

И. А. Шилов

ЭКОЛОГИЯ

УЧЕБНИК ДЛЯ БАКАЛАВРОВ

7-е издание

*Рекомендовано Министерством образования
Российской Федерации в качестве учебника для студентов
высших биологических и медицинских специальностей
высших учебных заведений*

Москва ■ Юрайт ■ 2013

УДК 574
ББК 20.1я73
Ш59

Автор:

Шилов Игорь Александрович — доктор биологических наук, профессор, член Российской академии наук. Является автором более 200 научных работ, в том числе 10 монографий и учебников.

Рецензенты:

Ивантер Э. В. — член-корреспондент РАН, профессор Петрозаводского государственного университета;

Чернова Н. М. — доктор биологических наук, профессор Московского педагогического государственного университета.

Шилов, И. А.

Ш59 Экология : учебник для бакалавров / И. А. Шилов. — 7-е изд. — М. : Издательство Юрайт, 2013. — 512 с. — Серия : Бакалавр. Базовый курс.

ISBN 978-5-9916-2836-5

В книге рассматриваются фундаментальные проблемы экологии как биологической науки. Излагаются основные механизмы и закономерности устойчивого существования биологических систем разного уровня в условиях сложной и динамической среды. Анализ ведется на всех уровнях организации живой материи: организменном, популяционном, экосистемном и на уровне животных в целом. Материал подан в общей форме, без разделения на экологию животных и экологию растений. Проблемы современного антропогенного влияния на экосистемы освещаются в плане наиболее общих экологических закономерностей, определяющих научные основы охраны природы и рационального использования биологических ресурсов.

Соответствует Федеральному государственному образовательному стандарту высшего профессионального образования третьего поколения.

Для студентов биологических и медицинских специальностей высших учебных заведений.

УДК 574
ББК 20.1я73

Учебное издание

Шилов Игорь Александрович

ЭКОЛОГИЯ

Учебник для бакалавров

Формат 84×108¹/₃₂.

Гарнитура «Petersburg». Печать офсетная.

Усл. печ. л. 26,88. Доп. тираж 1000 экз. Заказ №

ООО «Издательство Юрайт»

111123, г. Москва, ул. Плеханова, д. 4.

Тел.: (495) 744-00-12. E-mail: izdat@urait.ru, www.urait.ru

ISBN 978-5-9916-2836-5

© Шилов И. А., 2000

© ООО «Издательство Юрайт», 2013

ПРЕДИСЛОВИЕ

Нельзя сказать, что преподавание экологии в высшей школе страдает от отсутствия учебной литературы. Только за последние 15 лет переведены крупные сводки Ю. Одума (1986), Р. Риклефса (1979), Э. Пианки (1981), М. Бигона, Дж. Харпера, К. Таунсенда (1989) и др. Отечественными учеными опубликован ряд общих учебников и учебных пособий, предназначенных для студентов университетов и педагогических вузов (Г.А. Новиков, 1979; В.Д. Федоров, Т.Г. Гильманов, 1980; Н.М. Чернова, А.М. Былова, 1988; А.О. Тарасов, 1990, и др.). Вышли и книги, посвященные экологии отдельных групп живых организмов: «Экология растений» И.М. Культиасова (1982); второе издание «Фитоценологии» Т.А. Работнова (1983); «Физиологическая экология животных» И.А. Шилова (1985); «Популяционная экология» А.М. Гилярова (1990) и др. Тем не менее «информационный голод» в преподавании экологии ощущается. В первую очередь это связано с растущим значением экологических проблем в жизни человека, а также с внедрением преподавания экологии во все большее число учебных заведений разного профиля.

Это обстоятельство и побудило автора сделать попытку поделиться опытом преподавания курса экологии животных на биологическом факультете Московского университета. За сорок лет чтения лекций этот курс неизбежно приобрел более общий характер, чему немало способствовал вариант, предназначенный для преподавателей вузов, занимающихся на факультете повышения квалификации. Сотрудничество со многими экологами различного направления в Совете по проблемам экологии биологических систем Отделения общей биологии Российской Академии наук также позволило расширить интересы автора за пределы «зооэкологии». Поэтому было относительно нетрудно написать книгу об общих проблемах экологии, тем более что в последнее время выявлен ряд генеральных закономерностей, в принципе единых в приложении ко всем таксонам органического мира.

В основе подхода автора к написанию этой книги лежит представление об экологии как науке прежде всего *биологической*. Современное антропоцентрическое представление об экологии как науке об окружающей человека среде возникло вторично, в первую очередь в результате крупных негативных последствий неразумного ведения

хозяйственной деятельности, составивших основу экологического кризиса. На первых порах антропоцентрический подход к экологии сыграл положительную роль, сконцентрировав на проблемах экологии внимание широкого круга ученых, государственных деятелей и населения в целом. Но со временем прикладной аспект этой науки оттеснил исследование ее фундаментальных проблем на второй план, и в настоящее время есть угроза «вырождения» экологии в систему природоохранных и санитарных мероприятий. Такое положение затрудняет развитие фундаментальной экологии; в данной книге сделана попытка осветить ее главные проблемы и закономерности.

Книга написана в качестве учебника, рассчитанного не на «выучивание» некоего набора фактов и положений, а на осмысливание основных механизмов и закономерностей существования биологических систем разного уровня в условиях сложной и динамичной среды. Приведенные в ней многочисленные фактические данные не требуют заучивания, а лишь должны помочь в понимании общей направленности экологических процессов. Если в результате работы с книгой у читателя-студента сформируется экологический образ мышления, автор будет считать свою задачу выполненной.

В период подготовки и чтения курса экологии большую помощь автору оказали В.Е. Соколов, В.Н. Большаков, С.А. Шилова, Г.Н. Симкин, А.М. Гиляров, Э.В. Ивантер, С.И. Розанов, С.П. Маслов, И.Н. Ивашкина, Д.Г. Дервиз, В.В. Коляскин и др. Всем этим людям автор глубоко признателен.

Не все в книге описано достаточно полно и подробно. Вероятно, специалисты найдут в ней ряд ошибок и недочетов. Автор будет благодарен за все замечания, которые следует направлять по адресу: 119899, Москва, МГУ им. М.В. Ломоносова, биологический факультет, кафедра зоологии позвоночных и общей экологии.

Академик И.А. Шилов

ВВЕДЕНИЕ

В наше время об экологии знают все. И при этом почти каждый человек понимает это слово по-своему. В подавляющем большинстве случаев под экологией подразумевают негативные последствия, которые вносит человек в окружающую его среду. Переэксплуатация природных ресурсов, различные формы загрязнения воды и воздуха рассматриваются с позиций их отрицательного влияния на здоровье человека и условия его жизни. Такой *антропоцентрический* подход к экологии оправдан в современных условиях кризисного состояния биосферы; ликвидация вредных для человека последствий неправильного ведения хозяйства — важная задача сегодняшнего дня.

Однако негативные эффекты стихийного развития промышленности, транспорта и других форм деятельности человека имеют более широкое значение. Речь идет о нарушении функционирования природных сообществ живых организмов, совокупная деятельность которых обеспечивает саму возможность существования жизни как глобального явления. В этом плане человек представляет собой лишь одну из форм жизни — высокоразвитую, обладающую на современном этапе эффективными путями воздействия на природу, но не единственную. Именно влияние человечества на всю взаимосвязанную совокупность живых существ представляет наиболее фундаментальную опасность, поскольку оно не прекращается даже в условиях устранения прямых форм ухудшения среды.

Установить правильные взаимоотношения с природными процессами, обеспечивающими устойчивое поддержание жизни на нашей планете, можно лишь на основе знания законов формирования и поддержания активного функционирования биологических систем, обеспечивающих глобальный круговорот веществ. Такой *биоцентрический* подход отражает наиболее фундаментальные проблемы экологии как науки. Именно биоцентрическому аспекту экологии посвящена эта книга.

В ходе развития экологической науки понятие экологии претерпело существенные изменения. Сам термин был введен немецким зоологом-эволюционистом Эрнстом Геккелем (1866) в книге «Всеобщая морфология организмов»¹. Во 2-м томе этого обширного труда

¹ *Haekel E. Generelle Morphologie der Organismen. Allgemeine Grundzüge der organischen Formen—Wissenschaften, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformierte Descendenz—Theorie, 1866. Bd. I. Allgemeine Anatomie der Organismen, 574 S; Bd. II. Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Organismen, 462 S.*

Э. Геккель дал свое определение *экологии* как науки: «Под экологией мы понимаем общую науку об отношениях организмов с окружающей средой, куда мы относим в широком смысле все «условия существования». Они частично органической, частично неорганической природы; но как те, так и другие... имеют весьма большое значение для форм организмов, так как они принуждают их приспособляться к себе. К неорганическим условиям существования, к которым приспособляются все организмы, во-первых, относятся физические и химические свойства их местообитаний — климат (свет, тепло, влажность и атмосферное электричество), неорганическая пища, состав воды и почвы и т. д. В качестве органических условий существования мы рассматриваем общие отношения организма ко всем остальным организмам, с которыми он вступает в контакт и из которых большинство содействует его пользе или вредит. Каждый организм имеет среди остальных своих друзей и врагов, таких, которые способствуют его существованию, и тех, что ему вредят. Организмы, которые служат пищей остальным или паразитируют в них, во всяком случае относятся к данной категории органических условий существования» (Е. Haeckel, 1866, Bd. II, S. 286¹).

Эта большая цитата отчетливо показывает, что, формулируя понятие экологии как новой науки, Э. Геккель строил ее не на пустом месте, а на основании большого фактического материала, накопленного в биологии за время ее длительного развития. Действительно, весь предшествующий период становления биологических знаний шло накопление не только описаний отдельных видов, но и материалов по их образу жизни, а подчас и отдельных обобщений. Так, еще в 1798 г. Т. Мальтус описал уравнение экспоненциального роста популяции, на основе которого строил свои демографические концепции. Уравнение логистического роста предложено П.Ф. Ферхюльстом в 1838 г. Ж.Б. Ламарк в «Гидрогеологии» фактически предвосхитил представление о биосфере. Французский врач В. Эдвардс (1824) опубликовал книгу «Влияние физических факторов на жизнь», которая положила начало экологической и сравнительной физиологии, а Ю. Либих (1840) сформулировал знаменитый «Закон минимума», не потерявший своего значения и в современной экологии.

В России профессор Московского университета Карл Францевич Рулье на протяжении 1841—1858 гг. дал практически полный перечень принципиальных проблем экологии, не найдя, однако, выразительного термина для обозначения этой науки. Он первый четко определил принцип взаимоотношений организма и среды: «Ни одно органическое существо не живет само по себе; каждое вызывается к жизни и живет

¹ Перевод по: Г.А. Новиков, 1980.

только постольку, поскольку находится во взаимодействии с относительно внешним для него миром. Это закон общения или двойственности жизненных начал, показывающий, что каждое живое существо получает возможность к жизни частью из себя, а частью из внешности»¹.

Развивая этот принцип, К.Ф. Рулье делит взаимоотношения со средой на две категории: «явления жизни особой» и «явления жизни общей», что соответствует современным представлениям об экологических процессах на уровне организма и на уровне популяций и биоценозов. В опубликованных лекциях и отдельных статьях он поставил проблемы изменчивости, адаптаций, миграций, ввел понятие «станция», рассмотрел влияние человека на природу и т. д. При этом механизмы взаимоотношений организмов со средой К.Ф. Рулье обсуждал с позиций, настолько близких к классическим принципам Ч. Дарвина, что его по праву можно считать предшественником Дарвина. К сожалению, К.Ф. Рулье умер в 1858 г., за год до выхода в свет «Происхождения видов». Труды его практически неизвестны за рубежом, но в России они имели огромное значение, послужив основой формирования мощной когорты эколого-эволюционистов, некоторые из которых были его прямыми учениками (Н.А. Северцов, А.П. Богданов, С.А. Усов).

И все же начало развития экологии как самостоятельной науки следует отсчитывать от трудов Э. Геккеля, давшего четкое определение ее содержания. Надо лишь отметить, что, говоря об «организмах», Э. Геккель, как это было тогда принято, не имел в виду отдельных особей, а рассматривал организмы как представителей конкретных видов. По существу, основное направление, сформулированное Э. Геккелем, соответствует современному пониманию *аутэкологии* — экологии отдельных видов. В течение долгого времени основное развитие экологии шло в русле аутэкологического подхода. На развитие этого направления большое влияние оказала теория Ч. Дарвина, показавшая необходимость изучения естественной совокупности видов растительного и животного мира, непрерывно перестраивающихся в процессе приспособления к условиям среды, что является основой процесса эволюции.

В аутэкологическом направлении начала — середины XX в. на фоне продолжающихся работ по изучению образа жизни выделяется серия исследований, посвященных физиологическим механизмам адаптации. В России это направление в основном сформировалось в

¹ Рулье К.Ф. Куда девалась городская ласточка? Отечественные записки. 1850. Т. 71. № 7. Отд. 8.

30-е годы трудами Н.И. Калабухова и А.Д. Слонима. Первый из них — зоолог, пришедший к необходимости применения физиологических методов для изучения адаптаций; второй — физиолог, понявший необходимость исследования адаптивного значения отдельных физиологических процессов. Такие пути формирования физиологического направления в экологии характерны для мировой науки того времени. Эколого-физиологическое направление в экологии животных и растений, накопив огромный фактический материал, послужило основой появления большой серии монографий, «всплеск» которой приходится на 60—70-е годы.

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

Начиная с 1935 г. с введением А. Тенсли понятия *экосистема* экологические исследования надорганизменного уровня стали развиваться особенно широко; примерно с этого времени стало практиковаться возникшее в самом начале XX в. деление экологии на *аутэкологию* (экологию отдельных видов) и *синэкологию* (экологические процессы на уровне многовидовых сообществ — биоценозов). Последнее направление широко использовало количественные методы определения функций экосистем и математическое моделирование биологических процессов — направление, позднее получившее название *теоретической экологии*. Еще раньше (1925—1926) А. Лотка и В. Вольтерра создали математические модели роста популяций, конкурентных отношений и взаимодействия хищников и их жертв. В России (30-е годы) под руководством Г.Г. Винберга велись обширные количественные исследования продуктивности водных экосистем. В 1934 г. Г.Ф. Гаузе опубликовал книгу «Борьба за существование» (*The struggle for existence*. Baltimore, 1934), в которой экспериментально и с помощью математических расчетов показал принцип конкурентного исключения и исследовал взаимоотношения типа хищник — жертва. Экосистемные исследования остаются одним из основных направлений в экологии и в наше время.

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

В середине нашего столетия стало ясно, что популяция — не просто «население», т. е. сумма особей на какой-то территории, а самостоятельная биологическая (экологическая) система надорганизменного уровня, обладающая определенными функциями и механизмами авторегуляции, которые поддерживают ее самостоятельность и функциональную устойчивость. Это направление наряду с интенсивным исследованием многовидовых систем занимает важное место в современной экологии (J. Christian, 1950, 1963; D. Chitty, 1960; J. Chrician, D. Davis, 1970; V. Wynne-Edwards, 1962; Н.П. Наумов, 1967; И.А. Шилов, 1967, 1977; С.С. Шварц, 1969). Некоторые исследователи (F. Bodenheimer, 1958; С.С. Шварц, 1960; А. Макфедьен, 1965) полагают, что исследования на популяционном уровне представляют центральную проблему экологии.

Раскрытие роли многовидовых совокупностей живых организмов в осуществлении биогенного круговорота веществ и поддержании жизни на Земле привело к тому, что в последнее время экологию чаще определяют как науку о надорганизменных биологических системах или же только о многовидовых сообществах — экосистемах (J. Carpenter, 1962; E. Odum, 1963; Н.П. Наумов, 1973; Ю. Одум, 1975). По-видимому, такой подход обедняет содержание экологии, особенно если учесть тесную функциональную связь организменного, популяционного и биоценотического уровней в глобальных экологических процессах (И.А. Шилов, 1981, 1985).

Вероятно, более правильно рассматривать экологию как *науку о закономерностях формирования, развития и устойчивого функционирования биологических систем разного ранга в их взаимоотношениях с условиями среды*. При таком подходе экология включает в себя все три уровня организации биологических систем: организменный, популяционный и экосистемный; в последних сводках такой подход звучит все более четко (Т. Lewis, L. Tylor, 1966; V. Collyer et al., 1974; И.А. Шилов, 1985; M. Vegon et al., 1990).

Экология как наука сложна и многогранна. Условно ее можно подразделять на отдельные направления. Так, одно из наиболее ранних направлений — *ландшафтная экология* — изучает приспособления организмов к разной географической среде, формирование биоценологических комплексов различных ландшафтов, биологические

характеристики этих комплексов, их влияние на среду обитания. Многие проблемы ландшафтной экологии имеют практическое значение, так как климатическими и иными физико-географическими условиями определяется набор видов, их продуктивность, возможность акклиматизации полезных форм, условия формирования и устойчивость природных очагов болезней и т. п.

Другое направление экологии исследует конкретные механизмы, с помощью которых осуществляется приспособление к изменчивым условиям среды, необходимое для бесперебойного функционирования биологических систем разного уровня. Это направление называют *функциональной* или *физиологической экологией*, так как большинство адаптивных механизмов имеет физиологическую природу. Изучение механизмов и закономерностей адаптации важно для решения ряда проблем медицины, животноводства и растениеводства, охотоведения и т. д.

