший рост скорости таяния ледников Арктики, Гренландии и в горных массивах. Вклад Антарктиды предполагается незначительным, так как при потеплении там будет выпадать больше осадков и ускорится нарастание толщи льда. Все это может привести к изменению структуры гидросферы – уменьшению доли пресной воды вследствие таяния ледников и увеличению количества воды в океане. К 2030 г. ожидается повышение уровня океана на 20 см, а к 2100 – на 60 см. В результате могут быть затоплены равнинные приморские страны, в том числе, такие густонаселенные, как Бангладеш, а также большая часть Нью-Йорка со всей системой подземного транспорта и аэропортами. Если полностью растает ледовая шапка Гренландии, то уровень океана поднимется на 7 м.

В северных территориях с многолетней мерзлотой возможно вытаивание ледяных толщ и образование на месте лесов озер.

**Истощение ресурсов наземных континентальных вод.** Масштаб водопотребления в мире неуклонно увеличивается, причем около 85 % воды забирается из рек и озер. Во всем мире основным потребителем воды является сельское хозяйство (до 70-80 %), на долю промышленности расходуется 20 % воды, на бытовые цели – еще 10 %. В России с ее прохладным климатом основным потребителем воды является промышленность, так как площадь поливных земель незначительна. Число районов мира, где отмечается дефицит воды, увеличивается. Итогом роста водопотребления является снижение в 10 раз водности реки Колорадо, исчезновение великой реки Хуанхэ.

Однако самые тяжелые последствия имело повышение норм забора воды из рек Амударья и Сырдарья, питающих Аральское море: появилась пустыня Аралкум площадью 35 тыс. км<sup>2</sup>. Уровень моря снизился на 23 м, соленость воды возросла с 10 до 80 г/л, что стало причиной гибели большей части водной биоты. На 3-6 м сни-



зился уровень грунтовых вод, резко возросла их минерализация, высохли дельты рек – исчезло 30 тысяч озер и ветландов. Из 178 видов животных, населявших плавни дельты, сохранилось только 38. С поверхности новой пустыни, покрытой слоем морской соли, ежегодно выносятся до 100 млн. т. соли, которая достигает ледников Памира и Тянь-Шаня и черноземных районов европейской России (следы соли Арала обнаружены в Швеции).

Сложная ситуация сложилась на Азовском море. В прошлом это самое мелкое (средняя глубина 3 м, наибольшая – 14 м) море было самым продуктивным морем планеты. С каждого гектара его зеркала добывалось рыбы в 6 раз больше, чем в Каспии, в 8 раз больше, чем на Балтике, в 25 раз больше, чем в Черном море. Ситуация стала ухудшаться после строительства Цимлянской плотины на реке Дон, когда поступление пресной воды в море уменьшилось с 14 км<sup>3</sup> до 5 км<sup>3</sup>. Недостача пресной воды стала компенсироваться солеными водами Черного моря, что повысило соленость воды Азовского моря. В итоге резко снизилась его рыбопродуктивность (осетровых – в 25 раз, рыбца – в 50 раз, сельди – в 14 раз и т. д.). В настоящее время промысловыми рыбами являются только килька и тюлька.

**Строительство водохранилищ.** Гидротехнические сооружения при строительстве гидроэлектростанций и для целей орошения полностью нарушают жизнь экосистем рек, в первую очередь препятствует нормальной миграции рыб. В мире сооружено более 45 тыс. плотин высотой более 15 м, почти 300 из них относятся к числу плотин-гигантов высотой более 150 м и объемом водохранилищ свыше 25 млн. м<sup>3</sup>. В США количество водохранилищ приближается к 700, в РФ – более 200 (только на Волге и Каме их 14). На дне водохранилищ накапливаются тысячи тонн осадков (как правило, ядовитых за счет промышленных и бытовых стоков в реки). Это практически навсегда выводит территорию из дальнейшего использования.

**Истощение ресурсов подземных вод.** Еще более опасен высокий водозабор из подземных вод, которые восстанавливаются гораздо медленнее, чем наземные. На десятки метров снизился уровень залегания грунтовых вод на Центральной равнине Северной Америки в водоносном горизонте Огаллала (штаты Техас, Оклахома, Аризона, Колорадо, Канзас и Небраска) и в равнинных земледельческих районах Китая и Индии, где уровень грунтовых вод

ежегодно снижается на 1-3 м. Итогом безудержной эксплуатации подземных вод может стать их полное истощение, что будет иметь катастрофические последствия для поливного земледелия, которое играет важную роль в производстве зерна в странах жаркого климата. На состояние подземных вод пагубно влияет химическое загрязнение, в первую очередь при добыче нефти с закачиванием в нефтяные пласты попутных вод.

**Загрязнение континентальных водоемов.** Оно происходит в результате сброса в реки и озера сточных вод жилищно-коммунальным хозяйством городов, расположенных на берегах рек, промышленностью и сельским хозяйством (основные загрязняющие вещества: хлориды, сульфаты, нефтепродукты, синтетические поверхностно-активные вещества). В стоках некоторых предприятий содержатся ртуть и кадмий. Вследствие загрязнения ухудшается качество воды как питьевого ресурса и происходит обеднение фауны. Попадание в водоемы фосфатов, нитратов и органических веществ вызывает процессы эвтрофикации водоемов. В РФ в кризисной ситуации находятся реки бассейна Волги, в котором проживает 61 млн. человек (более 40 % населения России). Загрязняется самое большое озеро Европы – Ладожское, страдает от промышленного загрязнения озеро Байкал. В Европе сильно загрязнен Дунай, в бассейне которого проживает 80 млн. европейцев.

**Химическое загрязнение морей.** В настоящее время 40 % населения мира проживает в 100-километровой береговой линии, и на побережьях или вблизи них расположено 2/3 крупных городов мира. Такая концентрация населения пагубно влияет на наиболее продуктивные прибрежные районы океана. В мировой океан ежегодно поступает несколько миллиардов тонн жидких и твердых отходов. Самыми главными вариантами загрязнения морей являются:

– нефтяное (текущее, при добыче нефти и вследствие аварий танкеров и нефтедобывающих платформ). Крупнейшая авария за всю историю добычи нефти на континентальном шельфе произошла при взрыве платформы нефтяной компании British Petroleum в Мексиканском заливе в мае 2010 г.;

– тяжелыми металлами, которые поступают в моря с промышленными стоками, сбрасываемыми в реки (наиболее загрязненным является Северное море, которое загрязняют европейские страны, особенно Германия, повышается уровень загрязнения Средиземного

моря, которое не справляется с огромным потоком загрязнителей, поступающих в него с водами из Франции, Италии и Египта);

– сельскохозяйственными стоками, содержащими фосфор, азот, органические вещества, которые вызывают эвтрофикацию морских акваторий (Черное море, Балтийское море, Мексиканский залив и др.). Загрязняются остатками удобрений и пестицидов, которые приносят реки, Азовское и Каспийское моря. Опасность представляют остатки пестицидов, смываемых в моря.

**Радиоактивное загрязнение морей.** До 1984 г. практиковалось захоронение в морях радиоактивных отходов (США, Великобритания, Россия, Япония). С 1967 по 1976 гг. в океане захоронено 46 тыс. т радиоактивных отходов, основная часть которых сбрасывалась на глубину около 4500 м примерно в 1000 км от побережья Европы. За 40 лет (до 1992 г.) СССР затопил в водах Северного Ледовитого океана 15 реакторов, отслуживших свой срок на атомных подводных лодках, топливные элементы с атомохода «Ленин» и 13 аварийных реакторов с подводных лодок (при этом из шести затопленных реакторов не было выгружено ядерное топливо). Море приняло в свои глубины упавшие атомные бомбы, самолеты и подводные лодки с ядерным оружием. Общее число затонувших подводных лодок с ядерными реакторами составляет 5.

### **Контрольные вопросы**

1. Расскажите о структуре гидросферы.
2. Перечислите последствия влияния на гидросферу хозяйственной деятельности человека.
3. Какую опасность представляет таяние ледников?
4. Приведите примеры истощения запасов надземных континентальных вод.
5. Какой ущерб наносит гидросфере строительство водохранилищ?
6. Что является главной причиной истощения запасов подземных вод?
7. Охарактеризуйте химическое загрязнение морей.
8. Охарактеризуйте состояние проблемы радиационного загрязнения морей.

### 16.1.3. Литосфера

**Литосфера** – это верхняя твердая оболочка Земли. Ее мощность составляет 50-200 км. Верхний слой литосферы называется земной корой. Вещества, слагающие литосферу, частично образованы за счет деятельности организмов и это не только торф, каменный уголь, горючие сланцы, но и куда более распространенный карбонат кальция, образовавшийся из моллюсков и других морских животных. Совершенно особую среду представляет собой почва (см. 3.3), находящаяся на границе литосферы и атмосферы.

Масштабы техногенного влияния человека на литосферу достигли колоссальных величин, которые превышают интенсивность естественных потоков вещества и подтверждают вывод В.И. Вернадского о том, что человек сегодня является главной геологической силой планеты. Влияние человека на литосферу продолжает возрастать: если к 1985 г. суммарная площадь суши, покрываемая всеми видами инженерных сооружений (здания, дороги, водохранилища, каналы и т. п.), составляла около 8 %, то к 1990 г. она превысила 10 %, а к 2000 г. возросла до 15 %, т.е. примерно до 1/6 площади суши Земли. В отличие от процессов загрязнения атмосферы и океана, нарушения литосферы всегда более или менее локальны, их влияние распространяется на территории, непосредственно примыкающие к району нарушений. Влияние таких нарушений может простираться на десятки и сотни километров. Впрочем, если нарушения литосферы вызывают загрязнения водной или воздушной среды, то их влияние может стать глобальным.

Основными последствиями влияния человека на литосферу являются следующие.

**Нарушения при добыче полезных ископаемых.** Особенно губительна для литосферы добыча полезных ископаемых открытым способом. Так, в 2000 г. в мире было добыто 900 млн т железа, после чего на поверхности литосферы осталось 6 млрд т пустой породы. На каждую тонну добытой меди приходится 110 т пустой породы и свыше 200 т снятой почвы. В Российской Федерации общая площадь земель, нарушенных при добыче полезных ископаемых, а также занятых отходами горного производства, превысила 2 млн га, из которых 65 % приходится на европейскую часть страны. Только в Кузбассе угольными карьерами занято свыше 30 тыс. га, а в районе

Курской магнитной аномалии – более 25 тыс. га плодородных угодий. Нарушение целостности литосферы происходит также при строительстве угольных шахт и добыче нефти.

**Нарушения при строительстве гидротехнических сооружений.** Суммарная длина только искусственных водохранилищ, построенных на территории бывшего СССР к середине 1980-х гг., равнялась длине экватора Земли. На всем их протяжении развивались и продолжают развиваться различные геологические процессы (активизация склоновых процессов – смыв грунта, переработка берегов, подтопление и т. д.). Протяженность магистральных оросительных и судоходных каналов на территории СНГ, также изменяющих геологическую обстановку, намного больше и составляет около 3/4 расстояния от Земли до Луны. Фактором, нарушающим литосферу, является откачка грунтовых вод, вызывающая опускание поверхности.

**Нарушения при строительстве городов.** Искусственные (или техногенные) грунты уже покрывают более 55 % площади городских территорий, а в ряде урбанизированных районов (Европа, Япония, Гонконг и др.) – 95–100 % территории, их мощность достигает нескольких десятков метров.