В течение длительного времени функциональная экология охватывала лишь организменный уровень, однако постепенно сфера этого направления расширилась, включив физиологические механизмы, действующие в популяциях и биоценозах. Например, знание естественных механизмов регуляции численности на популяционном и биоценотическом уровнях важно при разработке стратегии и тактики контроля за численностью видов, имеющих значение в народном хозяйстве и медицине.

В наше время все более широкое значение получает *количественная экология*, изучающая динамику отдельных экологических систем, их продуктивность, а также включающая математическое моделирование отдельных экологических процессов. При большой роли стохастических явлений в экологии математический подход становится необходимым инструментом анализа. Моделирование структуры и динамики отдельных экосистем, составляющих их биоценологических комплексов (например, природных очагов заболеваний), а также динамики численности практически значимых видов открывает возможность построения экологических прогнозов, разработки мер по защите урожая, профилактики эпидемических ситуаций, повышению производительности рыбного и охотничьего хозяйства и т. д.

В теоретическом плане важно направление *эволюционной экологии*, основной задачей которой служит выявление экологических закономерностей эволюционного процесса, путей и форм становления видовой адаптации, а также реконструкция экосистем прошлого Земли (палеоэкология) и выявление роли человека в их преобразовании (археоэкология).

В современной биосфере одним из наиболее значимых факторов, определяющих ее состояние, стала деятельность человека. Это обстоятельство породило отмеченные выше антропоцентрические тенден-

ции в развитии экологии. Возникающие в связи с этим проблемы выходят за рамки экологии как биологической науки, приобретая все более направленный социальный и политический характер: многообразные формы борьбы за охрану окружающей человека среды, движение «зеленых», постановка экологических вопросов в повестку дня международных саммитов и т. п. Изучение процессов, протекающих на уровне ноосферы (В.И. Вернадский, 1944), не может ограничиваться только экосистемным подходом: оно должно включать все разделы естественных наук наряду с исследованием хозяйственно-экономических, социальных и политических аспектов проблемы. Последний круг вопросов часто обозначают термином *социальная экология*, в рамках которой особое положение занимает экология человека, призванная сочетать медико-биологический и социальный подходы к изучению положения современного человечества в глобальных экосистемах.

Часть I

БИОСФЕРА

Глава 1

БИОСФЕРА КАК СПЕЦИФИЧЕСКАЯ ОБОЛОЧКА ЗЕМЛИ

Биосфера — «область жизни», пространство на поверхности земного шара, в котором распространены живые существа. Термин был введен в 1875 г. австрийским геологом Эдуардом Зюссом. Обсуждая особенности Земли как планеты, он писал: «Одно кажется чужеродным на этом большом, состоящем из сфер небесном теле, а именно органическая жизнь... На поверхности материков можно выделить самостоятельную биосферу»¹. Э. Зюсс, таким образом, рассматривал биосферу в чисто топологическом смысле — как пространство, заполненное жизнью. Термин вошел в обиход, не имея четкого определения.

Еще раньше, в 1802 г., знаменитый французский ученый Ж.Б. Ламарк, не употребляя термина «биосфера», отметил планетарную роль жизни в формировании земной коры как в настоящее время, так и в прошлые этапы истории планеты, предвосхитив таким образом современный взгляд на это понятие. На рубеже XIX—XX вв. идея о глобальном влиянии жизни на природные явления была обоснована в трудах крупнейшего ученого-почвоведов В.В. Докучаева.

Развернутое учение о биосфере создано и разработано акад. В.И. Вернадским, опубликовавшим в 1926 г. свой классический труд «Биосфера». Принципиальные положения учения В.И. Вернадского о биосфере органически сочетают подходы его предшественников. С одной стороны, он рассматривает биосферу как оболочку Земли, в которой существует жизнь. В этом плане В.И. Вернадский различает газовую (атмосфера), водную (гидросфера) и каменную (литосфера) оболочки земного шара как составляющие биосферы, области распространения жизни. С другой стороны, В.И. Вернадский подчеркивал, что биосфера — не просто пространство, в котором обитают живые организмы; ее состав определяется деятельностью живых организмов, представляет собой результат их совокупной химической активности в настоящем и в прошлом.

Всю совокупность живых организмов он обозначил термином *живое вещество*, противопоставляя его *косному веществу*, к которому

¹ Цит. по: А.В. Лапо, 1987.

относил все геологические образования, не входящие в состав живых организмов и не созданные ими. Третья категория вещества в биосфере, по В.И. Вернадскому, это *биокосное вещество*. Сюда он причислял комплекс взаимодействующих живого и косного веществ (океанические воды, нефть и т. п.; важнейшее значение как биокосное вещество имеет почва). Наконец, существует *биогенное вещество* — геологические породы, созданные деятельностью живого вещества (известняки, каменный уголь и т. п.). В.И. Вернадский считал, что земная кора представляет собой остатки былых биосфер.

Фундаментальным отличием живого вещества от косного является охваченность его эволюционным процессом, непрерывно создающим новые формы живых существ. Многообразие форм жизни и их многофункциональность создают основу устойчивого круговорота веществ и канализированных потоков энергии. В этом специфика и залог устойчивости биосферы как уникальной оболочки земного шара.

Таким образом, *биосфера, по В.И. Вернадскому, представляет собой одну из геологических оболочек земного шара, глобальную систему Земли, в которой геохимические и энергетические превращения определяются суммарной активностью всех живых организмов — живого вещества*. Человечество входит в эту систему как ее составная часть. «Человечество как живое вещество непрерывно связано с материально-энергетическими процессами определенной геологической оболочки Земли — с ее биосферой. Оно не может физически быть от нее независимым ни на одну минуту» (В.И. Вернадский, 1944).

1.1. БИОСФЕРА КАК АРЕНА ЖИЗНИ

Активная деятельность живых организмов охватывает относительно небольшой слой поверхностных оболочек нашей планеты. Его границы определяются комплексом условий, допускающих устойчивое существование сообществ живых организмов. Как уже отмечено, в состав биосферы входят нижняя часть атмосферы, гидросфера и поверхностные слои литосферы, преимущественно подвергшаяся выветриванию с участием живых организмов ее часть — *почва* (педосфера, или эдафосфера).

Каждая из этих геологических оболочек планеты имеет свои специфические свойства, которые определяют не только набор форм живых организмов, обитающих в данной части биосферы, но и их основные морфофизиологические особенности, формируя своим влиянием принципиальные пути эволюции и становление фундаментальных черт жизненных форм наземных, водных и почвенных организмов. Таким образом, воздушная, водная и почвенная оболочки земного шара представляют собой не просто пространство, заполненное жизнью, но выступают как основные среды жизни, активно формирующие ее состав и биологические свойства.

Гидросфера. В понятие гидросферы включают все типы водоемов. В наиболее общем виде принято деление гидросферы на Мировой океан, континентальные воды и подземные воды. Поскольку основная масса воды сосредоточена в водоемах океанического типа (табл. 1.1), свойства водной среды обычно рассматривают на примере *Мирового океана*. Океан занимает около 71 % поверхности Земли, тогда как на внутренние водоемы приходится лишь около 5 %.

Таблица 1.1. Распределение запасов воды в гидросфере (по М.И. Львовичу 1967)

Составляющие части гидросферы	Объем тыс. км ³	Процент от общего объема
Океан	1 370 322	93,96
Подземные воды	60 000	4,12
Ледники	24 000	1,65
Озера	230	0,016
Почвенная влага	75	0,005
Пары атмосферы	14	0,001
Речные воды	1,2	0,0001

По мнению большинства современных ученых, жизнь зародилась в океане; свойства водной океанической среды во многом определили химико-физическую эволюцию всех форм жизни. В частности, набор химических элементов, а нередко и количественное соотношение отдельных ионов в тканях живых организмов, близки к составу морской воды даже у наземных животных и растений. Но в большинстве случаев количественное содержание ионов в теле даже морских организмов может отклоняться от соотношения их в морской воде (табл. 1.2). Это объясняется активным характером обмена веществ живых организмов, их способностью избирательно извлекать из среды и задерживать в своем теле определенные соли. Некоторые из них идут на построение раковин или иных скелетных структур, другие циркулируют в составе протоплазмы и иных жидкостей организма. Ионы некоторых солей, напротив, активно выводятся из организма.

Таблица 1.2. Средняя концентрация наиболее распространенных ионов, ммоль/кг, в морской воде и в теле некоторых морских животных (по W. Potts, G. Parry, 1964)

Виды	Na ⁺	Mg ²⁺	Ca ²⁺	K ⁺	Cl ⁻	SO ₄ ²⁻
Морская вода	478,3	54,5	10,5	10,1	558,4	28,8
Медуза <i>Aurelia</i>	474,0	53,0	10,0	10,7	580,0	15,8
Полухета <i>Aphrodite</i>	476,0	54,6	10,5	10,5	557,0	26,5
Морской еж <i>Echinus</i>	474,0	53,5	10,6	10,1	557,0	28,7
Моллюск мидия <i>Mytilus</i>	474,0	52,6	11,9	12,0	553,0	28,9
Кальмар <i>Logio</i>	456,0	55,4	10,6	22,2	578,0	8,1
Равноногий рак <i>Ligia</i>	566,0	20,2	34,9	13,3	629,0	4,0
Краб <i>Maia</i>	488,0	44,1	13,6	12,4	554,0	14,5
Краб <i>Carcinus</i>	531,0	19,5	13,3	12,3	557,0	16,5
Омар <i>Nephrops</i>	541,0	9,3	11,9	7,8	552,0	19,8
Миксина <i>Muxine</i>	537,0	18,0	5,9	9,1	542,0	6,3

Химизм воды имеет большое значение и как фактор, обуславливающий осмотические отношения организма в водной среде. Практически у всех водных организмов существуют проницаемые для воды участки поверхности, через которые идет осмотический поток воды. Направленность и сила его зависят от разницы концентраций солей и других осмотически активных веществ между водной средой и жидкостями организма. Большинство растений и морских животных изотоничны среде, но у ряда видов первичноводных животных фактор солености среды predetermined принципиальные пути эволюции органов выделения (особенно это характерно для позвоночных), а у вторичноводных — серию адаптаций, направленных на ограничение осмотического обмена с окружающей средой.

Наконец, постоянное наличие в воде растворенных и взвешенных веществ имеют большое значение как фактор питания; выделение в воду продуктов метаболизма не только освобождает организм от ненужных веществ, но и широко используется водными животными как средство химической коммуникации. Таким образом, в понятие воды как среды жизни включается обязательное наличие растворенных и взвешенных в ней веществ, в том числе имеющих органогенное происхождение.

Большое экологическое значение имеют высокая плотность и вязкость воды. Удельная масса воды соизмерима с таковой тела живых организмов (например, удельная масса тела хрящевых рыб составляет 1,002—1,008 г/см³). Плотность воды примерно в 800—1000 раз выше плотности воздуха. В результате водные организмы (особенно активно движущиеся животные) сталкиваются с достаточно мощными силами гидродинамического сопротивления, что направило эволюцию многих групп животных на формирование органов и биомеханических типов движения, снижающих лобовое сопротивление и повышающих таким образом эффективность энергозатрат на плавание.

В связи с высокой плотностью водной среды ее обитатели лишены облигатной связи с субстратом, столь характерной для наземных форм и вызванной силами гравитации. Это открывает возможность существования растений и животных в толще воды без обязательной связи с дном или другим субстратом. В толще Мирового океана и других водоемов сложились комплексы живых организмов, «парящих» в воде и вполне самостоятельно поддерживающих круговорот веществ.

Благодаря всему этому жизнь распространена в гидросфере по всей ее толщине, встречаясь даже в самых глубоководных океанических впадинах — на глубине до 11 км. Здесь, в условиях полной темноты и колоссального — более 100 атм ($1 \cdot 10^8$ Па) — давления, обнаружены устойчивые и достаточно богатые видами сообщества, содержащие бактерий, одноклеточных и многоклеточных животных (Г.М. Беляев, 1986).

Приспособления к обитанию в условиях высокого гидростатического давления охватывают, в частности, и сферу биохимических реакций. Показано, что разные классы белков отличаются по устойчивости к давлению. Особенно чувствительны к этому фактору лактат- и мелатдегидрогеназы. У гидробионтов, обитающих на глубине более 500 м, обнаруживаются дегидрогеназы, обладающие большей устойчивостью к давлению, чем у мелководных видов. Это связано с понижением каталитической активности ферментов. Для мышечных белков — актинов — адаптация к давлению наблюдается у видов, обитающих на глубине 2—3 тыс. м, и связана с тонкими биохимическими процессами (G. Somero, 1990).

Экспериментально выяснено, что давление, которое превышает величины, свойственные обитаемым данным видом глубинам, понижает уровень метаболизма. Эта зависимость отсутствует у эврибатических животных, регулярно совершающих вертикальные миграции (например, амфипода *Eurythenes grillus*). Не исключено, что понижение скорости метаболизма у медлительных глубоководных животных кроме экономии энергозатрат способствует заселению глубокой зоны гидросферы с высоким давлением и недостаточной обеспеченностью пищей.

Перечисленные особенности гидросферы как среды жизни определили наиболее важные черты водных экосистем. В соответствии со структурным делением водоемов на *бенталь* (область дна) и *пелагиаль* (толща воды) все организмы-гидробионты подразделяются на виды, связанные с дном — *бентос*, и формы, обитающие в пелагиали — *пелагос*. В свою очередь, пелагос распределяется в разных глубинных зонах, формируя в океане сообщества *эпи-* (примерно до 200 м), *бати-* (до 6000 м) и *абиссопелагиали* (более 6000 м; рис. 1.1).

Эти сообщества содержат пассивно парящие в толще воды формы — *планктон* — и активно плавающих животных — *нектон*. Особую груп-



Рис. 1.1. Экологические зоны Мирового океана (по А.С. Константинову, 1967)

пу составляют пелагические виды, обитающие на границе водной и воздушной сред. Это животные и растения, связанные с поверхностной пленкой воды и объединяемые под названием *нейстон* (личинки комаров, плавунцов и других видов членистоногих, водомерки, некоторые брюхоногие моллюски и др.).

Другая группа обитателей «пограничной» зоны гидросферы — *плейстон* — характеризуется тем, что часть их тела находится в воде, а часть — в воздухе. Таковы, например, всем известные ряски; среди животных к плейстону относятся сифонофоры и некоторые другие виды. Среди растений помимо уже указанных «пограничных» видов имеется большой набор водорослей и высших растений, полностью связанных с водной средой. Часть из них входит в состав планктона; близки к этой группе взвешенные в толще воды водоросли *Sargassum* и др. Жизненная форма погруженных укореняющихся растений (*Elo-dea*, некоторые рдесты, *Zostera* и др.) связана с донным субстратом и этим близка к бентосным организмам.

Бентические организмы материковой отмели океана формируют сообщества *литорали*, подразделяющейся на супралитораль («зона брызг»), собственно литораль (зона приливов и отливов) и sublитораль (не обнажающаяся часть материковой ступени — до глубины порядка 200 м). Литоральная зона хорошо выражена и в озерах, особенно крупных, где эта зона противопоставляется *профундали* — зоне дна, расположенной ниже глубины проникновения достаточного для фотосинтеза света. Крутой материковый склон океана заселен представителями *баттальной* (до 6000 м), *абиссальной* и *ультраабиссальной* фауны; в этих зонах, за пределами доступного для фотосинтеза освещения, растения отсутствуют.

Специфическая черта гидросферы заключается в отчетливом вертикальном стратиграфировании биогенного круговорота веществ. В океане и крупных озерах зона деятельности фотосинтезирующих растений определяется глубиной проникновения солнечного света достаточной интенсивности. Эту зону называют *эуфотической*, глубина ее в среднем составляет около 200 м.

Вся масса живых организмов, обитающих в более глубоких слоях, прямо или опосредованно использует органические вещества, синтезированные в этой зоне. При этом как объекты питания используются не только сами живые организмы, но и огромный по массе «дождь» органических остатков в виде трупов, экскретов, капелек слизи и т. п. Таким образом, все население толщи океанических вод от поверхности до самых глубоких участков дна представляет собой, по сути дела, единую трофическую систему. Показано четкое соответствие биомассы планктона и бентоса в едином вертикальном разрезе океанических водоемов («принцип соответствия» Л.А. Зенкевича).

Наряду с этим относительно недавно (в конце 70-х годов) в глубинах океана вблизи Галапагосских о-вов и у берегов Мексики обнаружены особые экосистемы, связанные с зонами раздвижения земной коры —

рифтами — и основывающиеся на хемосинтезе. Эти сообщества концентрируются в районах геотермальных источников, несущих сероводород. Бактерии и археобактерии, утилизирующие сероводород (а также некоторые другие микроорганизмы-хемосинтетики), являются начальным этапом круговорота веществ в этих экосистемах. Количество органического вещества здесь в четыре раза выше, чем в поверхностных водах, и в 300—500 раз больше, чем в прилегающих участках океана.

Общая роль хемосинтетиков в океане достаточно велика: ими синтезируется порядка 1—2 % первичной продукции. Рифтовые сообщества почти автономны и подчас весьма богаты и своеобразны по набору составляющих видов живых организмов и форм взаимоотношений. В частности, в рифтовых сообществах широко распространены симбиотрофные отношения: хемоавтотрофные бактерии поселяются в теле многоклеточных животных и снабжают их синтезированными на базе окисления сероводорода органическими веществами. Симбиотрофны, в частности, некоторые виды погонофор, олигохет и др.

Континентальные водоемы сохраняют наиболее принципиальные свойства водной среды, отличаясь от системы Мирового океана меньшими глубинами и большим диапазоном солености. По характеру подвижности водных масс различают водоемы стоячие и текучие. *Стоячие водоемы* (озера, пруды) подразделяются на *пресные* и *соленые*; при этом многие континентальные водоемы по солености превосходят океанические воды; соленость их может достигать порядка 300 %.

Текучие водоемы условно подразделяют по скорости течения; экологическая роль этого фактора может быть очень велика. Наконец, следует упомянуть очень многочисленные *временные водоемы*, весьма разнообразные как по величине, так и по временным срокам существования и периодичности заполнения. Подразделения эти условны, тем не менее они достаточно хорошо отражают основные группы (жизненные формы) обитателей внутренних водоемов.

Водная оболочка Земли как среда обитания обладает и многими другими свойствами, важными для ее обитателей. Вода отличается довольно низким содержанием растворенного в ней кислорода. Для крупных животных, размеры тела которых не позволяют осуществлять дыхание путем прямого проникновения кислорода через поверхность тела, это обстоятельство стало ведущим фактором эволюционного становления принципов дыхательной системы, работающей с высокой эффективностью.

Прозрачность воды определяет формирование специфической покровительственной окраски планктонных и nektonных организмов: прозрачность тела, почти полное отражение света или окраска по принципу скрадывающей противотени. Комплекс свойств водной среды определил многие черты биологии размножения растений и животных: пассивное рассеивание гамет, отсутствие опылителей, использование течений для расселения личинок и т. п. Вчетверо большая, чем в воздухе, скорость звука в водной среде определяет более

высокую частоту эхолокационных сигналов. Электропроводность открывает возможность эволюционного формирования электрических органов чувств, обороны и нападения, что невозможно для обитателей воздушной среды.

В целом фундаментальные особенности воды как среды обитания определили формирование принципиальных черт строения и функционирования организмов обитателей этой среды — гидробионтов, а разнообразие условий в пределах гидросферы — широкий диапазон жизненных форм растений и животных (рис. 1.2).

Атмосфера. Современная атмосфера Земли по химическому составу относится к азотно-кислородному типу (табл. 1.3) и этим качественно отличается от газовых оболочек всех известных ныне небесных тел, включая планеты Солнечной системы.

Таблица 1.3. Газовый состав атмосферы Земли (по Г.В. Войткевич, 1983)

Компонент	Содержание, об. %	Общая масса, 10^{20} г
N ₂	78,0900	38,648
O ₂	20,9500	11,841
Ar	0,9300	0,655
CO ₂	0,0300	0,233
Ne	0,0018	0,000636
He	0,00052	0,000037
CH ₄	0,00015	0,000043

Своеобразие состава современной атмосферы Земли выражается в ничтожном содержании инертных газов (кроме аргона) и молекулярного водорода. Состав атмосферы сильно отличается от вулканических газов, за счет которых она возникла в далеком прошлом. Это свидетельствует о том, что в течение геологической истории Земли происходили мощные процессы, изменившие состав ее газовой оболочки. Эти процессы связывают с активностью живого населения биосферы. И в самом деле, расчеты показывают, что в добиологический период атмосфера Земли мало отличалась от близкой к ней по размерам и расстоянию от Солнца Венеры (табл. 1.4).

Таблица 1.4. Сравнение газового состава атмосферы Земли и Венеры (по Г.В. Войткевич, 1983)

Компонент, %	Земля		Венера сейчас
	сейчас	первоначально	
N ₂	78	1,5	1,8
O ₂	21	Следы	Следы
Ar · 10 ⁻⁶	9000	190	200
CO ₂	0,03	98	98

* В условиях отсутствия фотосинтеза и карбонатов на Земле.

Свойства газовой оболочки Земли неодинаковы по вертикали. В частности, большое значение имеет высотное падение атмосферного

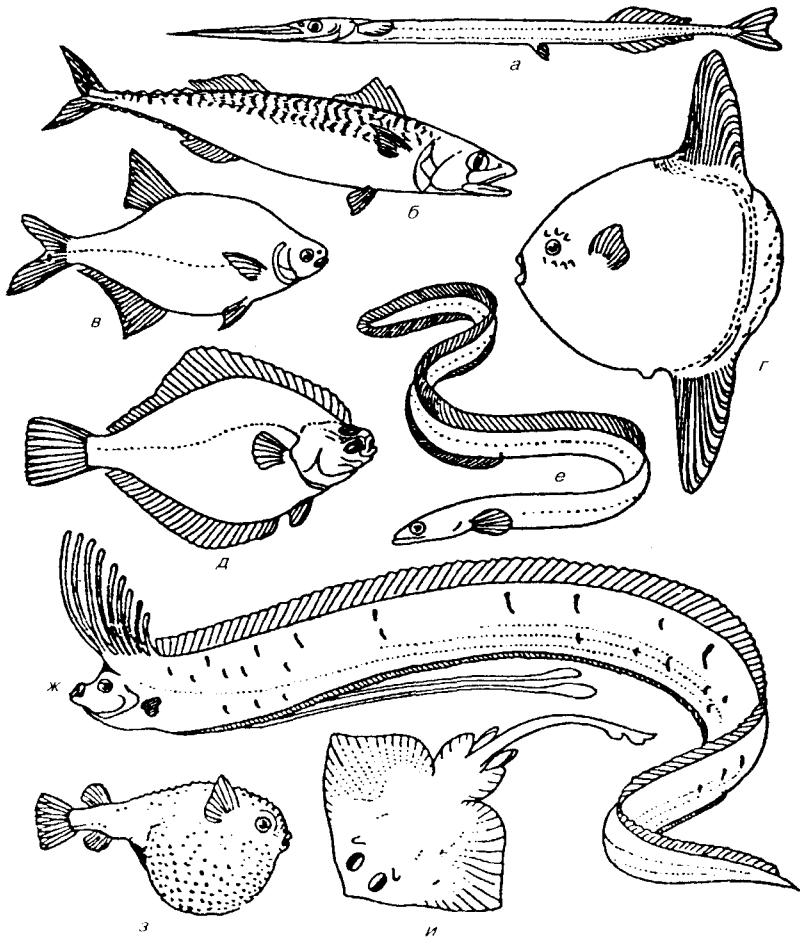


Рис. 1.2. Многообразие формы тела рыб (по Г.В. Никольскому, 1961):

а — сарган, *б* — скумбрия, *в* — лещ, *г* — луна-рыба, *д* — камбала, *е* — угорь, *ж* — «сельдяной король», *з* — кузовок, *и* — скат

давления: на высоте около 6200 м его величина уменьшается вдвое по сравнению с уровнем моря. Этот фактор важен для фотосинтеза в силу зависимости этой реакции от парциального давления CO_2 , а также для аэробных организмов, поскольку процесс газообмена прямо зависит от величины парциального давления кислорода.

Не вполне одинаково и состояние газов на разных высотах. Условно атмосферу принято делить на *гомосферу* и *гетеросферу*. Граница между этими зонами лежит на высоте около 100 км. Гомосфера характеризу-

ется однородным и устойчивым газовым составом; именно к этой части атмосферы относится приводимое во всех руководствах «стандартное» соотношение газов (см. табл. 1.3 и 1.4). Выше этой границы характерен нарастающий уровень ионизации газов за счет *фотодиссоциации*. В составе атмосферы увеличивается содержание свободных атомов, возрастает летучесть, часть вещества теряется в окружающем космическом пространстве.

Процесс фотодиссоциации лежит и в основе возникновения озона из молекулярного кислорода. *Озоновый слой* располагается на высоте 10—100 км; максимальная концентрация озона регистрируется на высоте около 20 км. Озоновый экран имеет громадное значение для сохранения жизни на Земле: в слое озона поглощается большая часть идущего от Солнца ультрафиолетового излучения, причем в его коротковолновой части, наиболее губительной для живых организмов. До поверхности Земли доходит лишь мягкая часть потока ультрафиолетовых лучей с длиной волны около 300—400 нм, относительно безвредных, а по ряду параметров необходимых для нормального развития и функционирования живых организмов. На этом основании некоторые ученые проводят границу биосферы именно на высоте озонового слоя.

Воздух как среда жизни обладает определенными особенностями, направляющими общие пути эволюции обитателей этой среды. Так, *высокое содержание кислорода* (около 21 % в атмосферном воздухе, несколько меньше — в воздухе, заполняющем дыхательную систему животных) определяет возможность формирования высокого уровня энергетического метаболизма. Не случайно именно в этой среде возникли гомойотермные животные, отличающиеся высоким уровнем энергетики организма, большой степенью автономности от внешних воздействий и высокой биологической активностью в экосистемах. С другой стороны, атмосферный воздух отличается низкой и изменчивой влажностью. Это обстоятельство во многом лимитировало возможности освоения воздушной среды, а у обитателей ее направляло эволюцию фундаментальных свойств системы водно-солевого обмена и структуру органов дыхания.

Одной из важнейших особенностей атмосферы как арены жизни является *низкая плотность воздуха*. Говоря об обитателях воздушной среды, мы всегда имеем в виду *наземные* формы животных и растений: низкая плотность воздушной среды закрывает возможность существования организмов, полностью осуществляющих свои функции вне связи с субстратом. Благодаря этому жизнь в воздушной среде сосредоточена вблизи поверхности земли, проникая в толщу атмосферы на высоту не более 50—70 м (кроны деревьев тропических лесов). Вместе со складками земной коры живые организмы могут оказываться и на

больших высотах (до 5—6 км над уровнем моря¹), но это не означает «отрыва» их от субстрата.

Высокогорье лимитирует те процессы, которые физиологически связаны с парциальным давлением атмосферных газов. Показано, например, что в Гималаях распространение зеленой растительности ограничено высотой 6200 м — пониженное парциальное давление CO₂ закрывает возможность дальнейшего продвижения растений-фотосинтетиков. Животные (насекомые, пауки) отмечены и выше — они питаются заносимой сюда пылью и другой органикой.

Временное пребывание живых организмов в толще атмосферы регулярно регистрируется на высотах примерно до 10—11 км. Птицы обычны на высотах до 1—3 км, но отмечены и более высокие залеты. «Рекордсменом», по-видимому, является белоголовый сип, столкнувшийся с самолетом на высоте 12,5 км. Летящие насекомые встречаются примерно до тех же высот, а заносимые восходящими воздушными течениями бактерии, споры, простейшие и некоторые другие мелкие организмы регистрировались на высоте 10—15 км и даже выше (описано нахождение бактерий на высоте 77 км, притом в жизнеспособном состоянии).

Если исключить единичные случаи «рекордных подъемов», верхней границей распространения жизни в атмосфере следует, видимо, считать высоты порядка 8—10 км; расположенная выше часть атмосферы относится уже к *парабиосфере* (Н.Б. Вассоевич, 1976).

Будучи сосредоточена в относительно тонком слое над поверхностью Земли, жизнь в атмосфере не отличается вертикальной структурированностью потоков вещества и энергии, формирующих биологический круговорот. Многообразие жизненных форм в наземной среде более определяется зональными климатическими и ландшафтными факторами.

Климатическая зональность привлекала внимание экологов уже давно. В конце XIX в. американский исследователь С.Н. Merriam (1890, 1898) сформулировал понятие о *зонах жизни* применительно к североамериканскому континенту. Фундаментальная разработка этой проблемы сделана В.В. Докучаевым (1892) и Л.С. Бергом (1913). Шарообразность Земли, ее вращение и движение вокруг солнца определяют сезонную и широтную динамику интенсивности поступления солнечной энергии на различные участки земной поверхности. На этих участках формируются сходные по условиям жизни географические пространства, в пределах которых особенности климата, рельефа, вод, почвенного и растительного покрова образуют целостный комплекс. Такие единые по физико-географическим условиям пространства обоз-

¹ Альпийская галка отмечена на горе Эверест на высоте 8,2 км. Лишайники, бактерии и некоторые насекомые регулярно отмечаются в субнивальном и нивальном поясах высокогорья.

начают как *ландшафтно-климатические зоны*. Крупнейшие из них — полярные пустыни, тундры, леса умеренного климата (хвойные, лиственные), степи, саванны, пустыни, тропические леса.

Комплекс физико-географических и климатических факторов формирует наиболее фундаментальные условия жизни в каждой из зон и выступает как мощный фактор эволюционного становления морфофизиологических адаптаций растений и животных к жизни в этих условиях.

Циклы биогенного круговорота в своей основе также определяются условиями ландшафтно-климатических зон, хотя в целом круговорот веществ в наземной биоте представляется единым процессом. В его основе в наземной среде ярко выражена ведущая роль зеленых растений. Прозрачность атмосферы определяет то обстоятельство, что до поверхности планеты доходит порядка 47 % падающего на внешнюю границу планеты потока солнечного света. Немногим менее половины его составляет фотосинтетически активная радиация (ФАР) с длиной волны 380—710 нм.

Именно эта часть светового потока составляет энергетическую основу *фотосинтеза* — процесса, в котором, с одной стороны, создается органическое вещество (главным образом, углеводы) из неорганических составляющих, а с другой — открывается возможность использования выделяемого кислорода для дыхания как самих растений, так и гетеротрофных аэробных организмов. На этом основывается сама возможность биологического круговорота веществ, которая реализуется через сложные и разнообразные трофические связи в органическом мире.

Характерно, что фотосинтезирующие растения, включаемые обычно в группу наземных организмов, лишь своими надземными частями относятся к этой среде. Корневая система их, обеспечивающая организм водой и минеральными веществами, расположена в почве. Таким образом, наземные растения представляют собой жизненную форму, как бы пограничную между обитателями атмосферы и литосферы.

Литосфера — это «каменная оболочка» Земли, верхняя часть земной коры. Рассматривая литосферу как часть биосферы, обычно в первую очередь имеют в виду ее поверхностную часть, измельченную в процессе физического, химического и биологического выветривания и содержащую помимо минерального также и органическое вещество. Эта часть литосферы представляет собой сложное биокосное тело, обладающее особыми свойствами и функциями и называемое *почвой*. Поэтому нередко вместо термина «литосфера» употребляется понятие *педосфера (эдафосфера)*, означающее почвенную оболочку земной коры¹.

¹ Вне педосферы жизнь связана с литосферой лишь в виде накипных лишайников и бактериальных пленок на поверхности скал, да и в этих случаях, строго говоря, уже формируется слой первичной почвы.

Почва представляет собой довольно сложную полидисперсную трехфазную систему, включающую твердую (минеральные частицы), жидкую (почвенная влага) и газообразную фазы. Соотношение этих трех составляющих определяет основные физические свойства почвы как среды обитания живых организмов. Химические же свойства помимо минеральных почвенных элементов сильно зависят от органического вещества, также являющегося неотъемлемой составной частью почвы.

Состав и размеры *минеральных частиц* (твердая фаза) определяют механические свойства почвы. По размерам твердые частицы в почве подразделяются на крупные (более 30 мм в диаметре) обломки материнских пород, гальку и хрящ (диаметр 30—3), гравий (3—1), песок (1—0,25), пыль (0,25—0,01) и ил (частицы диаметром менее 0,01 мм). Соотношение этих категорий частиц формирует *механический* (гранулометрический) *состав почвы*. По этому признаку различают почвы песчаные (содержат более 90 % песка), супесчаные (90—80), легкие, средние и тяжелые суглинки (соответственно 80—70, 70—55 и 55—40) и глины — легкие (40—30), средние (30—20) и тяжелые (менее 20 % песка).¹

Отдельные минеральные частицы в составе почвы обычно склеиваются друг с другом, образуя более или менее крупные агрегации, пространство между которыми заполнено воздухом (газообразная фаза) и водой (жидкая фаза). Соотношение разных по величине агрегаций минеральных частиц и соответственно размеры пространств между ними (степень пористости или скважинности почвы) определяют структуру почвы: глыбистая, комковатая, ореховатая, крупнозернистая, мелкозернистая, пылеватая и др. По степени пористости различают почвы тонкопористые (диаметр пор менее 1 мм), пористые (1—3), губчатые (3—5), ноздреватые (имеются поры диаметром 5—10), ячеистые (более 10 мм), трубчатые (поры или полости соединяются в каналы).

Механический состав и структура почв — ведущий фактор формирования их свойств как среды обитания живых организмов: аэрации почв, их влажности и влагоемкости, теплоемкости и термического режима, а также условий передвижения в почве животных, распределения корней древесных и травянистых растений и т. п. Некоторые животные и растения избирательно поселяются на определенных типах почв. Таковы, например, *псаммофильные* растения и животные, обитающие только на песчаных почвах, *петрофильные* — на каменистых и др.

Минеральные частицы занимают 40—70 % общего объема почвы. Оставшееся пространство, представляющее собой систему пор, полостей и каналов, занято воздухом и водой.

¹ Типы почв по механическому составу выделяют по степени трудности их обработки.