**Усиление эрозии и других форм твердого стока.** Эрозия сопровождает сельскохозяйственное использование земель и является основной причиной их разрушения. На распаханых склонах эрозия достигает десятков и сотен тонн мелкозема с 1 га в год и может привести к полному разрушению почвы. При линейной эрозии в массивах пахотных почв возникают и быстро разрастаются овраги. Особенно интенсивно эрозия развивается на пахотных почвах Нигерии, Руанды и Зимбабве. В Нигерии ежегодно теряется около 500 км<sup>2</sup> пашни, которая превращается в пустынные земли. С превращением пашни в пустыню столкнулся и Алжир, находящийся на северном краю Сахары. В России доля пахотных почв, подверженных эрозии, превышает 40 %, что ведет к ежегодной потере 1,5 млрд. т плодородного слоя.

Твердый сток усиливается также при строительстве гидротехнических сооружений.

**Загрязнение поверхности твердыми промышленными отходами.** На планете ежегодно образуется 85 млрд. т отходов (в том числе в РФ – 7 млрд. т). Их общий объем к концу 1990-х гг. дос-

тиг  $1500 \text{ км}^3$ , что эквивалентно 600 тыс. пирамид Хеопса. В составе отходов около 15 % приходится на токсичные отходы, содержащие тяжелые металлы и другие ядовитые вещества (мутатогенные и канцерогенные вещества, шламы гальванические, шламы коксохимических заводов и др.). Свой вклад в загрязнение поверхности литосферы вносят твердые бытовые отходы, которые накапливаются на полигонах и необорудованных свалках.

**Радиоактивное загрязнение.** Это наиболее опасный вариант загрязнения литосферы, который сопровождает нормальную работу атомных электростанций и аварии на них. Различают три типа радиоактивных отходов (РАО): низкоактивные (активность менее  $0.1 \text{ Ки/м}^3$ ), среднеактивные (от  $0.1$  до  $100 \text{ Ки/м}^3$ ) и высокоактивные (свыше  $100 \text{ Ки/м}^3$ ). Низкоактивные РАО образуются в процессе добычи и обогащения урановой руды. Их количество сегодня превышает 500 млрд. т. Основным источником средне- и высокоактивных РАО являются АЭС, которые могут работать по схеме открытого (захоронение РАО) или закрытого (переработка РАО) ядерного топливного цикла. Однако количество образующихся РАО значительно превышает возможности их переработки. К 2000 г. в Европе накопилось уже около 6 тыс. т высокоактивных РАО, в США, где используется открытый топливный цикл, накоплено более 20 тыс. т высокоактивных РАО. В РФ имеется 227 хранилищ РАО, из которых 81 уже законсервированы. Значительные сложности представляет захоронение демонтируемых блоков АЭС, срок службы которых составляет 40-60 лет.

Крупные вмешательства человека в литосферу стали также причиной землетрясений. Чаще всего землетрясения техногенного происхождения возникают в связи с созданием крупных и глубоких водохранилищ.

### Контрольные вопросы

1. Какова мощность литосферы?
2. Как влияет на литосферу добыча полезных ископаемых?
3. Как влияют на литосферу гидротехнические сооружения?
4. Какую роль в разрушении литосферы играет эрозия почвы?
5. Охарактеризуйте состояние загрязнения литосферы твердыми промышленными отходами.
6. Охарактеризуйте радиоактивное загрязнение литосферы.

## 16.2. Общая характеристика биосферы

Биосфера охватывает всю гидросферу, часть атмосферы и часть литосферы. Ее верхняя граница расположена на высоте 6 км над уровнем моря, нижняя – на глубине 15 км в толще земной коры (на такой глубине обитают бактерии в нефтяных водах) и 11 км в океане.

### 16.2.1 Величина и структура биомассы

По сравнению с диаметром Земли (13000 км) биосфера – это тонкая пленка на ее поверхности. Однако основная жизнь в биосфере сконцентрирована в значительно более узких пределах, охватывающих всего несколько десятков метров на континентах, в атмосфере и в океане (табл. 29).

Таблица 29

#### Структура биомассы биосферы (сухое вещество)

Среда	Группа организмов	Масса, $10^{12}$ т	Доля, %
Континенты	Автотрофные	2,40	99,2
	Гетеротрофные	0,02	0,8
	Итого	2,42	100
Океаны	Автотрофные	0,0002	6,3
	Гетеротрофные	0,0030	93,7
	Итого	0,0032	100
Биосфера	Автотрофные	2,4002	99,0
	Гетеротрофные	0,0232	1,0
	Итого	2,4232	100

### 16.2.2. Влияние человека на биосферу

Биосфера испытывает все формы влияния человека, которые уже рассматривались при обсуждении влияния человека на географические оболочки. Кроме того, под влиянием человека в биосфере происходят изменения ее биоты: снижение биологического разнообразия (см. 15.4), уменьшение площади лесов, опустынивание, а также разрушение почв.

**Обезлесивание.** Процесс сведения лесов под влиянием хозяйственной деятельности человека имеет глобальный характер и способствует усилению парникового эффекта, отрицательно влияет на

круговороты воды и кислорода (см. 16.3.3, 16.3.5). Около 10 тыс. лет назад, еще до того как человек стал заниматься сельским хозяйством, на земном шаре существовали обширные массивы лесов, общая площадь которых составляла примерно 62 млн. км<sup>2</sup>. Однако в настоящее время их площадь сократилась приблизительно до 42 млн. км<sup>2</sup>, т.е. почти на одну треть по сравнению с до-сельскохозяйственным периодом. В некоторых районах мира ситуация много хуже. Так, во Франции леса, некогда покрывавшие 80 % территории, уже в 1789 г. занимали лишь 14 % площади. Исследования в бассейне Амазонки показали, что при сведении тропических влажных лесов произошли существенные изменения климата: на 2,5-3,5°С возросла температура воздуха, на 26 % уменьшилось количество атмосферных осадков, активизировались процессы эрозии почвы, увеличилось количество катастрофических паводков и др. Аналогичные процессы наблюдаются и в других странах, где на значительных площадях сводятся леса. В Китае в бассейне реки Янцзы было сведено 85 % лесов, что привело в 1998 г. к наводнению невиданной разрушительной силы.

Мировое сообщество осознает опасность утери лесов. В Европе в последние десятилетия посадка леса ведется столь активно, что доля лесопокрытой территории неуклонно возрастает. Китай, чтобы ограничить наступление пустыни с северо-запада на центральные земледельческие районы, создает «Великую зеленую стену», которая будет иметь длину 4500 км и ширину несколько сот километров. К числу лидеров по посадке леса, относятся также Россия, США, Индия и Япония. Однако рукотворные леса значительно уступают естественным лесам по богатству биологического разнообразия. В 2006 г. ЮНЕП (межправительственная программа ООН по окружающей среде) успешно провел акцию по посадке 1 млрд деревьев.

**Опустынивание.** Под влиянием хозяйственной деятельности человека появляются ландшафты, близкие к пустыням, с редким растительным покровом. При этом резко снижаются биологическая продукция и биологическое разнообразие, разрушаются почвы. Опустынивание сопровождало сельскохозяйственное освоение территорий в «плодородном полумесяце» (от юга Палестины через север Сирии и Месопотамии до восточной части современного Ирана). В настоящее время в этом некогда процветающем крае простираются бесплодные



пустыни. Особенно быстро процессы опустынивания развивались в XX в. В мире только за последние 50 лет подверглось опустыниванию свыше 800 млн. га земли, основная часть этой площади приходится на районы, расположенные южнее пустыни Сахара.

На рубеже тысячелетий основным фактором, вызывающим опустынивание, является пастбищная дигрессия (см. 14.3.6), связанная с быстрым ростом поголовья скота. Ослабление дерна стало причиной ветровой эрозии и возникновения пыльных бурь. Под влиянием неумеренного выпаса растет площадь пустынь в Китае, в котором имеется огромное поголовье овец. 18 апреля 2001 г. западные штаты США от Аризоны до Канады были покрыты слоем пыли, принесенной облаком пыли, сформировавшимся 5 апреля в Китае и Монголии (облако имело 1200 миль в поперечнике). Спустя год, над Южной Кореей пронеслась пыльная буря из Китая, были отменены авиарейсы и занятия в школе. Такие крупные пыльные бури в Северном Китае повторяются регулярно.

Процессы опустынивания происходят в РФ и соседних странах СНГ. Например, в Калмыкии в результате выпаса поголовья овец, которое во много раз превышало пастбищную емкость естественных кормовых угодий, на огромных площадях сформировались антропогенные пустыни. В Астраханской области «лунные пейзажи» окружили районы добычи газа, а в Якутии – карьеры добычи золота. В Туркмении в 100-километровой зоне вдоль Каракумского канала, имеющего протяженность свыше 1000 км, произошло вторичное засоление почв, и образовались бесплодные пустыни. Свыше 2,5 млн. га мертвых пустынь, практически лишенных растительности, возникло при уменьшении площади Аральского моря. В 1995 г. подписана «Международная конвенция по борьбе с опустыниванием», однако ее реализация задерживается ввиду отсутствия средств. 58 Сессия Генеральной Ассамблеи ООН объявляла 2006 г. Международным годом пустынь и опустынивания. Однако существенных результатов в борьбе с опустыниванием также не было достигнуто.

**Разрушение почв.** За последнее столетие разрушение почв приобрело катастрофические масштабы, хотя и в прошлом это явление было причиной крушения древних цивилизаций – шумеров в Месопотамии, инков и майя – в Америке. Главный фактор разрушения почв – эрозия. Пахотные почвы загрязняются остатками пестицидов

и тяжелыми металлами, которые содержатся в фосфорных удобрениях; ухудшаются физические свойства – разрушается структура почвы. Глобальный характер приняли процессы потери почвами органического вещества (дегумификация) при внесении высоких доз удобрений и интенсивной обработке. В результате антропогенных преобразований формируются «агроземы», т. е. почвы, естественные свойства которых уже утеряны. Особенно большие площади «агроземов» сформировались в тропическом поясе в 1960-1970-е годы под влиянием зеленой революции (внедрения интенсивной системы земледелия с высокими дозами минеральных удобрений, пестицидов и поливом). Под влиянием сельскохозяйственного использования к настоящему времени разрушено 2 млрд га почвы, т.е. столько же, сколько сегодня находится в глобальном пахотном фонде.

Колоссальный ущерб почвам наносит гидромелиорация, вызывающая вторичное засоление.

### **Контрольные вопросы**

1. Как различается соотношение биомассы автотрофов и гетеротрофов на суше и в океане?
2. Охарактеризуйте процесс обзелесивания биосферы.
3. Какие главные факторы вызывают процесс опустынивания?
4. Каков масштаб процесса разрушения почв?

### **16.3. Основные биосферные круговороты веществ и влияние на них хозяйственной деятельности человека**

Важнейшей функциональной характеристикой биосферы являются протекающие в ней круговороты веществ, которые обусловлены биогенными и абиогенными причинами. В настоящее время сильное влияние на них оказывает хозяйственная деятельность человека, что ведет к нарушению биосферы и может иметь тяжелые последствия для будущих поколений землян. Рассмотрим круговороты наиболее важных биогенов – углерода, кислорода, азота, воды.

#### **16.3.1. Круговорот углерода**

Это один из самых важных биосферных круговоротов, поскольку углерод составляет основу органических веществ. В круговороте особенно велика роль диоксида углерода (рис. 34).