Вода (почвенная влага) может находиться в почве в трех состояниях: гравитационном, капиллярном и прочносвязанном (гигроскопическом). *Гравитационная* вода заполняет относительно крупные (не обладающие свойством капиллярности) поры и полости в почве; она доступна для растений. Проникая в почву с поверхности суши, главным образом в результате атмосферных осадков, эта часть жидкой фазы представляет собой довольно сложный раствор, обладающий различными свойствами в зависимости от состава растворенных веществ. Так, например, рН почвенного раствора может колебаться от 3—3,5 (сфагновые болота) до 10—11 (солонцы). От состава растворенных веществ зависит и роль почвенной влаги в водном режиме и питании растений.

Если грунтовые воды залегают относительно неглубоко, ближайшая к ним часть гравитационной влаги в силу подпора остается неподвижной (подпертая гравитационная влага). Не связанная с грунтовыми водами гравитационная влага находится в подвижном состоянии, перемещаясь под действием силы тяжести в вертикальном направлении.

Вода, заполняющая поры малого диаметра, оказывается под воздействием сил поверхностного натяжения капиллярного мениска и «подсасывается» вверх на расстояние, обратно пропорциональное диаметру капилляра. На этом механизме основано увлажнение почвы снизу (от горизонта подземных вод), а также потеря влаги почвой испарением ее с почвенной поверхности. Последний процесс при соответствующих условиях (в засушливое, жаркое время года, особенно в степных, полупустынных и пустынных регионах) приводит к поднятию солевого горизонта. Эту часть почвенной влаги называют *капиллярной*; она образует *влажный горизонт почвы*.

Молекула воды — диполь, поэтому в силу молекулярного притяжения молекулы легко образуют пленки вокруг мелких минеральных и коллоидных частиц в почве. Такая пленка толщиной 2—3 молекулы воды удерживается на поверхности частиц с большой силой, поэтому *гигроскопическая (прочносвязанная)* влага недоступна растениям. При засухе может возникать явление физиологической сухости почвы: влага в почве содержится, но только в гигроскопической, не извлекаемой растениями форме.

На фоне определенного типа структуры почвы различные формы влаги определяют конкретные водные свойства почвы: ее водоудерживающую способность, водопроницаемость и водоподъемные свойства. Испаряясь, почвенная влага определяет почти 100 %-ную влажность почвенного воздуха (кроме самых верхних горизонтов почвы).

Воздух заполняет поры и полости, свободные от воды. Воздух проникает в почву из атмосферы путем диффузии газов между атмосферой и поверхностными горизонтами почвы по градиенту давления; фактически газообмен идет непрерывно. Поэтому в целом состав

газообразной фазы почвы качественно близок к составу атмосферного воздуха, но отличается более широкими колебаниями соотношения различных газов (табл. 1.5). Объясняется это прежде всего тем, что кислород активно поглощается в почве в процессе дыхания живых организмов и разложения органических остатков, а CO_2 активно продуцируется. В результате поверхностный слой почвы выделяет значительное количество CO_2 в атмосферу, например в летний период до 3—10 л (6—20 г) на см^2 в сутки. Как следствие, возникает вертикальный градиент O_2 и CO_2 в почвенном воздухе (табл. 1.6).

Таблица 1.5. Состав атмосферного и почвенного воздуха, %
(по И.С. Кауричеву, 1975)

Газ	Атмосферный воздух	Почвенный воздух
N_2	78,08	78,08—80,24 ($\text{N}_2 + \text{Ar}$)
O_2	20,95	20,95—0,0
Ar	0,93	—
CO_2	0,03	0,03 — более 20
He , Ne , CH_4 , K_2 , N_2O , O_3 , Xe и др.	0,04	—

Таблица 1.6. Различия в содержании O_2 и CO_2 в почвенном воздухе на разных глубинах. Московская область, июль, % (по И.С. Кауричеву, 1975)

Глубина, см	Дерново-подзолистая почва		Дерново-глеевая почва	
	O_2	CO_2	O_2	CO_2
5	20,9	0,1	19,3	1,3
15	20,8	0,3	18,3	2,5
35	20,7	0,3	2,9	16,8
60	20,6	0,5	2,2	19,5
100	20,4	0,7		

Органическое вещество является обязательным компонентом почвы. Оно образуется в результате разложения мертвых организмов, входит в состав экскретов. Часть органического вещества формируется в самой почве, значительная часть его попадает в почву из наземных экосистем. В лесной подстилке, степном «войлоке» (почвенный горизонт A_0) идет медленное разложение растительных и животных остатков. Образующиеся растворимые вещества и мелкие органические частицы попадают в почву (горизонт A), где подвергаются интенсивным процессам разложения с участием беспозвоночных животных, грибов и бактерий. Горизонт A_1 (перегнойно-аккумулятивный) богат органическими веществами, которые постоянно вымываются вертикальными потоками влаги, но столь же постоянно пополняются поступлением из наземной среды.

Состав органических веществ многообразен и включает компоненты, образующиеся на разных стадиях разложения сложных углеводов,

белков, жиров и других веществ. Почвенные органические вещества содержат, в частности, лигнин, клетчатку, терпены (эфирные масла), смолы, дубильные вещества и др. Часть молекул органических веществ (преимущественно ароматической природы) полимеризуется, что повышает их устойчивость к воздействию микроорганизмов-разрушителей. Так образуется гумус. Он формируется в горизонте A_1 (поэтому этот горизонт еще называют гумусовым), накапливается в почве и долго в ней сохраняется. Разложение его идет очень медленно с участием специфической почвенной микрофлоры. Определенную роль в создании гумуса играет и почвенная фауна. Так, черви *Nicodrilus caliginosus* обогащают почву аминокислотами, которые вовлекаются в образование гумуса. При высокой численности в богатых почвах они на порядок увеличивают величину потока азота в цепях редукции органических веществ (Б.Р. Стриганова, 1989).

Входящие в состав гумуса фульвокислоты активно разлагают минеральные вещества, способствуя процессу почвообразования. Гуминовые кислоты участвуют в создании пористой структуры почвы, что улучшает водные и воздушные ее свойства и режим питания растений.

Богатство органических веществ и высокое содержание кислорода в подстилке и верхнем (A_1) горизонте почвы приводят к обилию жизни в этих слоях, в том числе здесь формируется богатый комплекс животных. Этот комплекс включает сапрофагов, первичных и вторичных редуцентов, активно участвующих в процессах разложения органических остатков и в образовании гумуса. Вертикальные потоки влаги определяют вымывание органических веществ, поэтому нижняя часть горизонта А (A_2 — элювиальный) представляет собой горизонт вымывания, обедненный органическим веществом. Вымываемые вещества переносятся в иллювиальный горизонт (горизонт В), под которым лежит уже материнская порода (горизонт С). На стыке горизонтов В и С направление движения влаги сменяется на горизонтальное. При этом часть веществ выносятся далее с почвенным стоком и попадает в текучие водоемы, а часть накапливается в горизонте В, где сообщества животных обеднены в силу малого содержания кислорода.

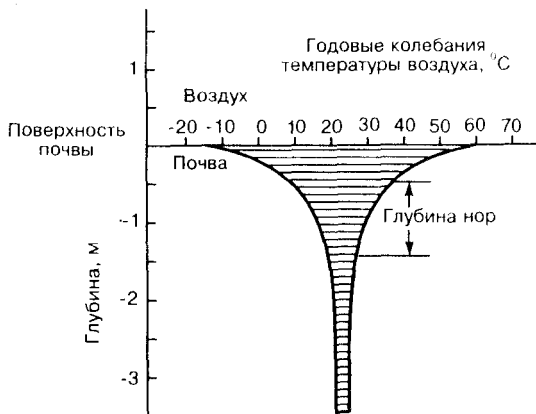


Рис. 1.3. Амплитуда годовых колебаний температуры в почве (по К. Шмидт-Нильсену, 1972)

Таким образом, в почве, как и в гидросфере, имеет место вертикальная структурированность трофических процессов, связанных с биологическим круговоротом веществ.

Вертикальный градиент характерен также для ряда других параметров, определяющих условия жизни почвенных организмов: свет, влажность, состав газовой среды, температура (рис. 1.3) и др. В целом почва в некотором отдалении от поверхности отличается довольно устойчивыми условиями жизни.

Как среда жизни почва занимает как бы промежуточное положение между атмосферой и гидросферой: она обладает структурированностью, здесь возможно обитание организмов, дышащих как по водному, так и по воздушному типу, имеет место вертикальный градиент проникновения света, еще более резкий, чем в гидросфере. Все это определяет распространение жизни в почве: если микроорганизмы встречаются по всей ее толщине (обычно несколько метров), то растения связаны лишь с наружными горизонтами (и то в основном только корневой системой, распространенной у некоторых деревьев до 8—10 м). Беспозвоночные животные обитают главным образом в верхних горизонтах почвы. Норы и ходы грызунов, некоторых насекомых и червей проникают в почву на глубину обычно не более 5—7 м. Этим практически ограничивается распространение жизни в каменной оболочке Земли — литосфере. Нахождение рыб в подземных водоемах, расположенных на глубине около 100 м, а также бактерий в водах, сопровождающих залежи нефти на глубине до 3 км, лишь формально «отодвигает» границу распространения жизни в литосфере, так как в обоих случаях речь идет о своеобразных участках гидросферы.

1.2. ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ СВЯЗИ В БИОСФЕРЕ

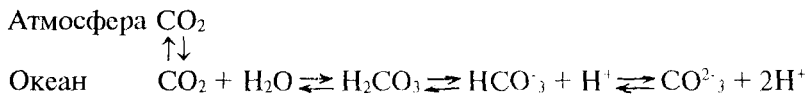
Три составные части биосферы — гидросфера, атмосфера и литосфера — тесно связаны друг с другом, составляя вместе единую функциональную систему. Так, почва многими своими функциями объединена с гидросферой и атмосферой. С гидросферой ее связывает постоянный вынос почвенных вод в водоемы разных типов. При этом именно на уровне почвы поверхностные воды трансформируются в грунтовые, которые участвуют в формировании речного стока. Переносимые с водой почвенные соединения участвуют в формировании биопродуктивности водоемов. Сорбционные свойства почвы образуют как бы «барьер», защищающий водоемы от загрязнений.

Поглощая и отражая солнечную радиацию, почва выступает как мощный фактор энергетического баланса биосферы и связывается с атмосферными процессами. В частности, почвенные процессы участвуют в регулировании влагооборота атмосферы и ее газового режима. Установлено, что в северном полушарии (наблюдения в США) максимум содержания CO_2 в атмосфере наблюдается в мае, затем снижается за счет поглощения CO_2 при фотосинтезе и вновь возрастает зимой за

счет дыхания почвы, а в высоких широтах — в результате атмосферного переноса из тропиков (I. Fung et al., 1987).

С литосферой почва связана наиболее прямым путем: она возникла из верхних слоев литосферы и своей жизнедеятельностью способствует дальнейшему геохимическому преобразованию этих слоев. В то же время почва служит источником вещества для образования минералов, горных пород, полезных ископаемых и способствует переносу аккумулярованной солнечной энергии в глубокие части литосферы. Все эти процессы можно рассматривать как глобальные функции почвы (педосферы), имеющие общебиосферное значение (Г.В. Добровольский, Е.Д. Никитин, 1990). В наиболее общей форме на базе этих функций значение почвы в биосфере можно определить как связующее звено биологического и геологического круговоротов.

Функциональная взаимосвязь составных частей биосферы включает и взаимодействия процессов, происходящих в атмосфере и гидросфере. Это прежде всего *круговорот воды*: пополнение гидросферы за счет атмосферных осадков и возврат воды в атмосферу путем испарения с поверхности океана и других водосмов. Во-вторых, это *энергетические связи* как прямые — через тепловое излучение, так и опосредованные — через процессы фотосинтеза. Наконец, имеют место и *химические связи*: растворение в водах O_2 и CO_2 . Последний процесс поддерживает систему динамического равновесия в водной среде по принципу:



Эта система имеет решающее значение в формировании условий жизни гидробионтов.

В целом функциональная взаимосвязь составных частей биосферы превращает ее в генеральную саморегулирующуюся экосистему, обеспечивающую устойчивый глобальный круговорот веществ. Особое положение в этой планетарной функции имеют многочисленные и разнообразные живые организмы, сумму которых акад. В.И. Вернадский называл *живым веществом*. Масса живого вещества в биосфере, по некоторым подсчетам, составляет около 2400 млрд. т., что соответствует всего лишь примерно 1/2100 массы атмосферы Земли. Общая толщина биосферы — порядка 1/320 радиуса Земли (1/325 с учетом атмосферы) — характеризует ее как тонкую пленку на поверхности планеты. Тем не менее именно биосфера превращает ее в уникальное по своим свойствам небесное тело.

Это объясняется высокой химической активностью живого вещества. Химические (биохимические) реакции, протекающие в живых организмах, осуществляются с участием мощных биологических катализаторов — ферментов — и по скорости в тысячи раз превосходят

реакции в неорганическом мире. Кроме того, участие ферментов сдвигает температурные и иные условия реакций. Жиры и углеводы, например, окисляются в организмах при температуре порядка 37°C и даже ниже, тогда как в абиотических условиях те же реакции требуют высокой (порядка 400—500°C) температуры. Промышленный синтез аммиака из молекулярного азота происходит при температуре 500°C и давлении 300—350 атм; микроорганизмы реализуют эту реакцию при нормальных температуре и давлении. На ферментативных реакциях в живых организмах базируется глобальный биологический круговорот, о масштабах которого можно судить по темпам оборота O₂ и CO₂ в процессе фотосинтеза (табл. 1.7).

Таблица 1.7. Продуктивность фотосинтеза в биосфере · 10⁹ т/год
(по С.В. Войткевич, 1983)

Биоциклы	Используется, поглощается		Создается, выделяется	
	CO ₂	H ₂ O	C _n H _{2n} O _n	O ₂
Суша	253	103,5	172,5	184
Океан	88	36	60	64
Всего	341	139,5	232,5	248

Высокая химическая активность живого вещества способствует также постоянному вовлечению в круговорот элементов, активно извлекаемых из горных пород. Подсчитано, что с 1 га африканских саванн только слоновая трава ежегодно извлекает 250 кг кремнезема; в джунглях за этот же срок растения вовлекают в круговорот 8 т кремнезема. В лабораторных опытах плесневый грибок за неделю высвободил из базальта 3 % содержащегося в нем кремния, 11% алюминия, 59% магния и 64 % железа. В биогенном разложении горных пород участвуют различные группы организмов от прокариот до высших растений.

При таких масштабах оборота веществ биологически значимые химические элементы постоянно проходят через глобальный круговорот с участием живых организмов. По некоторым подсчетам, если принять, что биосфера существует не менее 3—4 млрд. лет, то вся вода Мирового океана прошла через биологический цикл не менее 300 раз, а свободный кислород атмосферы — не менее 1 млн. раз.

На высокой активности живого вещества основываются и регуляторные процессы в биосфере. Так, продукция кислорода поддерживает озоновый экран и, как следствие, относительное постоянство потока лучистой энергии, достигающего поверхности планеты. Постоянство минерального состава океанических вод поддерживается деятельностью организмов, активно извлекающих отдельные элементы, что уравнивает их приток с поступающим в океан речным стоком. Подобная регуляция осуществляется и во многих других процессах.

Высокая способность биосферы как целостной системы к саморегуляции лежит в основе гипотезы «Геи», согласно которой живой мир

Земли рассматривают как единый сверхорганизм (J. Lovelock, 1986), неразрывно связанный с неживым окружением и постоянно поддерживающий выгодные условия собственного существования. Такая позиция упрощает представление о сложных связях в биосфере. Несомненно, однако, что деятельность живых организмов оказывает мощное обратное влияние на биосферу, изменяя состав и свойства основных сред жизни.

Глава 2

СИСТЕМНОСТЬ ЖИЗНИ

Живое вещество — совокупность всех форм жизни в биосфере. Результаты интегрированной активности различных живых организмов проявляются не только в виде их приспособленности к обитанию в условиях определенной среды, но и в обратном воздействии на среду, изменяющем ее ведущие характеристики. В основе этого лежит процесс обмена веществ как специфическое свойство жизни.

2.1. СРЕДООБРАЗУЮЩАЯ РОЛЬ ЖИВОГО ВЕЩЕСТВА

Современные свойства составных частей биосферы как сред жизни в сильной степени определены влиянием совокупной жизнедеятельности обитающих в них организмов. Накапливаясь на протяжении геологической истории нашей планеты, это влияние коренным образом изменило исходные химические и физические свойства среды в сторону, благоприятную для устойчивого существования жизни.

Уже говорилось, что происхождение и свойства почвы целиком обусловлены деятельностью живых организмов. Только они производят и разлагают органическое вещество, без которого как угодно измельченные горные породы не обладают специфическими свойствами почвы, в том числе плодородием. Деятельность микроорганизмов, растений и животных формирует структуру почв, их химизм, способствует процессу дальнейшего почвообразования.

В *водной среде* ярко выражено влияние живых организмов на химический состав воды. Различные группы организмов постоянно выводят в водную среду продукты метаболизма, в том числе ионы солей, органические кислоты, азотистые вещества, сероводород и др. Растения — обитатели эуфотической зоны — выделяют кислород, который частично остается в растворенном состоянии. Животные-фильтраторы, масса которых очень велика, непрерывно пропускают через свои организмы огромные количества воды, изымая из нее взвешенные органические частицы и растворенные соли. Подсчитано, что фильтраторы Большого Барьерного рифа (Австралия) в течение 5 лет профильтровывают весь объем Тихого океана. Масштабы водообмена, создаваемого фильтраторами, нередко превосходят естественные гидрологические процессы. Так, коэффициент водообмена Днепровско-

Бугского лимана — 1,8, а населяющие его моллюски в течение теплого сезона профильтровывают воду лимана 5 раз! На примере мидиевых отмелей Белого моря показано, что фильтрационная деятельность этих моллюсков активно регулирует коллоидный состав прибрежных вод и осадконакопление в пределах материковой отмели, а также в значительной степени определяет циркуляцию вод в прибрежной зоне (К.А. Воскресенский, 1948).

Характерная для многих гидробионтов избирательность извлечения определенных веществ из среды, а также способность накапливать их в организме ведут не только к изменению химизма среды, но и к формированию специфических особенностей рельефа и свойств морского дна (например, образование коралловых рифов, атоллов, органических илов и др.). Рельеф дна формируется и под воздействием крупных животных: показано, например, что в северо-восточной части Берингова моря тихоокеанские моржи и серые киты, питаясь бентосом, создают на дне ямы и желоба в таком количестве и таких размеров, что по своему влиянию на рельеф они могут быть сравнены с геологическими процессами. Подсчитано, что, питаясь на глубине 30—50 м, серые киты «перерабатывают» до 5,6 % площади района нагула (С. Nelson, К. Johnson, 1987).

Многим животным свойственно накопление определенных солей, которые аккумулируются в составе скелетных образований (Ca, Si, Mg, P и др.). Отмирая, эти организмы образуют мощные отложения известняков, доломитов, кремнезема и др., формируя таким образом геологическую структуру морского дна. Возникновение органических донных осадков выводит результаты деятельности жизни за пределы функционирующих экосистем: фактически напластования осадочных пород относятся уже к литосфере и не включаются в постоянный биологический круговорот, но своим происхождением полностью с ним связаны. В результате если жизнь в активной форме проникает в литосферу относительно неглубоко, то порожденные ею слои осадочных пород имеют мощность порядка нескольких десятков километров (В.И. Вернадский, 1965). Эту часть литосферы некоторые ученые называют *метабиосферой* (Н.Б. Вассоевич, 1976). Она создана биосферой и непосредственно к ней примыкает, подобно тому как парабиосфера продолжает биосферу в газовой оболочке Земли.

Отложения органических пород не только формировали рельеф дна и химизм воды. Оказываясь в ходе геологических процессов на суше, они составили геологическую основу многих ее областей, участвовали в становлении рельефа континентов и в образовании различных типов почв. Более того, вторичная метаморфизация осадочных пород при высоких температуре и давлении может образовывать кристаллические породы, которые обычно не рассматривают как органические. Таким образом, результаты жизнедеятельности водных организмов мы видим и в современных свойствах наземной среды.

Современный газовый состав *атмосферы* практически целиком определяется деятельностью живых организмов, главным образом через фотосинтез и дыхание. История формирования современной атмосферы достаточно сложна. Свободный молекулярный кислород выделялся и в добиологический период истории Земли. Его источником был процесс фотодиссоциации паров воды. Но накопления кислорода в атмосфере в это время не происходило; он немедленно вступал в соединение с оксидом углерода вулканических газов и с другими веществами, а частично создавал в верхних частях атмосферы озоновый слой, который препятствовал дальнейшему нарастанию фотолиза паров.

Не исключено, что и с появлением первых фотосинтезирующих организмов (по-видимому сходных с современными цианобактериями), обитавших в водоемах докембрийского периода, сохранялся тот же механизм регуляции содержания кислорода в атмосфере, а полученный в результате фотосинтеза кислород полностью растворялся в воде. Во всяком случае, в период до начала палеозоя накопление кислорода в атмосфере шло медленно и не превышало 10 % современного уровня. Только с появлением наземной растительности начинается заметное повышение уровня кислорода в атмосфере; одновременно слой озона и накопление в верхних частях атмосферы CO_2 и паров воды постепенно экранировали коротковолновую часть солнечного излучения и устранили возможность дальнейшего образования кислорода путем фотолиза воды.

Диоксид углерода (CO_2) на ранних этапах развития Земли имел исключительно вулканическое происхождение, и содержание его в атмосфере было выше современного. В настоящее время большая часть CO_2 атмосферы имеет биологическое происхождение: он выделяется главным образом в процессе дыхания живых организмов. Показано, например, что на 1 га пшеничного поля в сутки продуцируется 135 кг CO_2 , в том числе 75 кг микроорганизмами и 60 кг корнями пшеницы. Вулканический CO_2 составляет лишь сотые доли процента; однако постоянное поступление в атмосферу абиогенного диоксида углерода некоторые ученые считают необходимым в качестве «компенсации» высокого уровня потребления его в биологических процессах.

В целом же современное соотношение кислорода и диоксида углерода в атмосфере практически целиком зависит от сбалансированной функции живого населения биосферы. В.И. Вернадский (1967) считал, что то же относится и к свободному азоту атмосферы, который также интенсивно вовлекается в биогенный круговорот. «Будет правильным заключить... — писал он, — что газовая оболочка... есть создание жизни».

Современные свойства газовой оболочки имеют существенное значение в тепловом балансе Земли. Большая часть солнечной энергии достигает поверхности Земли в видимой части спектра. Земля отражает полученную энергию, но (как более холодное тело) главным образом

в инфракрасной (длинноволновой) части спектра. Инфракрасное излучение Земли экранируется парами воды, CO_2 и озоном. Это предохраняет поверхность Земли от чрезмерной потери тепла излучением и способствует повышению температуры на поверхности планеты. Подсчитано, что без этого «парникового эффекта» температура в околоземном слое была бы примерно на 40°C ниже, чем регистрируемая сейчас. Естественно, такая температурная ситуация не способствовала бы развитию жизни — по крайней мере в тех формах, в каких она известна на Земле.

Происходящее в наши дни постепенное увеличение CO_2 в атмосфере, связанное с промышленными выбросами, может быть причиной нарастания «парникового эффекта» и потепления климата. В то же время наблюдающееся сейчас частичное разрушение озонового экрана может в известной мере скомпенсировать этот эффект за счет увеличения потерь тепла с поверхности Земли. Одновременно увеличится поток коротковолнового ультрафиолетового излучения, что опасно для многих живых организмов. Как видим, антропогенное «вмешательство» в структуру атмосферы чревато непредсказуемыми и нежелательными последствиями.

На уровне конкретных экосистем формируются важные детали климата. Известна роль растительности в создании режима температуры и влажности. Транспирация помимо этого прямо связана с образованием осадков: подсчитано, что в Германии количество осадков увеличивается за счет транспирации на 6 %, а в Конго — даже на 30 %. Растительность влияет также на ветровой режим, условия залегания снежного покрова и другие важные климатические параметры. В общем, на фоне фундаментальных географических особенностей климата, определяемых астрономическими факторами, рельеф и тип растительности образуют особенности мезо- и микроклимата, имеющие большое значение в формировании сложных многовидовых сообществ живых организмов. В континентальных водоемах аналогичный эффект достигается влиянием растительности на скорость течения, температурный режим и химизм водоема.

Таким образом, совокупная деятельность всех форм жизни активно преобразует свойства основных сред жизни, соответствующих газовой, каменной и жидкой геологическим оболочкам земного шара. Равным образом и общие свойства биосферы в целом оказываются в значительной степени созданными живым веществом и благоприятствующими его развитию и функционированию. По меткому выражению В.И. Вернадского «живое вещество само создает себе область жизни».

Высокая химическая активность живых организмов придает процессу средообразования темпы, не сравнимые с процессами, происходящими в неживой природе. Известно, что геологические преобразования Земли заняли миллиарды лет. Биогеохимические циклы укладываются в тысячи лет и даже меньше. За время существования

жизни элементы, вовлеченные в биологический круговорот, проходили через экосистемы многократно. Подсчитано, что обновление живого вещества в биосфере происходит всего за 8 лет. Это средняя цифра; на суше этот процесс идет медленнее: вся фитомасса обновляется за 14 лет. Зато в океане вся биомасса проходит круговорот всего за 33 дня, а фитомасса — даже за 1 сутки! Быстрыми темпами происходит и вовлечение в биологический круговорот неорганических веществ: вся вода гидросферы полностью обновляется за 2800 лет, весь кислород атмосферы — за несколько тысяч лет, а атмосферный диоксид углерода — за 300 лет.

2.2. БИОСФЕРА КАК ЦЕЛОСТНАЯ СИСТЕМА

Несмотря на специфичность и самостоятельность отдельных оболочек Земли как составляющих биосферы, суммарная деятельность населяющих эти оболочки живых организмов интегрируется на уровне биосферы как целостной функциональной системы. Выше уже показана связь гидросферы, атмосферы и почвы. На границах сред жизни регистрируются интенсивные процессы обмена органическим веществом, водой, минеральными солями и т. д. Природные границы можно рассматривать как биологически активные зоны: здесь часто обитает больше видов, через эти границы трансформируются большие потоки энергии. Важную роль в обмене веществ между атмосферой, почвой и гидросферой играет речной сток. Прибрежные мелководья морей получают огромное количество органических веществ от обитающих на суше или скапливающихся на пролете птиц. В устьях рек и в регионах мангровых зарослей обитает почти 2/3 видов промысловых рыб.

Формы функциональных связей наземного и водного *биоциклов*¹ весьма многообразны; по существу, лишь на уровне биосферы в целом можно судить о сложной системе обмена веществ и потоков энергии между неживой и живой материей. Биосфера как функциональная экосистема планетарного масштаба в значительной степени есть результат этих процессов.

Важная функция биосферы — устойчивое поддержание жизни — основывается на непрерывном круговороте веществ, связанном с направленными потоками энергии. Хотя биологический круговорот может быть осуществлен не только на уровне биоциклов, но и конкретных экосистем, в реальных условиях обособленных круговоротов нет: на уровне биосферы эти процессы объединяются в единую систему глобальной функции живого вещества. В этой системе не только полностью завершаются отдельные биогенные циклы, но и реализуется

¹ Биоциклы — наиболее крупные подразделения биосферы: морские водоемы, пресные воды и суша. Биоциклы разделяются на *биоохоры*, которые на суше примерно соответствуют ландшафтно-климатическим зонам.

тесная взаимосвязь с абиотическими процессами формирования и преформирования горных пород, становления и поддержания специфических свойств гидросферы и атмосферы, образования почв и поддержания их плодородия и т. п. В этом едином цикле функции живого вещества существенно шире, нежели осуществление круговорота отдельных элементов.

Живые организмы и надорганизменные системы активно участвуют в формировании особенностей климата, типов почв, вариантов ландшафта, характера циркуляции вод и во многих других процессах, на первый взгляд не относящихся к категории биогенных. В конечном итоге многообразные формы жизни в их глобальной взаимосвязи определяют уникальные свойства биосферы как самоподдерживающейся системы, гомеостаз которой запрограммирован на всех уровнях организации живой материи. Теснейшая функциональная связь биологических систем разных уровней превращает дискретные формы жизни в интегрированную глобальную систему — *биосферу* (И.А. Шилов, 1988; В.Е. Соколов, И.А. Шилов, 1989).

Биосфера, по В.И. Вернадскому, как целостная система обладает определенной организованностью, механизмами самоподдержания (гомеостазирования). Это выражается в регуляции постоянства газового состава атмосферы (а через озоновый экран — и физических условий на поверхности Земли), устойчивого состава и концентрации солей Мирового океана, несмотря на постоянный приток их с суши и т. д.

Основа таких механизмов заложена в процессах биологической природы: фотосинтез, дыхание, регуляция водного и солевого обмена организмов и др. «Живое вещество, — писал В.И. Вернадский в «Очерках геохимии», — ... становится регулятором действенной энергии биосферы... Весь поверхностный слой планеты становится таким образом через посредство живого вещества полем проявления кинетической и химической энергии». В обобщающем виде В.И. Вернадский говорил о биосфере, как «...сложном, но вполне упорядоченном механизме».

В современном выражении это можно трактовать как представление о гомеостатических реакциях на уровне биосферы. Прав А.В. Лапо (1987), выражая идеи В.И. Вернадского следующим образом: «На языке современной науки биосферу называют саморегулируемой кибернетической системой, обладающей свойством гомеостаза».

Механизмы гомеостазирования остались вне интересов В.И. Вернадского. В своей геохимической концепции для него было важно отметить роль совокупности живых организмов как целого (отсюда термин «живое вещество»), преобразования их химического состава и связанные с этим перемещения молекул в глобальном круговороте, затрат энергии на жизненные процессы и т. д. Однако, когда речь идет о механизмах биологической регуляции в биосфере, обобщенное понятие живого вещества становится уже недостаточным. Регуляторная

функция чувствительна к конкретным формам живых организмов и механизмов их взаимодействия. При решающей роли биологических процессов в биосфере и механизмы поддержания целостности ее представляют собой явление, в первую очередь биологическое. В наиболее общей форме можно считать, что эти механизмы основываются на таких фундаментальных свойствах жизни, как ее разнокачественность (разнообразие) и системность. Именно на этих свойствах основывается и глобальная функция жизни в биосфере — поддержание биогенного круговорота веществ.

Разнокачественность форм жизни и биогенный круговорот. Специфическое свойство жизни — *обмен веществ со средой*. Любой организм должен получать из внешней среды определенные вещества как источники энергии и материал для построения собственного тела. Продукты метаболизма, уже непригодные для дальнейшего использования, выводятся наружу. Таким образом, каждый организм или множество одинаковых организмов (популяция, вид) в процессе своей жизнедеятельности *ухудшают* условия своего обитания. Возможность обратного процесса — поддержания жизненных условий или даже их улучшения, — о чем говорилось выше, определяется тем, что биосферу населяют *разные* организмы (виды) с разным типом обмена веществ.

Физиологическая разнокачественность живых организмов представляет собой фундаментальное условие устойчивого существования жизни как планетарного явления. Теоретически можно представить возникновение жизни в одной форме, но в этом случае запрограммирована конечность жизни как явления: видоспецифичность обмена веществ неизбежно ведет к исчерпанию ресурсов и «загрязнению» среды продуктами жизнедеятельности, которые невозможно использовать вторично.

Устойчивое существование жизни возможно лишь при многообразии, разнокачественности ее форм, специфика обмена которых обеспечивает последовательное использование выделяемых в среду продуктов метаболизма, формирующее генеральный биогенный круговорот веществ. Это отмечал еще В.И. Вернадский: «Геохимика может интересовать только проблема создания комплекса жизни в биосфере, т. е. создание биосферы» (В.И. Вернадский, 1967).

В простейшем виде такой комплементарный набор качественных форм жизни представлен *продуцентами, консументами и редуцентами*, совместная деятельность которых обеспечивает извлечение определенных веществ из внешней среды, их трансформацию на разных уровнях трофических цепей и минерализацию органического вещества до составляющих, доступных для очередного включения в круговорот¹.

¹ Основные элементы, мигрирующие по цепям биологического круговорота, — углерод, водород, кислород, азот, калий, кальций, кремний, фосфор и др.

Продуценты¹ — это живые организмы, которые способны синтезировать органическое вещество из неорганических составляющих с использованием внешних источников энергии. (Отметим, что получение энергии извне — общее условие жизнедеятельности всех организмов; по энергии все биологические системы — открытые) Их называют также *автотрофами*, поскольку они сами снабжают себя органическим веществом. В природных сообществах продуценты выполняют функцию производителей органического вещества, накапливаемого в тканях этих организмов. Органическое вещество служит и источником энергии для процессов жизнедеятельности; внешняя энергия используется лишь для первичного синтеза.

Все продуценты по характеру источника энергии для синтеза органических веществ подразделяются на *фотоавтотрофов* и *хемоавтотрофов*. Первые используют для синтеза энергию солнечного излучения в части спектра с длиной волны 380—710 нм. Это главным образом зеленые (хлорофиллоносные) растения, но к фотосинтезу способны и представители некоторых других царств органического мира. Среди них особое значение имеют цианобактерии (синезеленые «водоросли»), которые, по-видимому, были первыми фотосинтетиками в эволюции жизни на Земле. Способны к фотосинтезу также многие бактерии, которые, правда, используют особый пигмент — бактериохлорин — и не выделяют при фотосинтезе кислород. Основные исходные вещества, используемые для фотосинтеза, — диоксид углерода и вода (основа для синтеза углеводов), а также азот, фосфор, калий и другие элементы минерального питания.

Создавая органические вещества на основе фотосинтеза, фотоавтотрофы, таким образом, связывают использованную солнечную энергию, как бы запасая ее. Последующее разрушение химических связей ведет к высвобождению такой «запасенной» энергии. Это относится не только к использованию органического топлива; «запасенная» в тканях растений энергия передается в виде пищи по трофическим цепям и служит основой потоков энергии, сопровождающих биогенный круговорот веществ.

Хемоавтотрофы в процессах синтеза органического вещества используют энергию химических связей. К этой группе относятся только прокариоты: бактерии, архебактерии и отчасти синезеленые. Химическая энергия высвобождается в процессах окисления минеральных веществ. Экзотермические окислительные процессы используются нитрифицирующими бактериями (окисляют аммиак до нитритов, а затем до нитратов), железобактериями (окисление закисного железа до окисного), серобактериями (сероводород до сульфатов). Как субстрат для окисления используется также метан, СО и некоторые другие вещества.