Запасы «живого» углерода в составе организмов суши и океана составляют, по разным данным, 550-750 Гт (1 Гт равна 1 млрд т), причем 99,5 % этого количества сосредоточено на суше, остальное – в океане. Кроме того, в океане содержится до 700 Гт углерода в составе растворенного органического вещества.

Запасы неорганического углерода значительно больше. Над каждым квадратным метром суши и океана находится 1 кг углерода атмосферы, и под каждым квадратным метром океана при глубине 4 км – 100 кг углерода в форме растворенных в воде карбонатов и бикарбонатов. Еще больше запасов углерода в осадочных породах – в известняках содержатся карбонаты, в сланцах – керогены и т.д.

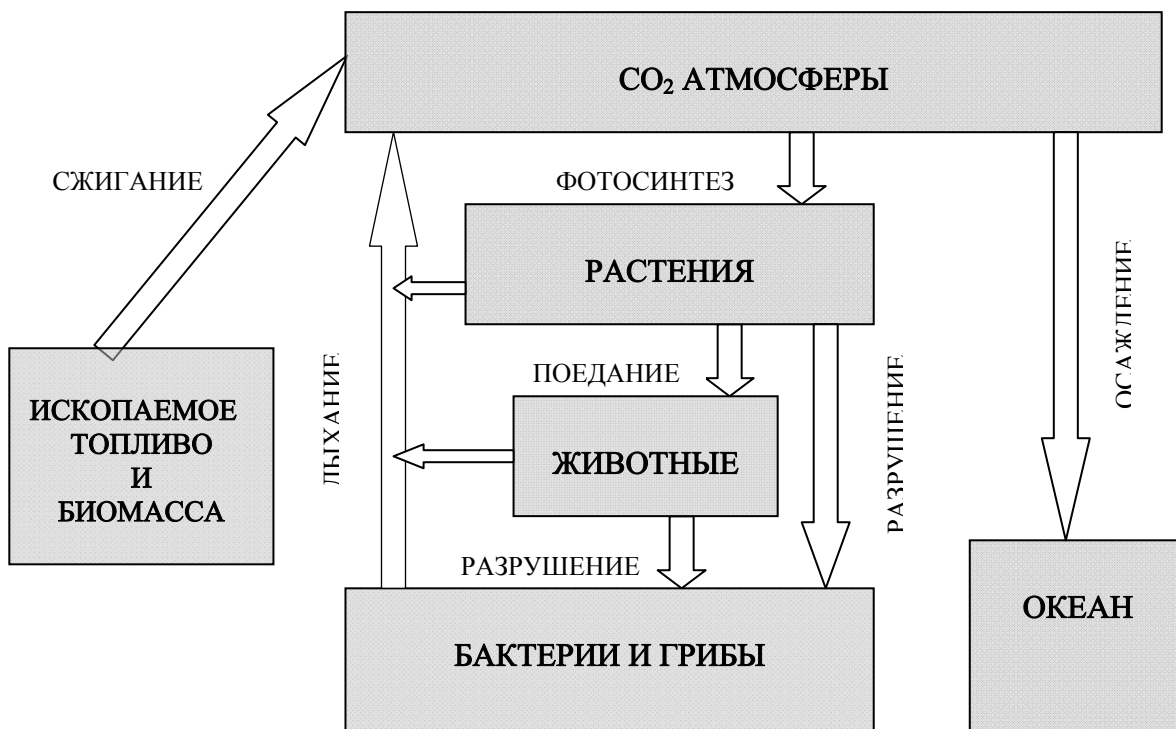


Рис. 34. Круговорот углерода в биосфере

Примерно 1/3 «живого» углерода (около 200 Гт) циркулирует, т.е. ежегодно усваивается организмами в процессе фотосинтеза и возвращается обратно в атмосферу, причем вклад океана и суши в этот процесс примерно сходный (по некоторым данным вклад суши в 2 раза выше).

До 50 % (по некоторым данным – до 90 %) углерода в форме диоксида возвращают в атмосферу микроорганизмы-редуценты

почвы. В этот процесс равный вклад вносят бактерии и грибы. Возврат диоксида углерода при дыхании всех прочих организмов, таким образом, меньше, чем при деятельности редуцентов.

Некоторые бактерии кроме диоксида углерода образуют метан. Выделение метана из почвы возрастает при переувлажнении, когда создаются анаэробные условия, благоприятные для деятельности метанообразующих бактерий. По этой причине резко увеличивается выделение метана лесной почвой, если древостой вырублен и вследствие уменьшения транспирации происходит ее заболачивание. Много метана выделяется с городских свалок, рисовых полей и пищеварительной системы домашнего скота.

Приведенные данные характеризуют биогенный круговорот углерода. В круговороте участвуют и геохимические процессы, при которых происходит обмен атмосферного углерода и углерода, содержащегося в горных породах. Однако данных о скорости этих процессов нет. Полагают лишь, что их интенсивность менялась в истории планеты, и парниковый эффект, который наблюдается сегодня, многократно проявлялся в прошлом при усилении геохимических процессов с выделением диоксида углерода, и при ослаблении процессов, которые «оттягивали» его из атмосферы.

### 16.3.2. Проблема потепления климата

В настоящее время происходит процесс потепления климата. Существует две основные гипотезы объяснения этого явления:

а) антропогенная – причиной потепления климата являются выбросы в атмосферу антропогенного диоксида углерода (в первую очередь при сжигании углеродсодержащего топлива);

б) потепление климата – это естественный процесс, связанный с солнечной активностью, так как вклад техногенного углерода в атмосферу не превышает 10 %, а океан и наземные экосистемы обладают высокой буферностью и связывают «лишний» углерод. Этой точки зрения придерживался крупный климатолог-географ М.И. Будыко, сегодня ее представляют ректор Гидрометеорологического университета Санкт-Петербурга Л.Н. Карлин и академик РАН, директор Института географии РАН В.М. Котляков. Эти ученые считают процесс потепления климата временным, на смену которому в ближайшее время придет похолодание.

**Антропогенная гипотеза потепления климата.** Эта гипотеза лучше обоснована фактическим материалом (Рамсторф, Шельнхубер, 2009), ее придерживается авторитетная Межправительственная группа экспертов по изменению климата (МГЭИК). Изучение газового состава пузырьков воздуха в льдах Антарктиды показало, что в истории планеты были периоды, когда концентрация диоксида углерода в атмосфере была выше, чем сейчас (например, 30 млн лет назад). Тем не менее, никогда процесс повышения концентрации диоксида углерода в атмосфере не был столь быстрым, что дает дополнительные аргументы в пользу гипотезы антропогенной природы потепления климата.

В соответствии с антропогенной гипотезой наибольшую опасность представляет  $\text{CO}_2$  (диоксид углерода), ответственный за 60 % потепления. Концентрация  $\text{CO}_2$  в XX в. повысилась с 280 ppm (0,028 %) до 383 ppm и может достигнуть к концу XXI в. 540-970 ppm. Средняя температура атмосферы в XX в. повысилась на  $0,8^\circ\text{C}$  (в Европе – на  $1^\circ\text{C}$ , в России – на  $1,3^\circ\text{C}$ ), в течение XXI в. в зависимости от величина эмиссии  $\text{CO}_2$  это повышение может составить 2-7 %. Из числа прочих парниковых газов существенный вклад в потепление климата вносит метан. Метан быстро разрушается в атмосфере и потому менее опасен, чем  $\text{CO}_2$ , высокое содержание которого длительное время будет сохраняться в атмосфере даже если удастся снизить величину его эмиссии. Большую роль играют пары воды, однако этот фактор определяется испарением с поверхности мирового океана, и человек практически не может влиять на него.

**Возможные последствия потепления климата.** Потепление климата может вызвать ряд опасных последствий. Прогнозируются следующие изменения:

- таяние ледников Гренландии и Антарктиды. Скорость процесса трудно предсказать, кроме того, есть мнение, что полного исчезновения этих ледников не произойдет: при потеплении климата увеличится количество осадков, за счет чего ледовый покров будет нарастать, и таяние льда хотя бы частично будет компенсировано;

- вследствие таяния ледников может значительно повыситься уровень мирового океана (в XXI в. – до 88 см, к 2300 г. – до 2,5 м);

- массы пресной воды, образовавшейся при таянии ледников Гренландии, могут нарушить «тепловой конвейер» Гольфстрима, что приведет к похолоданию в Европе;

- таяние льдов Арктики может стать причиной гибели белых медведей;

- вследствие усиления поглощения  $\text{CO}_2$  океаном произойдет подкисление морской воды. До начала потепления климата рН вод океана составлял 8,1, в настоящее время отмечен сдвиг на 0,1, возможно дальнейшее увеличение сдвига на 0,3-0,4. Это повлечет серьезные изменения биоты океана и может привести к полному разрушению экосистем коралловых рифов;

- таяние ледников Гималаев (самых больших после Антарктиды и Гренландии) может снизить водность рек Инда, Ганга, Брахмапутры, что приведет к катастрофическим последствиям для сельского хозяйства Индии;

- вытаивание многолетней мерзлоты может пагубно сказаться на лесах, озерах, городских строениях, инфраструктуре (дороги, линии электропередачи, трубопроводы и др.). Этот прогноз особенно важен для России, значительная часть территории которой представляет зону распространения мерзлотных грунтов. Произойдет эмиссия в атмосферу огромного количества метана, который содержится в мерзлотных почвах в форме клатрата метана, что «подхлестнет» процесс потепления.

- произойдет дальнейшее усыхание ветландов, что усилит эмиссию  $\text{CO}_2$  из минерализующихся торфов;

- станут более частыми и масштабными лесные пожары, ураганы, наводнения и др.;

- снизится биологическое разнообразие природных экосистем, в первую очередь коралловых рифов, влажных тропических лесов и высокогорий;

- повысится смертность людей от высоких температур (в Европе в 2003 г. от жары умерло 35 тыс. человек) и от заболеваний вследствие распространения на Север «южных» болезней (в первую очередь малярии);

- ухудшится обеспечение продовольствием, так как некоторое повышение урожаев в странах умеренного климата не компенсирует их значительного снижения в южных странах;

**Возможности противодействия потеплению климата.** Как основное направление смягчения влияния потепления климата рассматривается декарбонизация энергетики на основе ВИЭ и атомной энергетики. Некоторую роль может сыграть лесовосстановление.

Обсуждаются возможности захоронения  $\text{CO}_2$  в геологических пластах. Для этого  $\text{CO}_2$  должен улавливаться в местах его образования (в первую очередь на предприятиях теплоэнергетики) и переводиться в сжиженное состояние, что позволит транспортировать его в цистернах к местам захоронения. Однако технология такого секвестрования пока недостаточно разработана, и оно будет обходиться очень дорого. Кроме того, невозможно улавливать  $\text{CO}_2$ , который образуется при работе транспорта и небольших предприятий.

В последние годы ряд климатологов (особенно академик Ю.А. Израэль) пропагандируют идею снижения температуры атмосферы за счет распыления аэрозолей соединений серы для снижения количества солнечной энергии, достигающей поверхности планеты. Этот вариант контроля потепления климата экологически опасен, так как последствия распыления этих аэрозолей непредсказуемы.

Необходима адаптация цивилизации к последствиям потепления климата путем экологизации всех сфер хозяйственной деятельности (сельского хозяйства, медицины, обустройства прибрежных территорий, подверженных ураганам, регулирования режима стока рек и т.д.).