¹ От лат. *producentis* — производящий.

При всем многообразии конкретных форм продуцентов-автотрофов их общая биосферная функция одинакова и заключается в вовлечении элементов неживой природы в состав тканей организмов и таким образом в общий биологический круговорот. Суммарная масса автотрофов-продуцентов составляет более 95 % массы всех живых организмов в биосфере.

Консументы. Живые существа, не способные строить свое тело на базе использования неорганических веществ, требующие поступления органического вещества извне, в составе пищи, относятся к группе *гетеротрофных* организмов, живущих за счет продуктов, синтезированных фото- или хемосинтетиками. Пища, извлекаемая тем или иным способом из внешней среды, используется гетеротрофами на построение собственного тела и как источник энергии для различных форм жизнедеятельности. Таким образом, гетеротрофы используют энергию, запасенную автотрофами в виде химических связей синтезированных ими органических веществ. В потоке веществ по ходу круговорота они занимают уровень потребителей¹, облигатно связанных с автотрофными организмами (консументы I порядка) или с другими гетеротрофами, которыми они питаются (консументы II порядка; рис. 2.1).

К консументам относится огромное количество живых организмов из разных таксонов. Их нет лишь среди цианобактерий и водорослей. Из высших растений к консументам относятся бесхлорофильные формы, паразитирующие на других растениях; частично положение консументов занимают и растения со смешанным питанием (например, насекомоядные типа росянки). Все животные — консументы, и их роль в поддержании устойчивого биогенного круговорота очень велика.

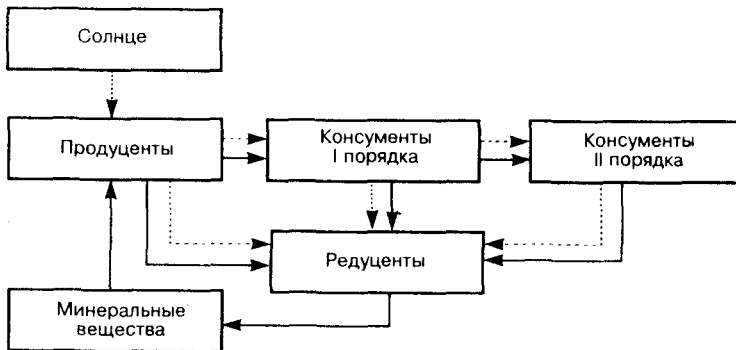


Рис. 2.1. Упрощенная схема переноса вещества (сплошная линия) и энергии (пунктирная линия) в процессе биологического круговорота (по В.Е. Соколову, И.А. Шилову, 1989)

¹ Консумент и означает потребитель (от лат. *consumo* — потреблять, съедать).

Общее значение консументов в круговороте веществ своеобразно и неоднозначно. Они не обязательны в прямом процессе круговорота: искусственные замкнутые модельные системы, составленные из зеленых растений и почвенных микроорганизмов, при наличии влаги и минеральных солей могут существовать неопределенно долгое время за счет фотосинтеза, деструкции растительных остатков и вовлечения высвобожденных элементов в новый круговорот. Но это возможно лишь в стабильных лабораторных условиях. В природной обстановке возрастает вероятность гибели таких простых систем от многих причин. «Гарантами» устойчивости круговорота и оказываются в первую очередь консументы.

В процессе собственного метаболизма гетеротрофы разлагают полученные в составе пищи органические вещества и на этой основе строят вещества собственного тела. Трансформация первично продуцированных автотрофами веществ в организмах консументов ведет к увеличению разнообразия живого вещества. Разнообразие же — необходимое условие устойчивости любой кибернетической системы на фоне внешних и внутренних возмущений (принцип Эшби). Живые системы — от организма до биосферы в целом — функционируют по кибернетическому принципу обратных связей. В дальнейшем тексте мы не раз встретимся с важностью различных форм биологического разнообразия (биологической разнокачественности) для устойчивого функционирования экосистем¹.

Животные, составляющие основную часть организмов-консументов, отличаются подвижностью, способностью к активному перемещению в пространстве. Этим они эффективно участвуют в миграции живого вещества, дисперсии его по поверхности планеты, что, с одной стороны, стимулирует пространственное расселение жизни, а с другой — служит своеобразным «гарантийным механизмом» на случай уничтожения жизни в каком-либо месте в силу тех или иных причин.

Примером такой «пространственной гарантии» может служить широко известная катастрофа на о. Кракатау: в результате извержения вулкана в 1883 г. жизнь на острове была полностью уничтожена, но в течение всего 50 лет восстановилась — было зарегистрировано порядка 1200 видов. Заселение шло главным образом за счет не затронутых извержением Явы, Суматры и соседних островов, откуда разными путями растения и животные вновь заселили покрытый пеплом и застывшими потоками лавы остров. При этом первыми (уже через 3 года) на вулканическом туфе и пепле появились пленки цианобактерий. Процесс становления устойчивых сообществ на острове продолжается; лесные ценозы еще находятся на ранних стадиях сукцессии и сильно упрощены по структуре.

¹ Заметим, что и разделение живых организмов на продуцентов, консументов и редуцентов — первый уровень биологической разнокачественности.

Наконец, чрезвычайно важна роль консументов, в первую очередь животных, как регуляторов интенсивности потоков вещества и энергии по трофическим цепям. Способность к активной авторегуляции биомассы и темпов ее изменения на уровне экосистем и популяций отдельных видов в конечном итоге реализуется в виде поддержания соответствия темпов создания и разрушения органического вещества в глобальных системах круговорота. Участвуют в такой регуляторной системе не только консументы, но последние (особенно животные) отличаются наиболее активной и быстрой реакцией на любые возмущения баланса биомассы смежных трофических уровней. Подробнее регуляторные механизмы в популяциях и экосистемах будут рассмотрены ниже.

В принципе система регулирования потоков вещества в биогенном круговороте, основанная на комплементарности составляющих эту систему экологических категорий живых организмов, работает по принципу безотходного производства. Однако в идеале этот принцип соблюден быть не может в силу большой сложности взаимодействующих процессов и влияющих на них факторов. Результатом нарушения полноты круговорота явились отложения нефти, каменного угля, торфа, сапропелей. Все эти вещества несут в себе энергию, первоначально запасенную в процессе фотосинтеза. Использование их человеком — как бы «отставленное во времени» завершение циклов биологического круговорота.

Редуценты.¹ К этой экологической категории относятся организмы-гетеротрофы, которые, используя в качестве пищи мертвое органическое вещество (трупы, фекалии, растительный опад и пр.), в процессе метаболизма разлагают его до неорганических составляющих.

Частично минерализация органических веществ идет у всех живых организмов. Так, в процессе дыхания выделяется CO_2 , из организма выводятся вода, минеральные соли, аммиак и т. д. Истинными редуцентами, завершающими цикл разрушения органических веществ, следует поэтому считать лишь такие организмы, которые выделяют во внешнюю среду только неорганические вещества, готовые к вовлечению в новый цикл.

В категорию редуцентов входят многие виды бактерий и грибов. По характеру метаболизма это организмы-восстановители. Так, денитрифицирующие бактерии восстанавливают азот до элементарного состояния, сульфатредуцирующие бактерии — серу до сероводорода. Конечные продукты разложения органических веществ — диоксид углерода, вода, аммиак, минеральные соли. В анаэробных условиях разложение идет дальше — до водорода; образуются также углеводороды.

¹ От лат. *reducens* — возвращающий, восстанавливающий.

Полный цикл редукции органического вещества более сложен и вовлекает большее число участников. Он состоит из ряда последовательных звеньев, в черед которых разные организмы-разрушители поэтапно превращают органические вещества сначала в более простые формы и только после этого в неорганические составляющие действующим бактерий и грибов.

В наземной среде основная часть процесса деструкции органических веществ идет в почве — еще один пример целостности биосферных процессов и функциональной связи разных сфер обитания жизни. Первичные стадии разложения проходят с участием животных, которые измельчают ткани пищевых объектов, в процессе пищеварения разлагают сложные молекулы белков, углеводов и других веществ на более простые, легко доступные для окончательной деструкции с помощью бактерий и грибов. Биомасса наиболее активных животных — участников разложения органики — достигает больших величин (табл. 2.1).

Таблица 2.1. Численность наиболее обычных почвенных животных (экз/м²) (По П. Дювиньо, М. Танг, 1968)

Биотоп	Насекомые и их личинки	Дождевые черви	Энхитреиды	Ногохвостки	Клещи	Нематоды, млн.
Леса	3000	78	3 500	40 000	80 000	6
Луга	4 500	97	10 500	20 000	40 000	5
Посевы	1000	41	2 000	10 000	10 000	1,5

Количество бактерий, грибов, актиномицетов и простейших, с помощью которых постепенно завершается минерализация органического вещества, также крайне велико (табл. 2.2).

Таблица 2.2. Численность микроорганизмов, млн/г сухой почвы (по И.М. Культясову, 1982)

Организмы	Весна	Лето		Осень	Зима
		<i>Кленовый лес</i>			
Бактерии	58,40	40,50		23,50	55,10
Актиномицеты	4,80	2,80		2,20	2,70
Грибы	0,45	0,28		0,25	0,43
		<i>Дубовый лес</i>			
Бактерии	27,40	13,20		13,40	40,10
Актиномицеты	3,80	2,30		1,60	1,20
Грибы	0,43	0,29		0,49	0,65

Активная деятельность организмов-разрушителей приводит к тому, что годичный опад органических веществ полностью разлагается в тропических дождевых лесах в течение 1—2 лет, в лиственных лесах умеренной зоны — за 2—4 года, в хвойных лесах — за 4—5 лет. В тундре процесс разложения может длиться десятки лет. Интенсивность

минерализации во многом зависит от температуры, влажности и других факторов.

Уровни организации живой материи. Совместная деятельность продуцентов, консументов и редуцентов определяет непрерывное поддержание глобального биологического круговорота веществ в биосфере Земли. Этот процесс поддерживается закономерными взаимоотношениями составляющих биосферу пространственно-функциональных частей и обеспечивается особой системой связей, выступающих как механизм гомеостазирования биосферы — поддержания ее устойчивого функционирования на фоне изменчивых внешних и внутренних факторов. Поэтому биосферу можно рассматривать как глобальную экологическую систему, обеспечивающую устойчивое поддержание жизни в ее планетарном проявлении.

Любая биологическая (в том числе и экологическая) система характеризуется специфической функцией, упорядоченными взаимоотношениями составляющих систему частей (субсистем) и основывающимися на этих взаимодействиях регуляторными механизмами, определяющими целостность и устойчивость системы на фоне колеблющихся внешних условий. Из сказанного выше ясно, что биосфера в ее структуре и функции соответствует понятию *биологической (экологической) системы*.

На уровне биосферы как целого осуществляется всеобщая функциональная связь живого вещества с неживой природой. Ее структурно-функциональными составляющими (подсистемами), на уровне которых осуществляются конкретные циклы биологического круговорота, являются биогеоценозы (экосистемы).

Биогеоценоз (биоценоз). Это сообщество разных видов микроорганизмов, растений и животных, заселяющее определенные места обитания и устойчиво поддерживающее биогенный круговорот веществ. Поддержание круговорота в конкретных географических условиях — основная функция биогеоценоза. Она основана на пищевых взаимоотношениях видов, формирующих упорядоченную трофическую структуру биогеоценоза. В состав биогеоценоза с необходимостью входят представители трех принципиальных эколого-функциональных групп живых организмов — продуцентов, консументов и редуцентов.

В конкретных биоценозах эти три группы организмов представлены популяциями многих видов, состав которых специфичен для каждого конкретного сообщества. Функционально же все виды образуют несколько трофических уровней: продуцентов, консументов I порядка, консументов II порядка, ..., редуцентов. Взаимоотношения между видами разных уровней образуют систему трофических цепей, лежащую в основе общей трофической структуры биоценоза.

Обмен веществ строго видоспецифичен. Поэтому разнообразие видов в составе каждого трофического уровня, а следовательно, и в

составе экосистемы в целом имеет большое биологическое значение. Во-первых, этим обеспечивается максимальная эффективность использования источников и форм энергии для синтеза первичной продукции и трансформации вещества на разных этапах биогенного круговорота, вплоть до полной минерализации и повторного вовлечения в цикл (рис. 2.1). Во-вторых, многообразие однозначных по функции в биогеоценозе видов выступает как мощный механизм устойчивости потоков вещества и энергии по пищевым цепям: в случае выпадения отдельных видов их место в преобразовании вещества и энергии может быть замещено «аналогами» из того же трофического уровня (рис. 2.2).

Таким образом, на уровне биогеоценозов биологическое разнообразие реализуется через расширение набора видов, что ведет к повышению устойчивости и эффективности функционирования биоценологических систем. Значение биоразнообразия настолько велико, что проблема обсуждается уже на международном уровне в виде обширной программы, курируемой Международным союзом биологических наук (IUBS).

Обладая специфической функцией, структурой и комплексом механизмов адаптации (гомеостазирования), биогеоценоз, будучи составной частью (субсистемой) в составе биосферы, в то же время представляет собой самостоятельную экологическую систему более низкого уровня. Иными словами, биогеоценоз есть система взаимодействующих популяций многих видов продуцентов, консументов и редуцентов (*биоценоз*), функционирующая в определенной среде (*биотоп*) и устойчиво осуществляющая биогенный круговорот веществ (рис. 2.3).

Форма существования жизни — *вид*. С позиций геохимической роли вида его наиболее существенным свойством является специфичность обмена веществ с внешней средой. Устойчивое участие видов в биогенном круговороте веществ в составе биогеоценозов осуществляется на уровне *популяций*.

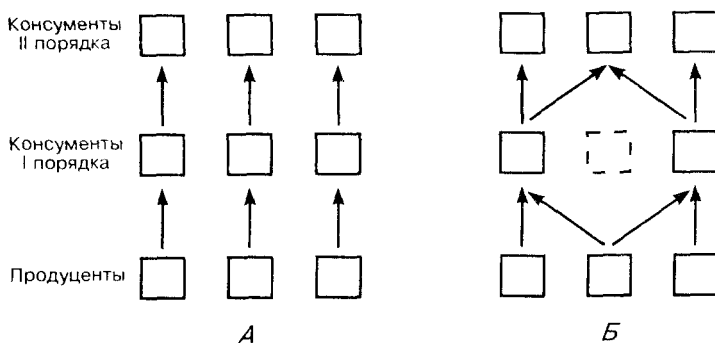


Рис. 2.2. Функциональное замещение видов в составе биогеоценоза. А — исходная структура трофических цепей; Б — структура после выпадения одного из видов

Популяции. Это естественные группировки особей одного вида, заселяющих общие места обитания и связанных общностью генофонда и закономерными функциональными взаимодействиями. В современной экологии популяцию рассматривают как биологическую систему надорганизменного уровня (рис. 2.3), характеризующуюся специфическими функциями и структурой (В.Н. Беклемишев, 1960; Н.П. Наумов, 1963; С.С. Шварц, 1964, 1980; И.А. Шилов, 1977, 1985; Т.А. Работнов, 1978, и др.).

Функция популяции как системы неоднозначна. С одной стороны, популяция есть форма существования вида в конкретных условиях. В этом плане основная ее функция — сохранение (выживание) и воспроизведение вида в данных условиях. Эта функция обеспечивается общей направленностью индивидуальных адаптаций составляющих популяцию особей (отсюда общность их морфобиологического типа) и формированием закономерных взаимоотношений, на основе которых поддерживается и регулируется размножение. В результате при непрерывной смене составляющих ее индивидов популяция как целостная структурная единица практически бессмертна.

С другой стороны, популяция каждого вида входит в состав биогеоценоза как одна из его функциональных единиц (субсистем). Биоценотическая функция популяции — участие в биологическом круговороте — определяется видоспецифическим типом обмена веществ. Популяция представляет собой вид в составе экосистемы; все межвидовые взаимоотношения в биогеоценозах осуществляются на популяционном уровне. Устойчивая реализация биогеоценотической функции определяется специфическими механизмами популяционной авторегуляции, эффект которых выражается в самоподдержании популяции как системы в условиях сложной и изменчивой среды.

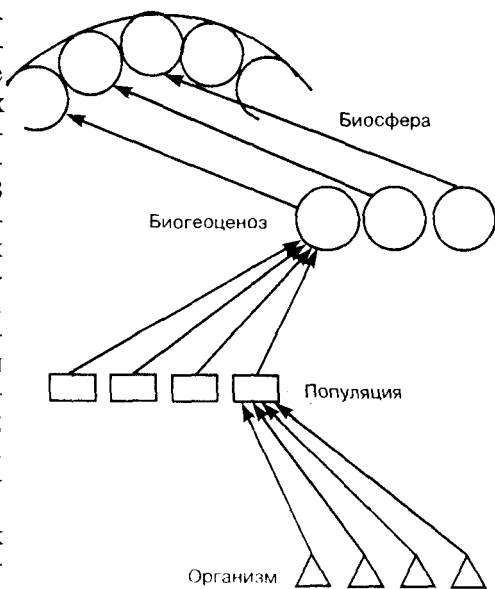


Рис. 2.3. Соотношение биологических систем разного уровня в составе биосферы (по В.Е. Соколову, И.А. Шилову, 1989)

На уровне организма осуществляется обмен веществ с окружающей средой, на уровне популяции обеспечивается устойчивое воспроизведение вида и его участие в биогенном круговороте, на уровне биогеоценоза поддерживается устойчивый круговорот веществ, на уровне биосферы — глобальный круговорот

Таким образом, популяции обладают всеми качествами самостоятельных биологических систем. У большинства видов они пространственно структурированы, что определяет эффективное использование ресурсов среды и обеспечивает бесперебойные внутривидовые взаимоотношения, составляющие сущность функционирования популяции как целого.