Международное сотрудничество по проблеме потепления климата координирует *Киотский протокол* – важнейшее международное соглашение, регламентирующее выбросы в атмосферу техногенного углерода, который является причиной потепления климата.

### **Контрольные вопросы**

1. Каково соотношение количества «живого» углерода на суше и в океане?
2. Каково соотношение количества «мертвого» углерода в атмосфере и в океане?
3. Какая доля «живого» углерода ежегодно вовлекается в круговорот?

4. Какая доля углерода возвращается в атмосферу редуцентами наземных экосистем?
5. Перечислите факторы, нарушающие круговорот углерода.
6. Какие последствия может иметь усиление парникового эффекта?

### 16.3.3. Круговорот воды

Вода испаряется не только с поверхности водоемов и почв, но и живыми организмами, ткани которых на 70 % состоят из воды (рис. 35).

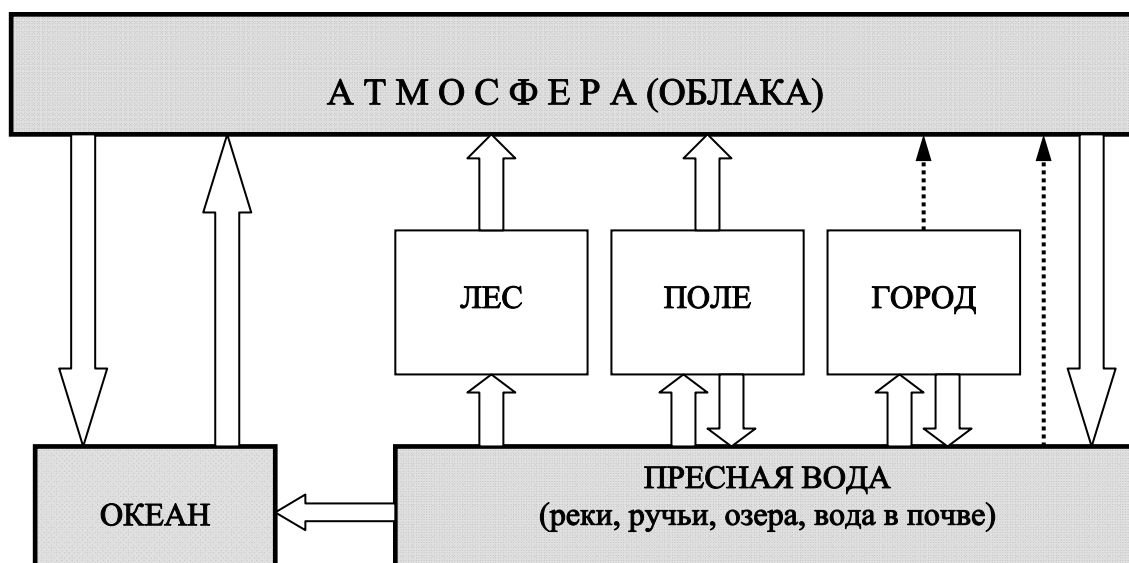


Рис. 35. Круговорот воды в биосфере

Большое количество воды (около 1/3 всей воды осадков) испаряется растениями, особенно деревьями.

Разные фракции воды гидросферы участвуют в круговороте по-разному и с разной скоростью. Так, полное обновление воды в составе ледников происходит за 8 тыс. лет, подземных вод – за 5 тыс. лет, океана – за 3 тыс. лет, почвы – за 1 год. Пары атмосферы и речные воды полностью обновляются за 10-12 суток.

Важную роль в годовом водном балансе биосферы играет океан (табл. 30). Испарение с его поверхности примерно в два раза больше, чем с поверхности суши.



Таблица 30

Годовой водный баланс Земли  
(по Львовичу, 1986)

Элементы водного баланса	Объем, км <sup>3</sup>	Слой, мм
Периферическая часть суши (116800 км <sup>2</sup> )		
Осадки	106000	910
Речной сток	44230	380
Испарение	61770	530
Замкнутая бессточная часть суши (32100 км <sup>2</sup> )		
Осадки	7500	238
Испарение	7500	238
Мировой океан (361100 км <sup>2</sup> )		
Осадки	411600	1140
Приток пресных вод	44230	120
Испарение	455830	1260
Земной шар (510000 км <sup>2</sup> )		
Осадки	525100	1030
Испарение	525100	1030

До развития цивилизации круговорот воды был равновесным, однако в последние десятилетия вмешательство человека нарушает этот цикл. В частности, уменьшается испарение воды лесами ввиду сокращения их площади и, напротив, увеличивается испарение с поверхности почвы при орошении сельскохозяйственных культур. Испарение воды с поверхности океана уменьшается вследствие появления на значительной части его поверхности пленки нефти. Влияет на круговорот воды потепление климата, вызываемое парниковым эффектом. При усилении этих тенденций могут произойти существенные изменения круговорота, опасные для биосферы.

## Контрольные вопросы

1. Какой вклад в испарение воды вносит океан?
2. Какой вклад в испарение воды вносят растения?
3. С какой скоростью осуществляется круговорот разных фракций воды?
4. Расскажите о причинах нарушения круговорота воды.

### 16.3.4. Круговорот азота

Циркуляция азота в биосфере протекает по следующей схеме (рис. 36):

– перевод инертного азота атмосферы в доступные для растений формы (биологическая азотфиксация, образование аммиака при грозовых разрядах, производство азотных удобрений на заводах);

– усвоение азота растениями;

– переход части азота из растений в ткани животных;

– накопление азота в детрите;

– разложение детрита микроорганизмами-редуцентами, вплоть до восстановления молекулярного азота, который возвращается в атмосферу.

В морских экосистемах азотфиксаторами являются цианобактерии, связывающие азот в аммиак, который усваивается фитопланктоном.

В настоящее время, вследствие уменьшения доли естественных экосистем, биологическая азотфиксация стала меньше промышленной фиксации азота (соответственно 90-130 и 140 миллионов тонн в год), причем к 2020 г. ожидается увеличение промышленной азотфиксации на 60 %. До половины азота, вносимого на поля, вымывается в грунтовые воды, озера, реки и вызывает эвтрофикацию водоемов.



Рис. 36. Круговорот азота в биосфере

Значительное количество азота в форме оксидов азота поступает в атмосферу, а затем в почву и водоемы в результате ее загрязнения промышленностью и транспортом (кислотные дожди). Этот азот был изъят из атмосферы экосистемами геологического прошлого и длительное время находился «на депоненте» в угле, газе, нефти, при сжигании которых он возвращается в круговорот. Например, в США с атмосферными осадками выпадает 20-50 кг/га в год азота, а в отдельных районах эмиссия достигает 115 кг/га.

Экологически безопасной считается величина эмиссии азота 10-3 кг/га в год. При более высоких нагрузках происходят значительные изменения в экосистемах: почвы подкисляются, происходит выщелачивание питательных элементов в глубокие горизонты, возможно усыхание древостоев и массовое развитие заносных видов-нитрофилов. Кроме того, высокое содержание азота в растениях, выросших на загрязненных азотом почвах, повышает их поедаемость, что может привести к выпадению из расти-

тельных сообществ даже доминантных видов. Так, в некоторых пустошах Западной Европы после того, как в вереске повысилось содержание азота, массово размножился вересковый жук (его количество достигало 2000 экземпляров на 1 м<sup>2</sup>). Жук практически полностью выел этот кустарник из сообществ. Те же изменения в составе загрязняемых промышленным азотом сообществ отмечены и в Калифорнии.

Однако не всегда кислотные дожди оказывают пагубное влияние на экосистемы. Экосистемы степной зоны, где почвы имеют слабощелочную реакцию, от выпадения кислотных дождей не только не страдают, но даже увеличивают свою продуктивность за счет дополнительного азота.

Восстановление естественного круговорота азота возможно за счет уменьшения производства азотных удобрений, резкого сокращения промышленных выбросов оксидов азота в атмосферу и расширения площади посевов бобовых, которые симбиотически связаны с бактериями-азотфиксаторами.

### **Контрольные вопросы**

1. Перечислите основные этапы круговорота азота.
2. Через какие каналы атмосферный азот попадает в экосистемы?
3. Какой вклад в круговорот вносит техногенный азот?
4. Расскажите о вкладе в круговорот азота сжигания азотсодержащих энергоносителей.
5. Что нужно сделать для нормализации коугворота азота?

### **16.3.5. Круговорот кислорода**

Кислород атмосферы имеет биогенное происхождение и его циркуляция в биосфере осуществляется путем пополнения запасов в атмосфере в результате фотосинтеза растений и поглощения при дыхании организмов и сжигании топлива в хозяйстве человека (рис. 37). Кроме того, некоторое количество кислорода образуется в верхних слоях атмосферы при диссоциации воды и разрушении озона под действием ультрафиолетового излучения; часть кислорода расходуется на окислительные процессы в земной коре, при вулканических извержениях и др.



Рис. 37. Круговорот кислорода в биосфере

Этот круговорот очень сложный, так как кислород вступает в разнообразные реакции и входит в состав очень большого числа органических и неорганических соединений, и замедленный. Для полного обновления всего кислорода атмосферы требуется около 2 тысяч лет (для сравнения: ежегодно обновляется около 1/3 диоксида углерода атмосферы).

В настоящее время поддерживается равновесный круговорот кислорода, хотя в крупных густонаселенных городах с большим количеством транспорта и промышленных предприятий возникают локальные нарушения.

Однако отмечено ухудшение состояния озонового слоя и образование «озоновых дыр» (областей с пониженным содержанием озона) над полюсами Земли, что представляет экологическую опасность. Временные «дыры» возникают также над обширными районами вне полюсов (в том числе и над континентальными районами России). Причиной этих явлений является попадание в озоновый слой хлора и оксидов азота, которые образуются в почве из минеральных удобрений при их разрушении микроорганизмами, а также содержатся в выхлопных газах автомобилей. Вклад в разрушение озонового слоя вносят и фреоны, используемый в холодильниках. Эти вещества разрушают озон с более высокой скоростью, чем он может образовываться из кислорода под влиянием ультрафиолетовых лучей.

Сохранение озонового слоя – одна из глобальных задач мирового сообщества. Главный международный документ, регламентирующий выбросы в атмосферу озоноразрушающих веществ (ОРВ) – «Монреальский протокол» (1987 г.). Это соглашение запрещает какие-либо торговые операции с ОРВ между странами, подписавшими и не подписавшими протокол. Все страны-участницы Протокола ищут приемлемую альтернативу ОРВ. Практически она уже найдена при производстве аэрозолей и вспененных полимерных материалов. Наибольшие трудности внедрения озонобезопасных веществ – при производстве холодильного оборудования, хотя ряд немецких, швейцарских и некоторых других европейских фирм с успехом заменили фреон изобутаном. По данным ООН, только с 1986 по 1998 гг. потребление хлорфторуглеродов сократилось с 1,1 млн. т до 156 тыс. т. В настоящее время их потребление еще ниже.

Так как озон является фотооксидантом, образующимся из оксида азота и углеводородов под влиянием ультрафиолетовых лучей, то возможно увеличение его содержания в приземном слое атмосферы. В этом случае он оказывается опасным загрязнителем, вызывающим раздражение дыхательных путей человека. Однако отрицательно сказывается на здоровье человека и чрезмерно низкое содержание озона в атмосфере.

### **Контрольные вопросы**

1. Назовите основной источник пополнения запаса кислорода в атмосфере.
2. Укажите, при каких процессах происходит поглощение кислорода из атмосферы.
3. За какое время происходит обновление запаса кислорода в атмосфере?
4. Охарактеризуйте проблему сохранения озонового слоя атмосферы.

### **16.3.6. Круговорот фосфора**

О круговороте фосфора за обозримое время можно говорить лишь условно. Будучи гораздо тяжелее углерода, кислорода и азота, фосфор почти не образует летучих соединений – он стекает с суши в океан, а возвращается в основном при подъеме суши в

ходе геологических преобразований. По этой причине круговорот фосфора называют «открытым» (рис. 38).

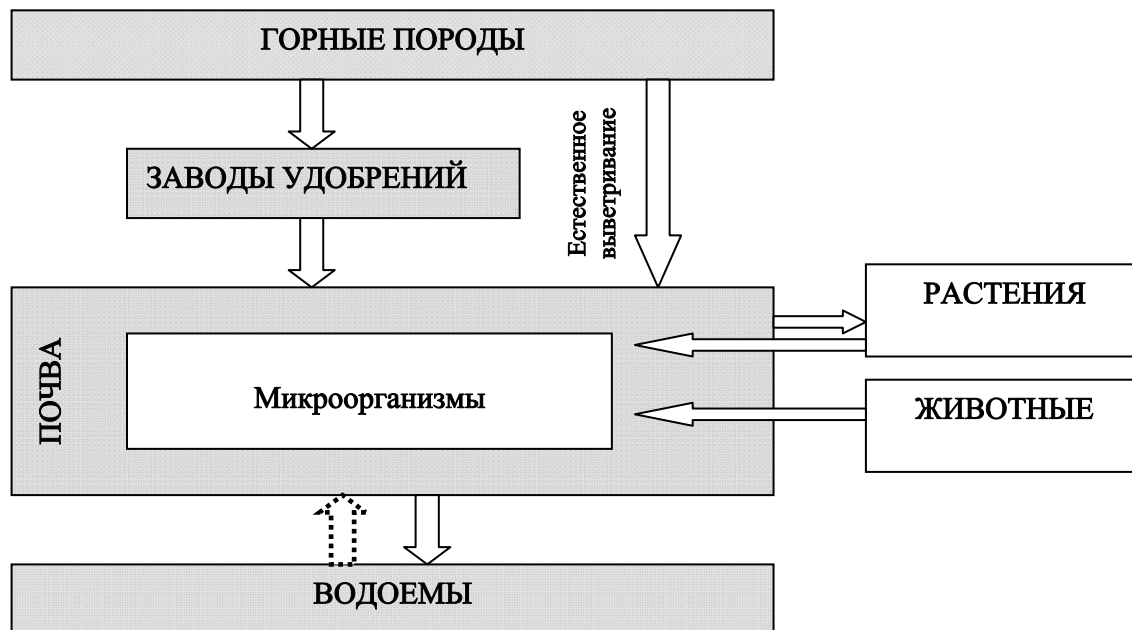


Рис. 38. Круговорот фосфора

Фосфор содержится в горных породах, откуда выщелачивается в почву и усваивается растениями, а затем по пищевым цепям переходит к животным. После разложения мертвых тел растений и животных не весь фосфор вовлекается в круговорот, часть его вымывается из почвы в водоемы (реки, озера, моря). Там фосфор оседает на дно и почти не возвращается на сушу, лишь небольшое количество его возвращается с выловленной человеком рыбой или с экскрементами птиц, питающихся рыбой. Скопления экскрементов морских птиц служили в недалеком прошлом источником ценнейшего органического удобрения – гуано, однако, в настоящее время ресурсы гуано практически исчерпаны.

Отток фосфора с суши в океан усиливается вследствие возрастания поверхностного стока воды при уничтожении лесов, распашке почв и внесении фосфорных удобрений. Поскольку запасы фосфора на суше ограничены, а его возврат из океана проблематичен (хотя в настоящее время активно исследуются возможности его добычи со дна океана), в будущем в земледелии возможен острый дефицит фосфора, что вызовет снижение урожаев (в первую очередь зерна). Поэтому необходима экономия ресурсов фосфора.

## Контрольные вопросы

1. Почему круговорот фосфора называется открытым?
2. Где сконцентрированы запасы фосфора?
3. Почему фосфор концентрируется на дне океанов?
4. Какие последствия для сельского хозяйства будет иметь исчерпание запасов фосфора?

### 16.4. Ноосфера и техносфера

Биосфера изменяется под влиянием развития цивилизации. В начале XX века В.И. Вернадский сформулировал гипотезу ноосферы как равновесной биосферы, преобразованной разумом человека. Однако реалии развития цивилизации в XX столетии привели не к формированию гармоничной биосферы, а к превращению значительной ее части в техносферу, т.е. биосферу, нарушенную человеком. В этом разделе мы познакомимся с гипотезой В.И. Вернадского и с основными чертами биосферы на рубеже тысячелетий.

**Гипотеза ноосферы.** По В.И. Вернадскому, «мысль человеческая» – планетарное явление, которое развивается в направлении поиска путей гармонизации отношений человека и природы путем регулирования основных круговоротов веществ. Важная составляющая этой гипотезы – переход человека на автотрофное питание: замена цепи «солнце – растение (животное) – человек» цепью «солнце – завод – человек». Производство искусственной пищи, по мнению Вернадского, должно снять проблему голода и обеспечить продовольствием 30 млрд. человек. Сегодня эта гипотеза подвергается острой критике.

Во-первых, «мысль человеческая», к сожалению, развивается в направлении, противоположном прогнозу Вернадского. Она изыскивает не пути гармонизации отношений Человека и Природы, а разрабатывает все более изощренные технологии эксплуатации природы.

Во-вторых, автотрофное питание человека невозможно в принципе, так как получать искусственную пищу человек не научился и видимо не научится. Впрочем, если бы это все-таки стало возможным, то не сделало бы отношения человека и природы гармоничными. Снятие продовольственного ограничения с роста народонаселения привело бы к разрушению биосферы из-за превышения допустимых пределов потребления всех других ресур-



сов – воды, энергоносителей, минеральных веществ, биологического разнообразия и т. д.

В-третьих, утопична идея замены естественных процессов саморегуляции в биосфере системой искусственного управления. «Очень большие системы», к числу которых относится биосфера, практически не моделируются. И потому последствия крупных вмешательств человека в природу не прогнозируются, пример тому – трагедия Арала. Биосфера подобна грандиозному рынку, в котором стохастически регулируются потоки вещества и энергии. Его замена на «плановую экономику» также бесперспективна, как плановое управление экономикой больших стран. Нарушив «биосферный рынок», человек погибнет.

Таким образом, человек может сохраниться только вместе с биосферой, встроив свою хозяйственную деятельность в биосферные циклы. Н.Н. Моисеев писал о возможности «коадаптации человека и биосферы» и формирования на этой основе ее некоего «квазиустойчивого состояния». При таком состоянии биосферы изменения круговоротов веществ не будут превышать пороговых значений, за которыми начинаются ее необратимые изменения.

**Техносфера.** В противовес романтической гипотезе ноосферы В.И. Вернадского в современном мире сформировалась техносфера как часть биосферы, искалеченная нерациональным природопользованием. Понятие техносферы интегрирует все рассмотренные выше примеры нарушений географических оболочек Земли и биосферы в узком смысле. Доля ненарушенных экосистем продолжает уменьшаться (табл. 31), они занимают уже менее 2/3 суши планеты, а в Европе – всего 1/3.

Таблица 31

Площади суши с ненарушенными, частично нарушенными  
и нарушенными естественными экосистемами  
(по Данилову-Данильяну и др., 2001)

Континент	Общая площадь, тыс. км <sup>2</sup>	Ненарушенная территория, %	Частично нарушенная территория, %	Нарушенная территория, %
Европа	8 759,3	15,6	19,6	64,9

Азия	53 311,6	43,5	27,0	29,5
Африка	33 958,3	48,9	35,8	15,4
Сев. Аме- рика	26 179,9	56,3	18,8	24,9
Юж. Аме- рика	20 120,3	62,5	22,5	15,1
Австралия	8 487,3	62,3	25,8	12,0
Антарктида	13 209,0	100,0	0,0	0,0
Вся суша, без учета ледяных, скальных и оголенных поверхно- стей	134 904,5	27,0	36,7	36,3

### Контрольные вопросы

1. Расскажите о гипотезе ноосферы В.И. Вернадского.
2. В чем заключается принцип квазиустойчивого равновесия биосферы?
3. Что такое техносфера?

### 16.5. Устойчивое развитие

Невозможность построения ноосферы в понимании В.И. Вернадского и опасность превращения биосферы в техносферу подталкивают мировое сообщество к поиску пути преодоления возможного экологического кризиса. Этот путь – переход человечества на устойчивое развитие (перевод английского термина «sustainable development»), т. е. такую модель социально-экономического развития, при которой экономический рост не ведет к ухудшению состояния окружающей среды. Жизненные потребности каждого поколения людей удовлетворяются без ущерба для будущих поколений: не исчерпываются природные ресурсы и не происходит деградация окружающей среды.

Впервые термин «устойчивое развитие» был использован в докладе «Всемирная стратегия охраны природы» (1980 г.), представленном Международным союзом охраны природы, а в обиход

вошло после публикации доклада «Наше общее будущее» (1987 г.), подготовленного Комиссией ООН по окружающей среде и развитию. Представления об устойчивом развитии красной нитью прошли через документы, принятые на первой Международной конференции по окружающей среде и развитию в Рио-де-Жанейро в 1992 г. («Рио-92») и получили дальнейшее развитие на второй аналогичной конференции в Йоханнесбурге в 2002 г. («Рио+10»). В настоящее время 140 стран (в том числе Россия) приняли документы, подтверждающие их приверженность идее устойчивого развития. По решению ООН 2005 год объявлен началом десятилетия образования для устойчивого развития.

Представления об устойчивом развитии включают следующие положения:

- регулирование роста народонаселения;
- уменьшение разрыва между уровнем жизни населения богатых и бедных стран;
- обеспечение продовольственной безопасности;
- экологизация энергетики;
- ресурсосбережение;
- снижение уровня загрязнения окружающей среды;
- сохранение биологического разнообразия;
- усиление международного сотрудничества в области охраны окружающей среды;
- повышение уровня экологической культуры населения, преодоление потребительства.

Однако конкретные характеристики общества устойчивого развития разные экологи видят по-разному. Более того, как подчеркивал крупный философ XX столетия К. Поппер, построение достоверных прогнозов развития человечества на длительный срок невозможно, так как всегда могут иметь место непредвиденные события – крупные достижения технологии, войны, революции, синергические эффекты, связанные с потеплением климата, и т.д.

На сегодняшний день сложилось три основных видения будущего (экологических мировоззрений, Миркин, Наумова, 2006).

**Консервационизм.** В основе этого экологического мировоззрения лежит девиз «Назад в природу». В наиболее последовательном варианте представления консервационистов разработаны в России (В.Г. Горшков, В.И. Данилов-Данильян) и опираются

«гипотезу биотической регуляции биосферы» и «принцип 1%». В соответствии с этими представлениями для обеспечения устойчивого развития человечества необходимо резко, примерно в 10 раз, снизить потребление первичной биологической продукции (сегодня потребление в среднем превышает 10 %, а в отдельных регионах мира превышает 40 %). Это позволит восстановить равновесность всех биосферных круговоротов веществ, резко снизить уровень загрязнения окружающей среды, осуществить переход на нетрадиционную энергетику (на основе возобновимых источников энергии), экологизировать промышленность, заменить большие города экологичными экосистемами, перейти на органическое сельское хозяйство («без химии»), довести долю охраняемых природных территорий до 70 % и т. д.