Особи в популяции при всем сходстве (видовой морфофизиологический тип) неравноценны по участию в общепопуляционных функциях; возможности проявления свойственных виду форм жизнедеятельности у особей в составе популяции в известной мере ограничены системой внутривидовых отношений. Иными словами, популяция структурирована не только пространственно, но и функционально. Особи в популяциях постоянно обмениваются информацией¹, что представляет собой специфический механизм взаимодействия живых организмов. Популяциям свойственны авторегуляторные механизмы, функционирующие на базе генетической, а у высших животных — и поведенческой разнокачественности составляющих их особей.

Отличительная особенность популяционных систем состоит в том, что все формы взаимодействия со средой и осуществления общепопуляционных функций опосредуются через физиологические реакции отдельных особей. Это возможно лишь при закономерных формах интеграции деятельности отдельных организмов: физиологические реакции осуществляются отдельными индивидами, однако направленность их такова, что конечный эффект реализуется на уровне популяции как целого; при этом он может быть инадаптивным для отдельных особей. Иными словами, физиология отдельных организмов в составе популяции как бы решает двойную задачу: физиологические процессы обеспечивают, с одной стороны, жизнь и адаптацию самой особи, а с другой — устойчивое поддержание функций целостной популяции.

Итак, структурированность, интегрированность составных частей (целостность), авторегуляция и способность к адаптивным реакциям — основные черты, свойственные популяции как биологической системе надорганизменного уровня.

Организм. Отдельный организм (*особь*) входит в состав популяции как структурно-функциональная подсистема, занимающая определенное положение в популяционных взаимосвязях и выполняющая соответствующие этому положению функции в общепопуляционных процессах. Только организм представляет собой конкретную единицу обмена веществ, и в этой функции он выступает как самостоятельная

¹ Это относится не только к животным, как может показаться: «пассивная» информация через выделяемые в среду метаболиты столь же характерна для растений и микроорганизмов.

биологическая система, находящаяся в тесных взаимосвязях с внешними условиями и с более крупными биологическими системами.

Строго говоря, именно организм и был первым биологическим объектом, который рассматривался и как система функционально интегрированных морфологически обособленных частей. Эта мысль высказывалась известным физиологом Клодом Бернаром еще в конце XIX в. К. Бернар считал стабильность физико-химических условий во внутренней среде основой свободы и независимости живых организмов в изменчивых условиях среды.

Не менее известный ученый У. Кеннон в 1929 г. ввел термин *гомеостаз* (от греч. *homoios* — одинаковый), означающий способность организма как целого поддерживать постоянство внутренней среды. Позднее идея целостного организма эффективно разработана акад. П.К. Анохиным в его концепции функциональных физиологических систем (1949).

Функция обмена веществ в организме определяется согласованной деятельностью различных систем органов; регуляция метаболических процессов лежит в основе адаптации жизнедеятельности организма к изменчивым условиям среды. Устойчивость обменной функции в глобальном масштабе определена способностью живых организмов к самовоспроизведению — уникальной функцией живого вещества.

Организм как среда жизни. В комплексе физиологических процессов на уровне организма можно выделить два типа реакций, различающихся функционально. Первая группа — это *физиологические процессы*, составляющие сущность жизни: переваривание и усвоение пищи, клеточный метаболизм, дыхание, водно-солевой обмен и т. д. Эти процессы в сумме обеспечивают *жизнь* организма, а в глобальном масштабе — функционирование соответствующего видовой специфике обмена звена в трофических цепях биогенного круговорота.

Но в реальных природных условиях осуществление этих фундаментальных функций организма осложнено многоплановой и весьма динамичной по различным направлениям средой. Вторая группа физиологических процессов как раз и направлена на *выживание* организма в сложных условиях среды. Это механизмы адаптации к действию факторов, влияющих на протекание жизненно важных процессов, направленные на обеспечение бесперебойного осуществления фундаментальных физиологических функций в сложной и изменчивой среде. Их интегрированный результат выражен в поддержании гомеостаза организма, т. е. в создании относительного постоянства условий его внутренней среды.

Гомеостазированность организма создает предпосылки для использования его другими живыми существами в качестве среды постоянного или временного обитания. Таким образом, живое вещество как бы создает для себя в биосфере еще одну, биотическую, среду обитания.

Группа живых организмов, наиболее полно освоивших возможности обитания в других организмах, — *вирусы*. Крайняя простота их устройства — явно вторичное явление, возникшее на базе освоения особой, внутриклеточной, среды в организмах других таксонов. Свидетельство этому — высокая степень сложности и разнообразия генетической системы вирусов. Упрощение строения, ставшее возможным благодаря облигатной связи вирусов с хозяевами, обеспечивающими стабильные условия жизни, затронуло даже фундаментальные свойства, присущие подавляющему большинству форм жизни: вирусы не обладают раздражимостью и лишены собственного аппарата синтеза белка. Они не способны к самостоятельному существованию, и их связь с клеткой — это не только пространственная, но и жесткая функциональная связь, в которой клетка и вирус представляют некое единство.

Широко используют благоприятные условия внутренней среды организма различные *паразиты* из разных таксонов. Помимо паразитов благоприятные условия для жизни в организмах других видов находят различные *симбионты*. Взаимоотношения с хозяином в этом случае не столь однозначны: сожители могут быть нейтральны для хозяина, частично использовать его пищевые ресурсы или же, наоборот, снабжать организм хозяина продуктами питания. Во всех случаях формируются определенные взаимоотношения, в которых просматривается проявление специфических коадаптаций.

Возможность использования живого организма в качестве среды обитания других живых существ как бы замыкает круг всеобщей взаимосвязи на уровне биосферы как целого: выступая как первое звено в циркуляции вещества в биологических системах разного уровня, организм в то же время функционирует как специфическая среда, в которой в свою очередь формируются и функционируют достаточно богатые сообщества живых организмов.

Глава 3

БИОГЕОХИМИЧЕСКИЕ ЦИКЛЫ

Академик В.И. Вернадский первым постулировал тезис о важнейшей роли живых организмов («живого вещества») в формировании и поддержании основных физико-химических свойств оболочек Земли. В его концепции биосфера рассматривается не просто как пространство, занятое жизнью, а как целостная функциональная система, на уровне которой реализуется неразрывная связь геологических и биологических процессов. Основные свойства жизни, обеспечивающие эту связь, — высокая химическая активность живых организмов, их подвижность и способность к самовоспроизведению и эволюции. В поддержании жизни как планетарного явления важнейшее значение

имеет разнообразие ее форм, отличающихся набором потребляемых веществ и выделяемых в окружающую среду продуктов жизнедеятельности. Биологическое разнообразие — основа формирования устойчивых биогеохимических циклов вещества и энергии в биосфере Земли.

3.1. БИОГЕННЫЙ КРУГОВОРОТ

Совместная деятельность различных живых организмов определяет закономерный круговорот отдельных элементов и химических соединений, включающий введение их в состав живых клеток, преобразования химических веществ в процессах метаболизма, выведение в окружающую среду и деструкцию органических веществ, в результате которой высвобождаются минеральные вещества, вновь включающиеся в биологические циклы. Процессы круговорота происходят в конкретных экосистемах, но в полном виде биогеохимические циклы реализуются лишь на уровне биосферы в целом. Ниже рассматриваются наиболее значимые элементы круговорота веществ.

Круговорот углерода. Углерод существует в природе во многих формах, в том числе в составе органических соединений. Неорганическое вещество, лежащее в основе биогенного круговорота этого элемента, — *диоксид углерода* (или углекислый газ, CO_2). В природе CO_2 входит в состав атмосферы, а также находится в растворенном состоянии в гидросфере. Включение углерода в состав органических веществ происходит в процессе фотосинтеза, в результате которого на основе CO_2 и H_2O образуются сахара. В дальнейшем другие процессы биосинтеза преобразуют эти углеводы в более сложные (крахмал, гликоген), а также в протеиды, липиды и др. Все эти соединения не только формируют ткани фотосинтезирующих организмов, но и служат источником органических веществ для животных и незеленых растений.

В процессе дыхания все организмы окисляют сложные органические вещества; конечный продукт этого процесса, CO_2 , выводится во внешнюю среду, где вновь может вовлекаться в процесс фотосинтеза.

Углеродсодержащие органические соединения тканей живых организмов после их смерти подвергаются биологическому разложению организмами-редуцентами, в результате чего углерод в форме углекислоты вновь поступает в круговорот. Этот процесс составляет сущность так называемого *почвенного дыхания*.

При определенных условиях в почве разложение накапливающихся мертвых остатков идет замедленным темпом — через образование сапрофагами (животными и микроорганизмами) гумуса, минерализация которого воздействием грибов и бактерий может идти с различной, в том числе и с низкой, скоростью. В некоторых случаях цепь разложения органического вещества бывает неполной. В частности, деятельность сапрофагов может подавляться недостатком кислорода или повышенной кислотностью. В этом случае органические остатки

накапливаются в виде торфа; углерод не высвобождается и круговорот приостанавливается. Аналогичные ситуации возникали и в прошлые геологические эпохи, о чем свидетельствуют отложения каменного угля и нефти.

В гидросфере приостановка круговорота углерода связана с включением CO_2 в состав CaCO_3 в виде известняков, мела, кораллов. В этом случае углерод выключается из круговорота на целые геологические эпохи. Лишь поднятие органогенных пород над уровнем моря приводит к возобновлению круговорота через выщелачивание известняков атмосферными осадками, а также биогенным путем — действием лишайников, корней растений.

Круговорот азота. Главный источник азота органических соединений — *молекулярный азот в составе атмосферы*. Переход его в доступные живым организмам соединения может осуществляться разными путями. Так, электрические разряды при грозах синтезируют из азота и кислорода воздуха оксиды азота, которые с дождевыми водами попадают в почву в форме селитры или азотной кислоты. Имеет место и фотохимическая фиксация азота.

Более важной формой усвоения азота является деятельность азотфиксирующих микроорганизмов, синтезирующих сложные протеиды. Отмирая, они обогащают почву органическим азотом, который быстро минерализуется. Таким путем в почву ежегодно поступает около 25 кг азота на 1 га (для сравнения — путем фиксации азота разрядами молний — 4—10 кг/га).

Наиболее эффективная фиксация азота осуществляется бактериями, формирующими симбиотические связи с бобовыми растениями. Образующий ими органический азот диффундирует в ризосферу, а также включается в наземные органы растения-хозяина. Таким путем в наземных и подземных органах растений (например, клевера или люцерны) на 1 га накапливается за год 150—400 кг азота.

Существуют азотфиксирующие микроорганизмы, образующие симбиоз и с другими растениями. В водной среде и на очень влажной почве непосредственную фиксацию атмосферного азота осуществляют цианобактерии (способные также к фотосинтезу). Во всех этих случаях азот попадает в растения в форме нитратов. Эти соединения через корни и проводящие пути доставляются в листья, где используются для синтеза протеинов; последние служат основой азотного питания животных.

Экскреты и мертвые организмы составляют базу цепей питания организмов-сапрофагов, разлагающих органические соединения с постепенным превращением органических азотсодержащих веществ в неорганические. Конечным звеном этой редуцирующей цепи оказываются аммонифицирующие организмы, образующие аммиак NH_3 , который затем может войти в цикл нитрификации: *Nitrosomonas* окисляют

его в нитриты, а *Nitrobacter* окисляют нитриты в нитраты. Таким образом цикл азота может быть продолжен.

В то же время происходит постоянное возвращение азота в атмосферу действием бактерий-денитрификаторов, которые разлагают нитраты до N_2 . Эти бактерии активны в почвах, богатых азотом и углеродом. Благодаря их деятельности ежегодно с 1 га почвы улетучивается до 50—60 кг азота.

Азот может выключаться из круговорота путем аккумуляции в глубоководных осадках океана. В известной мере это компенсируется выделением молекулярного N_2 в составе вулканических газов.

Круговорот воды. *Вода* — необходимое вещество в составе любых живых организмов. Основная масса воды на планете сосредоточена в гидросфере. Испарение с поверхности водоемов представляет источник атмосферной влаги; конденсация ее вызывает осадки, с которыми в конце концов вода возвращается в океан. Этот процесс составляет *большой круговорот воды* на поверхности Земного шара.

В пределах отдельных экосистем осуществляются процессы, усложняющие большой круговорот и обеспечивающие его биологически важную часть. В процессе *перехвата* растительность способствует испарению в атмосферу части осадков раньше, чем они достигнут поверхности земли. Вода осадков, достигшая почвы, просачивается в нее и либо образует одну из форм почвенной влаги, либо присоединяется к поверхностному стоку; частично почвенная влага может по капиллярам подняться на поверхность и испариться. Из более глубоких слоев почвы влага всасывается корнями растений; часть ее достигает листьев и транспирируется в атмосферу.

Эвапотранспирация — это суммарная отдача воды из экосистемы в атмосферу. Она включает как физически испаряемую воду, так и влагу, транспирируемую растениями. Уровень транспирации различен для разных видов и в разных ландшафтно-климатических зонах.

Если количество воды, просочившейся в почву, превышает ее влагоемкость, она достигает уровня грунтовых вод и входит в их состав. Подземный сток связывает почвенную влагу с гидросферой.

Таким образом, для круговорота воды в пределах экосистем наиболее важны процессы перехвата, эвапотранспирации, инфильтрации и стока.

В целом круговорот воды характеризуется тем, что в отличие от углерода, азота и других элементов вода не накапливается и не связывается в живых организмах, а проходит через экосистемы почти без потерь; на формирование биомассы экосистемы используется лишь около 1 % воды, выпадающей с осадками.

Круговорот фосфора. В природе *фосфор* в больших количествах содержится в ряде горных пород. В процессе разрушения этих пород он попадает в наземные экосистемы или выщелачивается осадками и

в конце концов оказывается в гидросфере. В обоих случаях этот элемент вступает в пищевые цепи. В большинстве случаев организмы-редуценты минерализуют органические вещества, содержащие фосфор, в неорганические фосфаты, которые вновь могут быть использованы растениями и таким образом снова вовлекаются в круговорот.

В океане часть фосфатов с отмершими органическими остатками попадает в глубинные осадки и накапливается там, выключаясь из круговорота. Процесс естественного круговорота фосфора в современных условиях интенсифицируется применением в сельском хозяйстве фосфорных удобрений, источником которых служат залежи минеральных фосфатов. Это может быть поводом для тревоги, поскольку соли фосфора при таком использовании быстро выщелачиваются, а масштабы эксплуатации минеральных ресурсов все время растут, составляя в настоящее время около 2 млн. т/год.

Круговорот серы. Сера попадает в почву в результате естественного разложения некоторых горных пород (серный колчедан FeS_2 , медный колчедан CuFeS_2), а также как продукт разложения органических веществ (главным образом растительного происхождения). Через корневые системы сера поступает в растения, в организме которых синтезируются содержащие этот элемент аминокислоты цистин, цистеин, метионин. В организме животных сера содержится в очень малых количествах и попадает в них с кормом.

Сера из органических соединений попадает в почву благодаря разложению мертвых органических остатков микроорганизмами. В этом процессе органическая сера может быть восстановлена в H_2S и минеральную серу или же окислена в сульфаты, которые поглощаются корнями растений, т. е. вновь вступают в круговорот. В наше время в круговорот вовлекается и сера промышленного происхождения (дымы), переносимая с дождевой водой.

Круговорот биогенных катионов. В метаболических процессах живых организмов необходимое участие принимают различные катионы. Некоторые из них содержатся в довольно значительных количествах и соответственно относятся к категории *макроэлементов*. Таковы натрий, калий, кальций, магний. Другие содержатся в малых количествах (миллионные доли сухого вещества), но тем не менее жизненно необходимы. Это катионы железа, цинка, меди, марганца и др., относимые к *микроэлементам*.

Главным источником биогенных катионов на суше служит почва, в которую они поступают в процессах разрушения горных пород. Через корневую систему они попадают в растения, а в составе растительных тканей — в организмы растительноядных животных и высшие звенья пищевых цепей. Частично животные могут получать эти элементы и прямо из почвы (процесс солонцевания). Минерализация экскрементов и мертвых организмов возвращает биогенные элементы в почву и делает их доступными для включения в повторный круговорот.

Этот простой цикл нарушается выносом биогенных элементов с поверхностным стоком в реки и, наконец, в моря. Выщелачивание дождевыми водами приводит к деградации коллоидального абсорбирующего комплекса и к ослаблению корневых систем растений. Особенно заметно этот процесс проявляется во влажном климате; в умеренной зоне это приводит к оподзоливанию почв. В сельском хозяйстве вынос биогенных элементов при уборке урожая неизбежен; компенсация его внесением органических и минеральных удобрений решает проблему лишь частично.