Однако для реализации «принципа 1%» необходимо осуществить депопуляцию – уменьшить численность народонаселения планеты в 10 раз, что практически невозможно. Аргументированная критика гипотезы биотической регуляции биосферы в понимании В.Г. Горшкова содержится в работах Н.Ф. Глазовского, А.М. Тарко, В.С. Голубева, В.С. Савенко и др.

**Сциентизм (технократический подход).** Это мировоззрение исходит из положения «наука может все». Как основа устойчивого развития рассматривается дальнейший экономический рост при замене исчерпаемых энергетических и материальных ресурсов их новыми эквивалентами. Этот подход сегодня характерен для политиков США (впрочем, и гипотеза ноосферы также представляет собой один из вариантов сциентизма). Сциентизм является наиболее опасным мировоззрением, которое может привести человечество к кризису.

**Экологический центризм.** Это наиболее реалистическое мировоззрение, ориентирующее на ограниченный экономический рост при экологизации всех сфер производства и охвате разными формами охраны 1/3 территории планеты. Экологический центризм составляет основу прогнозов экспертов ООН.

В табл. 32 приведены основные характеристики общества устойчивого развития при разных сценариях будущего.

Таблица 32

Сравнение основных прогнозных сценариев будущего

Сценарии и их основные характеристики		
Консервационизм	Экологический центризм	Сциентизм
Предел численности народонаселения планеты (млрд. человек)		
0,5-1,5	8-11	30-50
Уровень урбанизации		
Снижается, на смену мегаполисам и крупным городам приходят экосити	Повышается, экологизируются крупные города, включая мегаполисы	
Изменение величины мирового энергопотребления		
Снижается в 6-10 раз	Увеличивается в 2-3 раза	Увеличивается в 10 и более раз
Структура энергетики		
Энергетика на основе ВИЭ (возобновимых источников энергии)	Полиэнергетика: атомная, на основе ВИЭ, тепловая	Преобладание атомной энергетики
Характер сельского хозяйства		
Органическое (низкая доля пашни, не используются минеральные удобрения и пестициды, экстенсивный откорм скота за счет естественных кормовых угодий)	Компромиссное (минеральные удобрения и пестициды используются в умеренных дозах, комплексные кормовые рационы с участием кормов с пашни)	Интенсивное (широко используются закрытый грунт, высокие дозы минеральных удобрений и пестицидов, орошение, интенсивный откорм крупного рогатого скота, свиней, птицы кормами с пашни)
Основные минеральные ресурсы		
Вторичные	первичные и вторичные при развитии ресурсосберегающих технологий	замена исчерпанных ресурсов их новыми эквивалентами

Загрязнение окружающей среды		
Минимальное за счет закрытия всех экологически грязных производств и внедрения безотходных технологий	Умеренное за счет малоотходных технологий, усовершенствованных очистных сооружений и захоронения особо опасных отходов	
Охрана биоразнообразия		
Полное сохранение	Сохранение большей части	Сохранение 30-50%
Доля охраняемых природных территорий на планете		
70%	33%	Менее 10%

В заключение отметим, что концепция устойчивого развития сформулирована только в самом общем плане, ее можно сравнить с «философским камнем», используя который средневековые алхимики пытались из неблагородных металлов получать благородные. Этот «камень» не был найден, однако в процессе его поиска родилась химия. В процессе реализации концепции устойчивого развития мировое сообщество найдет способы избежать экологической катастрофы (Марфенин, 2007).

### Контрольные вопросы

1. Какое содержание вкладывается в понятие «устойчивое развитие мирового сообщества»?
2. Перечислите этапные события становления концепции устойчивого развития.
3. Какие основные положения входят в концепцию устойчивого развития.
4. Сравните основные черты прогнозных сценариев сциентистов, технократов и сторонников концепции устойчивого развития.

### Темы докладов на семинарских занятиях

1. Структура биосферы и ее соотношение с другими оболочками Земли по Э. Зюссу.
2. Опасность антропогенных нарушений круговоротов веществ в биосфере.

3. Критическая оценка представлений В.И. Вернадского о ноосфере.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ. ВКЛАД ОБЩЕЙ ЭКОЛОГИИ В РЕШЕНИЕ ПРОБЛЕМЫ ПЕРЕХОДА НА УСТОЙЧИВОЕ РАЗВИТИЕ

Крылатую фразу Альберта Эйнштейна «Нет ничего практичнее, чем хорошая теория» подтвердил научно-технический прогресс XX века. Все его достижения были связаны с успехами развития фундаментальных наук – физики, химии, математики, биологии. В XXI веке вклад этих наук в дальнейшее развитие цивилизации сохранится, но лишь при условии их тесного взаимодействия с экологией как широким междисциплинарным комплексом и особенно с общей (биологической) экологией, основы которой были изложены в этой книге.

Влияние человека на природу может быть описано простой формулой (Медоуз и др., 2007):

$$I = PAT,$$

где I – impact (вклад), P – population (народонаселение), A – affluence (уровень потребления), T – technology (технология).

При анализе каждой составляющей этой «триады техносферизации» общая экология является теоретической основой объяснения происходящих процессов, прогноза их дальнейшего развития и разработки подходов для снижения влияния хозяйственной деятельности человека на окружающую среду.

**Демография.** Для объяснения закономерностей демографических процессов в мире и отдельных странах важно знание моделей роста популяций. В XX столетии благодаря способности к активной адаптации, то есть приспособлению условий среды к своим потребностям, человек увеличивал свою численность в соответствии с экспоненциальным законом, который редко проявляется в природе и только в непродолжительные периоды роста популяций в особо благоприятных условиях. Популяции увеличивают свою численность в большинстве случаев в соответствии с логистической моделью роста: после периода быстрого роста наступает стабилизация численности, при которой биотический потенциал популяции приходит в равновесие с сопротивлением окружающей среды. Регулирование роста народонаселения со стабилизацией его

численности к концу XXI на уровне 8-12 млрд будет означать переход экспоненциального роста численности человечества к логистическому. Разумеется, для решения этой проблемы будут задействованы механизмы, далекие от природных: экономические, социальные, медицинские. Тем не менее, результат будет тот же, что и при регулировании роста численности популяций в природе: стабилизация народонаселения планеты в соответствии с «пределами роста» (ресурсными ограничениями среды – площадью пахотных угодий, исчерпаемостью минеральных ресурсов, энергоносителей и воды, потенциалом естественных экосистем по «переработке» загрязнения, и т. д.; Медоуз и др., 2007).

**Регулирование потребления.** Решение этой проблемы является, видимо, самой сложной задачей в программе перехода на устойчивое развитие. В отличие от остальных биологических видов планеты, которые потребляют ресурсы по «биологическим нормам» (вспомним А. Киплинга, который в «Маугли» описал «нравственность» животных), человек безудержно наращивает потребление, игнорируя «пределы роста». Ограничить потребление можно в первую очередь за счет экономических механизмов (цена ресурса возрастает по мере его исчерпания). Свой вклад должна внести и экологическая этика как наука о нравственности отношений человека к природе, исключая «сверхбиологическое» потребление.

**Технология рационального природопользования естественных экосистем и охрана биологического разнообразия.** Идеи общей экологии являются основой любых технологий рационального природопользования, «генеральный закон» которого «Природа знает лучше» сформулировал известный американский инвайронменталист Б. Коммонер. На основе положений общей экологии формируются векторы экологизации всех сфер использования естественных экосистем и популяций ресурсных биологических видов.

- При обосновании режима неистощительного использования популяций учитываются закономерности их динамики, что позволяет обосновывать величину максимально допустимого урожая, то есть доли особей, которые могут быть изъяты из популяций.



- При рациональном использовании экосистем учитываются их функциональные параметры – биологическая продукция, запас биомассы, количество и качество детрита, интенсивность круговорота веществ. На этом основании определяются нормативы предельно допустимых антропогенных нагрузок – режим рубок в лесу, пастбищные и рекреационные нагрузки.

- При использовании экосистем как естественных очистных сооружений учитываются закономерности аккумуляции загрязняющих веществ в разных звеньях пищевых цепей.

- При обосновании режима охраны популяций и экосистем учитываются показатели минимально необходимой численности популяций и структура пищевых сетей с учетом возможности взаимозамещения видов одной функциональной группы.

- При восстановлении популяций и экосистем, которые уже частично или полностью уничтожены человеком, учитывается их восстановительный потенциал. В тех случаях, когда естественный потенциал недостаточен, проводится реинтродукция видов и принимаются меры для активизации восстановительных сукцессий (биологическая рекультивация).

**Экологизация сельского хозяйства.** Агроэкология с ее главным объектом – агроэкосистемой использует практически все основные положения общей экологии.

- Выбор системы обработки почвы (отвальная, безотвальная, нулевая) направлен, с одной стороны, на воспроизведение природных механизмов экологического равновесия между процессами гумификации и минерализации детрита, а с другой – на оптимизацию объема регенерационной ниши культурных растений как эксплерентов с низкой конкурентной способностью.

- При подборе возделываемых культур и разведении сельскохозяйственных животных используются закономерности аутоэкологии и в первую очередь концепция жизненных стратегий. Эти же закономерности лежат в основе адаптивной селекции сортов и пород для повышения их устойчивости к неблагоприятным факторам.

- Экологизация структуры полевых сообществ (агрофитоценозов) опирается на популяционный подход, который позволяет оптимизировать плотность популяций и внутривидовое

разнообразии за счет подбора состава сортосмесей. Создание поликультур (смешанных посевов) основывается на принципе дифференциации экологических ниш.

- Конструирование севооборотов, способных в значительной мере поддерживать плодородие почв, опирается на идеи формирования экологического равновесия в подсистеме «почва – растение».

- Биологические методы контроля сорных растений, насекомых-вредителей и патогенов воспроизводят закономерности равновесия в природных пищевых сетях.

- Усиление биологической азотфиксации за счет мутуализма клубеньковых бактерий и бобовых способствует восстановлению экологического равновесия между поступлением в почву азота и его выносом.

- Высокая эффективность откорма сельскохозяйственных животных достигается путем повышения полноты выедания на втором трофическом уровне в пастбищной пищевой цепи (за счет использования на корм скоту всех остатков растениеводства) и выбора животных, наиболее эффективно трансформирующих первичную биологическую продукцию во вторичную.

- Воспроизведение природного круговорота веществ в агроэкосистеме с уменьшением их оттока осуществляется за счет полного использования навоза как органического удобрения, уменьшения потерь элементов минерального питания при эрозии почвы и их вымывании водами осадков, снижения бесполезных потерь азота при нитрификации и денитрификации. Поскольку полное замыкание круговоротов элементов питания невозможно, для поддержания устойчивости агроэкосистемы необходимо внесение минеральных удобрений, в первую очередь фосфорных, калийных и микроудобрений.

«Сверхзадачей» агроэкологии является возможное приближение функциональных характеристик агроэкосистемы к их естественным аналогам, что повышает ее устойчивость и позволяет неограниченно долго получать продукцию растениеводства и животноводства.

**Экологизация городов.** Города – это антропогенные гетеротрофные системы, и их главный вид-консумент человек исполь-

зует для пропитания биологические ресурсы автотрофных и сельскохозяйственных экосистем. Использование идей общей экологии для улучшения состояния городов достаточно ограничено, тем не менее, возможно.

- При озеленении городов растения (в первую очередь древесные насаждения или останцы естественных лесов в лесопарках) способствуют смягчению нарушенности газовых циклов атмосферы (кислорода, диоксида углерода, серы и др.). Кроме того, они очищают атмосферу от нежелательных примесей (пыли и др.).

- Переработка твердых бытовых отходов (рециклинг) в какой-то мере воспроизводит круговорот веществ естественных экосистем, что уменьшает уровень загрязнения поверхности отходами и вовлекает в круговорот элементы, содержащиеся в них.

**Промышленные техносистемы.** Промышленные предприятия – мертвые, основу их функционирования составляют промышленные техносистемы, в которых «царствуют» железо, бетон, пластик, стекло и антропогенная энергия протекает по технологическим цепям. И, тем не менее, в современной промышленной экологии получают распространение принципы (анalogии) общей экологии – анализ жизненных циклов изделий, рециклинг ресурсов, промышленный симбиоз. Эти аналогии ориентируют на решение проблем энергосбережения, ресурсосбережения и снижения количества отходов.

## СПИСОК РЕКОМЕНДУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Базилевич Н.И., Титлянова А.А. Биотический круговорот на пяти континентах: азот и зольные элементы в природных наземных экосистемах / Отв. ред. А.А. Тишков. – Новосибирск: Наука. СО РАН, 2008.

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология: особи, популяции и сообщества. В 2-х т. – М.: Мир, 1989.

Бродский А.К. Общая экология: учебник для студ. высш. учеб. заведений. – М.: Издательский центр «Академия», 2006.

Вайнер (Уивер) Д.Р. Экология в Советской России: Пер. с англ. / Послесл. и ред. Ф.Р. Штильмарка. М.: Прогресс, 1991.

Воронов А.Г., Дроздов Н.Н., Криволицкий Д.А., Мяло Е.Г. Биогеография с основами экологии: Учебник. – М.: ИКЦ «Академкнига», 2003.

Гиляров А.М. Популяционная экология: Учеб. пособие. – М.: Изд-во МГУ, 1990.

Гридэл Т.Е., Алленби Б.Р. Промышленная экология: Учеб. пособие для вузов /Пер. с англ. под ред. проф. Э.В.Гирусова. – М.: ЮНИТИ-ДАНА, 2004. (Серия «Зарубежный учебник»).

Дажо Р. Основы экологии. – М.: Прогресс, 1975.

Данилов-Данильян В.И., Залиханов М.Ч., Лосев К.С. Экологическая безопасность. Общие принципы и российский аспект. – М.: Изд-во МНЭПУ, 2001.

Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. – М.: Мир, 1988.

Заварзин Г.А. Лекции по природоведческой микробиологии. – М.: Наука, 2003.

Марфенин Н.Н. Устойчивое развитие человечества: Учебник. – М.: Изд-во МГУ, 2007.

Медоуз Д., Рандерс Й., Медоуз Д. Пределы роста. 30 лет спустя / Пер. с англ. – М.: ИКЦ «Академкнига», 2007.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Основы общей экологии: Учебное пособие. – М.: Университетская книга, 2005.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Устойчивое развитие: вводный курс: Учеб. пособие. – М.: Университетская книга, 2006.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Проблемы, понятия и термины современной экологии: Словарь-справочник – Уфа: АН РБ Гилем, 2010.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Современная наука о растительности: Учебник. – М.: Логос, 2001.

Мордкович В.Г. Основы биогеографии. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005.

Николайкин Н.И., Николайкина Н.Е., Мелехова О.П. Экология: Учебник для вузов. – М.: Дрофа, 2004.

Одум Ю. Экология: в 2-х т. – М.: Мир, 1986.

Пианка Э. Эволюционная экология. – М.: Мир, 1981.

Пономарева И.Н., Соломин В.П., Корнилова О.А. Общая экология: учебное пособие для студентов педагогических вузов. – М.: Мой учебник, 2005.

Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. – М.: Сельхозгиз, 1956.

Рамсторф Ш., Шельнхубер Х.Й. Глобальное изменение климата: диагноз, прогноз, терапия. Пер. с нем. Д.К. Трубчанинова. – М.: ОГИ, 2009.

Риклефс Р. Основы общей экологии. – М.: Мир, 1979.

Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б. Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии (Учебное пособие). – Самара: Самарский научный центр РАН, 1999.

Ручин А.Б. Экология популяций и сообществ: учебник для студ. высш. учеб. заведений. – М.: Издательский центр «Академия», 2006.

Тишков А.А. Биосферные функции природных экосистем России / Ин-т географии РАН. М.: Наука, 2005.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. – М.: Изд-во «Прогресс», 1980.

Хански И. Ускользящий мир: Экологические последствия утраты местообитаний. Пер. с англ. М.: Т-во научных изданий КМК, 2010. 340 с.

Чернов Ю.И. Экология и биогеография. Избранные работы. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2008.

Чернова Н.М., Былова А.М. Общая экология: учебник для студентов педагогических вузов. – М.: Дрофа, 2004.

Шилов И.А. Экология: Учеб. для биол. и мед. спец. вузов. – М.: Высш. шк., 1998.

Alpine Ecosystems in the Northwest Caucasus. Ed. V.G. Onipchenko. Geobotany 29. Dordrecht / Boston / London : Kluwer Academic Publishers.

## Указатель основных понятий и терминов

абиссаль 13.1.3  
автокопрофаги 6.5  
автотрофы 12.1.1  
агроценоз 13.2.1.  
агроэкология 13.2.1.  
агроэкосистема 13.2.1  
адаптация 5.1  
адаптивная селекция 8.2.4  
адаптивный потенциал 8.2.4  
адвентивные виды 14.4.2  
азотфиксация биологическая 6.4.1  
алармизм 16.5  
аменсализм 6.5  
анемохория 5.4  
антропогенная эволюция экосистем 14.4.2  
антропогенная энергия 13.2.1  
апвеллинг 2.2.2  
ареал вида 5.4  
атмосфера 16.1.1  
аэропланктон 3.2  
бактерии 12.1.1  
бенталь 13.1.3  
бентос 3.1.2  
биогены 2.2.1  
биологическая продукция 12.2.3  
биологические инвазии 14.4.2  
биологическое пространство 9.1  
биологическое время 9.1  
биологическое шкалирование 1.3  
биомасса 12.2.3  
биомы 13.1.6  
биоразнообразие агроэкосистемы 13.2.1  
биоритмы 5.3.4  
биосфера 16  
биота 12.1.1  
биотический потенциал вида 9.1.2

биотоп 2.1  
биотрофы 3.4.2  
биоценоз 9.2.1  
болото 13.1.6  
бонитет 9.2.1  
борьба за существование 6.2  
ботанический сад 15.6.1  
вестиментиферы 6.4.2  
ветер 2.2.2  
ветланды 16.1.2  
ветошь 12.1.2  
взаимоотношения б  
    вертикальные 6.1  
    горизонтальные 6.1  
    сигнальные 6.6  
виолент 8.2.1  
виталитет 9.3.3  
вода 3.1.1  
водоем 3.1.1  
водохранилище 16.4  
выпас 2.4  
высота над уровнем моря 2.2.2  
галлы 6.3.3  
галофиты 2.2.2  
гаррига 13.1.6  
гелофиты 3.1.2  
гемикриптофиты 5.3.7  
генералисты 6.3.3  
генетическая классификация почв 1.2  
генетически модифицированные растения (ГМР) 8.2..4  
генет 9.1  
генная инженерия 6.3.3  
генные банки 15.6.1  
генотипическая вариация популяций 9.3.4  
гетерогенность популяции 9.3  
Гея 16.4  
гидатофиты 3.1.2  
водородный ряд почв 3.3



гидросфера 16.1.2  
гидротермальные «оазисы» 13.1.5  
гидротермальные «поля» 13.1.5  
гидрохория 5.4  
гидрохорные растения 9.1.1  
гильдия 7.5  
горные разработки 16.4  
города 13.2.2  
гравитация 3.2.1  
градусодни 2.2.2  
гранулометрический состав почвы 2.2.2  
грибы 12.1.1  
гумус 3.3.1  
давление водяного столба 3.1.1  
дедоместикация 6.4.3  
дедуктивно-гипотетический подход в экологии 1.2  
дендропарк 15.6.3  
детрит 12.1.2  
детритофаги 12.1.1  
динамика популяций 10  
диоксид углерода 3.2.1  
дисклимакс 14.3.2  
доминанты 8.2.1  
жизненная форма 5.3.7  
жизненная стратегия 8  
жизненный цикл изделия 13.2.3  
загрязнение 13.2.2  
заказник 15.6.3  
законы термодинамики 12.2.1  
заморные водоемы 3.1.1  
заповедник 15.6.3  
зеленая революция 13.2.1  
зимнезеленые леса 13.1.6  
зональный ряд почв 3.3.1  
зоопарк 15.6.3  
зоофаги 12.1.1  
зоохория 6.4.1  
иммунный ответ организма 6.3.3

инвазия 14.4.3  
индекс листовой поверхности (ИЛП) 2.2.1  
интерференция 9.2.1  
квазистойчивое состояние биосферы 16.4  
квартиранство 6.5  
Киотский протокол 16.3.2  
кислород 2.2.1  
кислотные дожди 2.1  
кислый метаболизм толстянковых 5.3.5  
классификация растительных сообществ 4.3  
клептопаразитизм 2.2.1  
климакс 14.3.2  
климатическая зональность 13.1.6  
климатические факторы 2.2.2  
клональные растения 9.1  
коадаптация человека и биосферы 16.4  
когорта 9.3.2  
колоколовидная кривая 4.1  
колония 9.2.2  
комменсализм 6.5  
комплексный градиент 2.4  
конкурентная способность вида 6.2.2  
конкурентное исключение 6.2.3  
конкуренция 6.2  
конкуренты 8.2.1  
консументы 12.1.1  
континентальность 2.2.2  
континентальный шельф 13.1.2  
континуум 4.3  
концентрация ионов водорода (рН) 3.1.1  
коралловые полипы 6.4.2  
коралловые рифы 13.1.4  
«коровья чума» 6.3.3  
К-отбор 8.1  
коэволюция 6.3.2  
красная книга 15.5  
кривые выживания 10.3  
криофилы 2.2.2

криптофиты 5.3.7  
критические периоды жизни особи 4.1  
круговорот веществ в биосфере 16.3  
    круговорот азота 16.3.4  
    круговорот воды 16.3.3  
    круговорот кислорода 16.3.5  
    круговорот углерода 16.3.1  
    круговорот фосфора 16.3.6  
ксерофиты 5.3.5  
ксилофаги 14.3.4  
К-стратегии 8.1  
лесная подстилка 12.1.2  
лечебно оздоровительные местности 15.6.3  
лиман 13.1.6  
литораль 13.1.6  
литосфера 16.1.3  
лишайники 6.4.2  
луг 13.1.6  
маквис 13.1.6  
макрофауна 3.3.2  
макрофиты 3.1.2  
макроэкология 1.3  
макроэлементы 2.2.1  
максимально допустимый урожай 11.2  
малли-скраб 13.1.6  
мангры 13.1.6  
маторраль 13.1.6  
мгновенная скорость роста популяции 10.2  
мегафауна 3.3.2  
мезофауна 3.3.2  
механический состав почвы 3.3.1  
миграция 5.3.2  
микориза 6.4.1  
микоризные грибы 6.4.1  
микотрофия 6.4.1  
микросайт 9.2.1  
микрофауна 3.3.2  
микроэлементы 2.2.1

микроклимат 2.2.2  
мирмекохория 6.4.1  
модели роста популяции 10.4  
модулярные организмы 9.1  
моноклимакс 14.3.2  
монофаги 6.3.1  
мусорщики 6.5  
мутуализм 6.4  
мутуалы 6.4  
нарушения 8.2  
научно-техническая революция 16.5  
нахлебничество 6.3.3  
национальный парк 15.6.3  
нейстон 3.1.2  
нейтрализм 6.1  
некротрофы 6.3.3  
нектароносы 6.4.1  
непрерывность растительности 4.3  
нитрофилы 6.4.1  
ноосфера 16.4  
объекты всемирного наследия 15.6.3  
ограничители управления агроэкосистемой 13.2.1  
озеленение 13.2.1  
олигофаги 6.3.1  
оптимум экологический 4.1  
опылитель 6.4.1  
органицизм 1.2  
орнитофилия 6.4.1  
островная биогеография 1.2  
относительная влажность воздуха 2.2.2  
отходы производства 13.2.3  
охотничий надел 9.2.1  
пампы 13.1.6  
памятник природы 15.6.3  
паразитизм 6.3.3.  
паразиты 6.3.3  
парк (национальный, природный) 15.6.3  
пастбищная дигрессия 14.3.6

пациент 8.2.1  
патоген 6.3.3.  
пелагиаль 13.1.6  
перганосы 13.2.1  
перифитон 3.1.2  
пессимум 4.1  
пиратство 6.3.3  
пищевая сеть 12.2.1  
пищевая цепь 12.2.1  
пищевые ресурсы 2.2.1  
плейстон 3.1.2  
плейстофиты 3.1.2  
плодородие почвы 3.3.1  
плотность популяции 9.1.2  
площадь питания 9.1.2  
пневматофоры 13.1.4  
пожары 2.1  
поликлимакс 14.3.2  
поликультура 6.2.2  
полифаги 6.3.1  
полупаразиты 6.3.3  
популяционная экология 9  
популяционный подход 1.1  
популяция 9.1  
почва 3.3.1  
почвообразование 3.3.1  
правило Алена 5.3.7  
правило Бергмана 5.3.7  
прайд 9.2.2  
пределы толерантности 4.1  
прерии 13.1.6  
прикладная экология 1.3  
принцип  
    индивидуальности экологии видов 4.2  
    конкурентного исключения 7.3  
    лотереи 7.3  
    Тома и Джерри 6.3.2  
природные зоны 13.1.6

продуцент 12.1.1  
прозрачность воды 3.1.1  
промышленный симбиоз 13.2.3  
проростки 9.3.2  
протокооперация 6.4  
проходные рыбы 2.2.2  
пустыни 13.1.6  
«рак каштана» 5.3.3  
размер популяции 9.1.2  
рамет 9.1  
растения-капиталисты 8.2.1  
растения-няни 6.5  
растения-пролетарии 8.2.1  
растительное сообщество (фитоценоз) 12.1  
редкие виды 15.6.1  
редуценты 12.1.1  
реинтродукция 15.6.1  
рекреационное влияние 14.3.6  
реликты 15.6.1  
ресурсосбережение 13.2.3  
ресурсы 2.2.1  
рециклирование твердых бытовых отходов 13.2.3  
ризосфера 6.4.1  
г–отбор 8.1  
г–стратегии 8.1  
рудерал 8.2.1  
саванна 13.1.6  
самоизреживание 9.2.1  
сапропель 12.1.2  
сапротрофы 12.1.1  
свет 2.2.2  
сестайнинг агроэкосистем 13.2.1  
силовики 8.2.1  
симбиоз 6.4.1  
симбиотические организмы 6.4.2  
симбиотрофы 12.1.1  
синантропные птицы 9.2.2  
синтаксон 4.3

система земледелия 13.2.1  
система полезных симбиотических связей 13.2.1  
смена аспектов 14.2.2  
смог 16.1.1  
соленость воды 3.1.1  
сообщество 12.1  
сообщество микроорганизмов 6.4.1  
сопротивление среды 9.1.2  
состав популяции 9.3  
    виталитетный 9.3.3  
    возрастной 9.3.2  
состояние покоя 5.3.3  
сотрапезничество 6.4.1  
среда жизни 3  
    водная 3.1  
    наземно-воздушная 3.2  
    организменная 3.4  
    почвенная 3.3  
средиземноморский тип экосистем 13.1.6  
стадо 9.2.2  
стая 9.2.2  
стенобионты 4.1  
стенотермные виды 4.1  
степи 13.1.6  
стратегия управления агроэкосистемой 13.2.1  
субклимакс  
сукцессии экологические 14.3.2  
    автогенные 14.3.3  
    аллогенные 14.3.6  
    восстановительные 14.3.5  
    вторичные 14.3.5  
    гетеротрофные 14.3.4  
    деградационные 14.3.6  
    первичные 14.3.1  
    прогрессивные 14.3.1  
    регрессивные 14.3.1  
сумма положительных температур 2.2.2  
суточные изменения экосистем 14.2.1

сциентизм 16.5  
сциофиты 5.2  
таблицы выживания 10.2  
    динамические 10.2  
    статические 10.2  
тайга 13.1.6  
таксономическая единица 4.3  
твердые бытовые отходы 13.2.2  
температура 2.2.2  
тепловкровные организмы 5.3.1  
термофилы 5.3.1  
терофиты 5.3.7  
течение 2.2.2  
технократический подход 16.5  
техносистемы 13.2.3  
техносфера 16.4  
типы стратегий 8  
толерантность 4.1  
торпидные состояния 5.3.3  
торф 12.1.2  
трансграничный перенос загрязняющих веществ 16.1.1  
транспирация 5.3.5  
трейдофф 5.2  
тритикале 8.2.4  
тропические влажные леса 13.1.6  
трофический уровень 12.2.1  
тундра 13.1.6  
удобрения 13.2.1  
    минеральные 13.2.1  
    органические 13.2.1  
унитарные организмы 9.1  
ультраабиссаль 13.1.3  
условия среды 2.2.2  
уровни охраны биоразнообразия 15.6  
    популяционно-видовой 15.6.1  
    сообщества 15.6.2  
    экосистемный 15.6.2  
факторы среды 2



абиотические 2.1  
антропогенные 2.1  
биотические 2.1  
косвенные 2.1  
лимитирующие 2.1е  
прямые 2.1  
топографические 2.1  
эдафические 2.1  
фанерофиты 5.3.7  
фауна 15  
финбош 13.1.6  
фитофаги 12.1.1  
флора 15  
формы охраны природы 15.6  
    собственно охрана 15.6  
    рациональное использование 15.6  
фотический слой 3.1.1  
фотопериодизм 5.3.4  
фотосинтез 2.2.2  
фотосинтетически активная радиация (ФАР) 2.2.2  
фототрофы 12.1.3  
фрактальная структура экосистемы 13.2.1  
фреатофит 5.3.5  
фунгициды 13.2.1  
фенотипическая вариация популяций 9.3  
физическое загрязнение 2.1  
    видеозагрязнение 2.1  
    радиационное 2.1  
    шумовое 2.1  
    электромагнитное 2.1  
фотоавтотрофы 12.1.1  
фригана 13.1.6  
хамефиты 5.3.7  
«харизматические» виды 15.3  
хемоавтотрофы 12.1.1  
химическое загрязнение атмосферы 2.1  
хищники 6.3.2  
хищники-растения 6.3.2

хищники-грибы 6.3.2  
хозяин 6.3.3  
холизм 1.2  
холоднокровные организмы 5.3.1  
хронически сериальные сообщества 14.3.2  
ценности биоразнообразия 15.3  
ценопопуляция 9.1  
    инвазионная 9.3.2  
    ложноинвазионная 9.3.2  
    нормальная 9.3.2  
    регрессивная 9.3.2  
центры реабилитации 15.6.1  
циклическая динамика популяций 10.5  
чапараль 13.1.6  
«черные курильщики» 13.1.5  
численность популяции 9.1.2  
широколиственные леса 13.1.6  
широтная зональность 13.1.6  
эволюция экосистем 14.4  
    прогрессивная 14.4  
    регрессивная 14.4  
эврибионты 4.1  
эвритермные виды 4.1  
эвтрофикация 14.3.6  
экоиндустриальный парк 13.2.3  
экоклин 4.3  
экологическая архитектура 13.2.2  
экологическая валентность 14.1  
экологическая ниша 7  
    реализованная 7.4  
    фундаментальная 7.4  
экологическая пирамида 12.2.3  
экологический оптимум 4.1  
экологическое равновесие 1.1  
экология 1.3  
    факториальная 2  
эколого-флористическая классификация 4.3  
экоморфы 5.3.7

«экономия природы» 1.1  
экосистемы 12  
    автотрофные 13.1.1  
    автотрофно-гетеротрофные 13.1.4  
    антропогенные 13.2  
    гетеротрофные 13.1.3  
    городские 13.2.2  
    естественные 13.1  
    искусственные 13.2  
    муравейников 13.1.3  
    промышленные 13.2.3  
    сельскохозяйственные 13.2.1  
    темных пещер 13.1.3  
    фототрофные 13.1.1  
    хемотрофные 13.1.5  
экотип 9.3.4  
экотон 4.3  
экотонный эффект 4.3  
экотоп 2.1  
эксплерент 8.2.1  
эксплуатация 6.3  
экспозиция склона 2.2.2  
эктотермные организмы 5.3.1  
элементы минерального питания 2.2.1  
эндемики 15.5  
эндотермные организмы 5.3.1  
энергосбережение 13.2.3  
энтомофилия 6.4.1  
эстуарий 13.1.6  
эпифиты 6.5  
эффект группы 9.2.2  
эффект Лотки – Вольтерры 6.3.3

УЧЕБНИКИ, ДИПЛОМЫ, ДИССЕРТАЦИИ -  
полные тексты  
На сайте электронной библиотеки  
[www.учебники.информ2000.рф](http://www.учебники.информ2000.рф)

НАПИСАНИЕ на ЗАКАЗ:

1. Диссертации и научные работы
2. Дипломы, курсовые, рефераты, чертежи...
3. Школьные задания

Онлайн-консультации

ЛЮБАЯ тематика, в том числе ТЕХНИКА

Приглашаем авторов

Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова

КРАТКИЙ КУРС ОБЩЕЙ ЭКОЛОГИИ  
ЧАСТЬ II.  
ЭКОЛОГИЯ ЭКОСИСТЕМ И БИОСФЕРЫ

*Учебник*

Технический редактор *И.В. Пономарев*

Компьютерная верстка *К.Б. Владимиров*

*Vagant 2011*

Подписано в печать 25.05.2011. Формат 60X84/16.

Компьютерный набор. Гарнитура Times.

Электронное издание.

Заказ №

ООО «Вагант»

450076, г.Уфа, ул. Коммунистическая, 22 а

E-mail: [vagantsv@gmail.com](mailto:vagantsv@gmail.com)