3.2. БИОГЕОХИМИЧЕСКИЕ ФУНКЦИИ РАЗНЫХ ГРУПП ОРГАНИЗМОВ

Биологическая составляющая биогеохимических циклов отдельных элементов выражается вовлечением неорганических веществ в органический синтез, многократной трансформацией органических веществ в процессе метаболизма и разложением их до минеральных веществ по ходу цикла редукции. Вместе эти звенья составляют биологический круговорот веществ, структура которого рассмотрена в предыдущей главе. Основные трофические уровни, составляющие базу круговорота, представлены конкретными видами продуцентов, консументов и редуцентов, различающимися между собой по типу метаболизма и соответственно, по конкретной функции, выполняемой на данном трофическом уровне.

Пищевая специализация в наиболее общей форме выражена в подразделении всех живых организмов на автотрофов и гетеротрофов. Первые в циклах биогенного круговорота составляют уровень продуцентов, вторые — консументов и редуцентов. *Автотрофы*, используя энергию солнечной радиации (фотосинтезики) или химических связей (хемосинтезики), из углекислого газа, воды и минеральных элементов синтезируют основные классы органического вещества: углеводы, жиры (липиды), белки, нуклеиновые кислоты и др. Значение этих веществ для жизни организмов неодинаково.

Углеводы. Это вещества, представляющие собой соединения углерода, водорода и кислорода с принципиальной формулой $C_m(H_2O)_n$. К этому классу относятся сахара, подразделяющиеся на моно- ($C_6H_{12}O_6$) и дисахариды ($C_{12}H_{22}O_{11}$), а также полисахариды, в которых молекулы простых сахаров объединяются в сложные комплексы. Наиболее важны из полисахаридов — *крахмал* (характерен для растений), *гликоген* (характерен для животных) и *клетчатка* (целлюлоза), составляющая основу растительных клеток.

Важно отметить, что в составе клетчатки многочисленные молекулы глюкозы связаны иначе, чем в молекуле крахмала, и эти связи не разрушаются амилолитическими ферментами, гидролизующими крахмал. Поэтому подавляющее большинство растительных животных

может переваривать клетчатку только с помощью симбиотических бактерий, обладающих специфическими ферментами.

Основная функция углеводов в организме — обеспечение энергией различных процессов метаболизма. При окислении 1 г углеводов выделяется 17,6 кДж (4,2 ккал) энергии.

Липиды (жиры). Содержат те же элементы, что и углеводы, но в несколько ином соотношении. Молекула нейтрального жира состоит из одной молекулы трехатомного спирта глицерина и трех молекул жирных кислот. По своей функции жиры — наиболее распространенные энергетические резервные вещества. Их использование для получения энергии идет путем расщепления молекулы жира (триглицерида) на глицерин и жирные кислоты и последующего окисления последних. При этом на 1 г расщепленного жира высвобождается 38,9 кДж (9,3 ккал) энергии. Как энергетические резервы жировые запасы широко встречаются и в растительном, и в животном мире.

Белки. Это вещества со сложно структурированной молекулой, содержащей большое число атомов углерода, водорода, кислорода и азота с включением ряда других элементов (сера, фосфор и др.)

Структурные единицы белковой молекулы — *аминокислоты*. В процессе метаболизма молекула белка гидролизуется до отдельных аминокислот, из которых может быть синтезирована новая белковая молекула. Такая трансформация белков в процессах метаболизма создает все множество конкретных форм белка, известных в органическом мире.

Основные функции белка: структурная (белки — основные структурные компоненты клеток всех живых организмов), метаболическая (ферменты), регуляторная (гормоны), транспортная (транспорт кислорода, гормонов, питательных веществ и т. п.), защитная (участие в иммунной системе). Реже белки собственного тела используются как источник энергии; при полном расщеплении 1 г белка выделяется 17,6 кДж (4,2 ккал) энергии.

Дальнейшие преобразования синтезированных продуцентами органических веществ происходят на уровне организмов-*гетеротрофов*, которые специализированы по использованию различного рода пищи. Среди гетеротрофов различают *фитофагов*, использующих растительную пищу и составляющих уровень консументов I порядка, и *зоофагов* (хищники, паразиты), питающихся животными и составляющих трофические уровни консументов II порядка и выше. Потребители мертвых организмов, формирующие циклы деструкции органического вещества, по пищевой специализации подразделяются на *некрофагов* (потребители трупов животных), *копрофагов* (потребители экскрементов), *сапрофагов* (потребители мертвых растительных остатков) и *детритофагов* (потребители полуразложившихся органических

веществ¹). На последних стадиях деструкционных циклов функционируют редуценты, минерализующие остатки органического вещества.

Живые организмы, которые сочетают свойства автотрофности с использованием в пищу готовых органических веществ, называют *миксотрофами*. Таковы, например, относительно немногочисленные хищные растения, а также растения, совмещающие фотосинтез с паразитическим питанием (например, омела).

В разных таксонах органического мира соотношение форм по их пищевой специализации может быть различным. Чрезвычайно разнообразны по этим показателям **прокариоты** (бактерии, архебактерии, цианобактерии). В составе этих таксонов, которым сейчас придается статус подцарств, в частности, представлены гидробионтные автотрофы-фотосинтетики. Они насчитывают относительно небольшое число видов, но представленных большой биомассой, которая обеспечивает высокий уровень первичной продукции. Показано, например, что в некоторых озерах фотосинтезирующими бактериями создается 3,4 валовой продукции.

Фотосинтез у прокариот протекает несколько иначе, чем у растений. Бактерии используют для этой функции пигмент бактериохлорин и не выделяют кислород в окружающую среду. Фотоавтотрофным архебактериям свойствен фотосинтез с помощью бактериородопсина, а цианобактерии помимо хлорофилла имеют еще дополнительные пигменты фикоцианин и фикоэритрин, которые расширяют спектральный состав доступного для фотосинтеза излучения.

Помимо фотосинтеза среди прокариот широко распространены различные формы *хемосинтеза*. Кроме этого среди бактерий имеются азотфиксирующие формы: это единственная группа живых организмов, способных усваивать азот из атмосферного воздуха и таким образом вовлекающих молекулярный азот в биологический цикл. С помощью бактерий и синезеленых в состав органического вещества переходит до 90 % всего включенного в биогенный цикл азота; остальные 10 % приходится на связывание азота действием молний. Таким образом, одна из важнейших функций прокариот в биосфере заключается в *вовлечении в круговорот элементов из косной (неживой) природы*.

Следующая важнейшая функция прокариот противоположна первой. Это *возвращение неорганических веществ в окружающую среду* путем разрушения (минерализации) органических соединений. Гетеротрофные бактерии функционируют не только в почве и воде, но и в кишечнике множества видов животных, интенсивно содействуя превращению сложных веществ (в первую очередь углеводов) в более простые.

¹ От греч. nekros — мертвый; kopros — помет; sapros — гнилой; detritis — истеревый

Чрезвычайно важна в общебиосферном масштабе *концентрационная функция* прокариот, в первую очередь бактерий. Известно, что микроорганизмы могут активно извлекать из окружающей среды определенные элементы даже при крайне низких их концентрациях. На этом основано использование бактерий для извлечения необходимых человеку элементов из руд даже с весьма низким содержанием в них этих веществ. Так, с помощью бактериального метода получают медь, цинк, уран. Показано, что в продуктах жизнедеятельности некоторых микроорганизмов содержание ряда элементов (железо, марганец, ванадий и др.) в сотни раз выше, чем в окружающей среде. Деятельность бактерий — один из важных факторов возникновения естественных месторождений этих элементов.

Свойства и функции прокариот настолько разнообразны, что в принципе возможно существование экосистем, составленных только ими. В геологической истории Земли огромный период продолжительностью около 2 млрд. лет жизнь была представлена исключительно прокариотами. В наши дни прокариоты (в первую очередь цианобактерии) представляют собой «пионерные отряды» жизни, заселяющие еще не освоенные ею места. Именно цианобактерии первыми заселили атолл Бикини после ядерного взрыва и о. Суррей, возникший в 1963 г. в результате извержения подводного вулкана южнее Исландии. Высокая устойчивость к внешним воздействиям (ряд видов прокариот выдерживают температуру выше 100°C, кислую среду с рН около 1, соленость до 20—30 % NaCl) превращает эту группу в представителей живого вещества в самых экстремальных условиях.

Царство Грибы. Среди эукариот это царство отличается относительнольным единообразием типа питания и места в глобальном круговороте веществ. Все грибы (как миксомицеты, так и высшие грибы) — гетеротрофы. По характеру питания большинство их — паразиты или сапрофаги, хотя есть и хищные грибы, улавливающие и употребляющие в пищу мелких почвенных беспозвоночных животных. Соответственно такому типу трофических отношений основная биосферная роль грибов — разложение мертвых органических веществ. Грибам принадлежит главное место в процессе возврата зольных элементов в биологический круговорот. Помимо органических веществ некоторые виды грибов способны разлагать и горные породы, что содействует вовлечению в круговорот ряда минеральных элементов.

Мицелий ряда видов грибов вступает в сложные симбиотические связи с корневой системой высших растений, образуя *микоризу*¹. На базе этих связей формируются особые трофические отношения, в процессе которых грибы, вероятно, разлагают некоторые недоступные растениям органические вещества почвы, способствуют усвоению

¹ От греч. *mykes* — гриб, *rhiza* — корень.

фосфатов, соединений азота, вырабатывают вещества типа активаторов роста. В свою очередь, они получают от растений некоторые вещества (прежде всего углеводы). Некоторые ученые считают микоризообразование случаем ограниченного паразитирования. Микоризные связи очень тесные: некоторые растения без микоризы ухудшают рост; известны виды (некоторые орхидные), семена которых не прорастают в отсутствие микоризы.

Царство Растения. Содержит большое количество современных автотрофов фотосинтетиков. Отсюда их ведущая роль в биосфере как в процессах первичной продукции, так и в высвобождении молекулярного кислорода. Если в водной среде водоросли делят эту функцию с цианобактериями (фотосинтезирующие бактерии кислород не выделяют), то в наземных экосистемах продукция кислорода осуществляется только растениями.

Помимо автотрофов среди высших растений известны гетеротрофы-паразиты и даже хищники; некоторые виды сочетают фотосинтез с гетеротрофным питанием, являясь таким образом миксотрофами.

Царство Животные. Как и грибы, животные — исключительно гетеротрофы. Их место в структуре биологического круговорота — консументы I порядка (фитофаги) и выше (хищники, паразиты, сверхпаразиты). Как уже говорилось, основные функции консументов — создание многообразия живого вещества, миграция его в пространстве биосферы и регуляция потоков вещества и энергии в системе круговорота. К этому можно добавить средообразующую деятельность животных: фильтрационная функция многих гидробионтов, значение видов-концентраторов в создании органогенных осадочных пород, роль роющих животных в изменении структуры почвы, участие их в первых этапах разложения почвенной органики. Создаваемая животными вторичная продукция — важная составляющая общего энерго- и массообмена в биосфере.

Рассмотренные данные приводят к интересным выводам: эволюция взаимоотношений различных форм живых организмов в масштабе всей биосферы шла как бы в два этапа. На первом из них (грубо говоря, на протяжении архейской эры — 3500—3200 млн. лет назад) разнообразие форм, создающее круговорот веществ, строилось на прокариотном типе организации. При этом в пределах каждого из подцарств формировались как автотрофы, так и гетеротрофы (в том числе и разрушители). С появлением эукариот эволюция пошла по линии относительной специализации крупных таксонов: растения выполняют почти исключительно роль продуцентов-фотосинтетиков, животные полностью обеспечивают уровни консументов, а грибы специализировались в первую очередь как редуценты и паразиты (табл. 3.1).

Таблица 3.1. Биосферная роль крупных таксонов живых организмов
(по А.В. Лапо, 1987)

Царства	Царства	Подцарства	Автотрофы		Гетеротрофы	Миксотрофы
			фототрофы	хемотрофы		
Фитобиота	Дробянки	Бактерии	+	+	+	+
		Архебактерии	+	+	+	+
		Цианобактерии	+	+	—	+
	Растения	Низшие растения (водоросли)	+	—	—	+
		Высшие растения	+	—	Редко	+
Грибы	Миксомицеты	—	—	+		—
		Грибы	—	—	+	—
Животные	Животные	Простейшие	—	—	+	+
		Многоклеточные	—	—	+	—

Примечание. Система приводится по А.Л. Тахтаджану (1976) с небольшими изменениями.

4.3. ЭНЕРГЕТИЧЕСКОЕ ОБЕСПЕЧЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКОГО КРУГОВОРОТА

Все преобразования веществ в процессе круговорота требуют затрат энергии. Ни один живой организм не продуцирует энергию — она может быть получена только извне. В современной биосфере главнейший источник энергии, утилизируемой в биогенном круговороте, — это энергия солнечного излучения. Соответственно первый этап использования и преобразования энергии в цепях круговорота — фотосинтез, в процессе которого создаются вещества для построения тела растительного организма. Энергия, полученная в виде солнечной радиации (ФАР), в процессе фотосинтеза преобразуется в энергию химических связей. Процесс аккумуляции энергии в организме фотосинтетиков сопряжен с увеличением массы организма. Массу веществ, созданных продуцентом-фотосинтетиком, обозначают как *первичную продукцию*; это биомасса растительных тканей.

Поскольку ни один механизм не работает со 100 %-ным коэффициентом полезного действия, не вся полученная продуцентами энергия накапливается в виде первичной продукции; часть ее рассеивается в форме тепла. В свою очередь, часть энергии, накопленной в биомассе, расходуется на процессы жизнедеятельности; это ведет к уменьшению биомассы. Эти потери принято называть *потерями на дыхание*. В результате в виде накопленной биомассы (*чистая первичная продукция*) аккумулируется лишь относительно небольшая часть полученной организмом продуцента солнечной энергии.

По приблизительным расчетам, если энергию солнечного излучения принять за 100 %, то лишь 15 % ее достигает поверхности Земли и только 1 % связывается в виде органического вещества растительно-

сти (74 % составляет тепло и 10 % — отраженная энергия). Из суммы связанной в процессе продукции энергии около половины расходуется на жизненные процессы (потери на дыхание). Оставшиеся 50 % аккумулярованной энергии составляет рост биомассы. Таким образом, чистая продукция соответствует примерно 0,5 % солнечной энергии, падающей на Землю. По некоторым другим расчетам, эффективность фотосинтеза оказывается еще ниже — порядка 0,1 %.

Накопленная в результате фотосинтеза биомасса растений (первичная продукция) — это резерв, из которого часть используется в качестве пищи организмами-гетеротрофами (консументами I порядка). По тем же приблизительным расчетам, в пищу фитофагам изымается около 40 % фитомассы; оставшиеся 60 % означают реальную массу растительности в экосистеме.

Примерно в той же последовательности идет дальнейшее использование энергии организмами-гетеротрофами. Полученная с пищей энергия (так называемая *большая энергия*) соответствует энергетической стоимости общего количества съеденной пищи. Однако эффективность

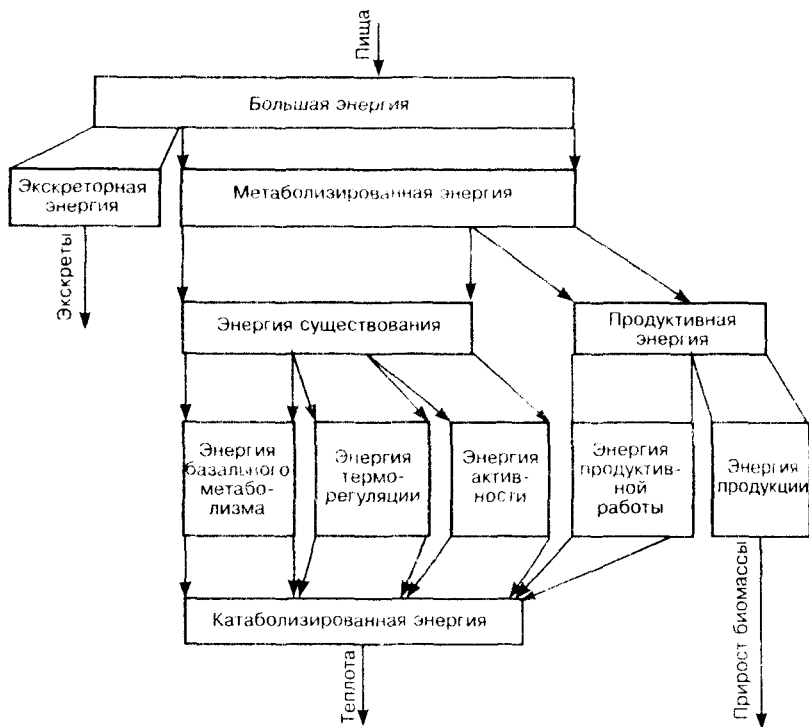


Рис. 3.1. Схема потока энергии в организме птиц (по В.Р. Дольнику, 1982)

усвоения пищи никогда не достигает 100 % и зависит от состава корма, температуры, сезона и ряда других факторов. Так, у мелких грызунов перевариваемость концентрированных кормов составляет 84—94 %, а в комплексе с зелеными кормами — 81—85 %. У тетеревов перевариваемость почек бука составляет всего 8 %, а плодов рябины — 46,4% (при этом содержащиеся в плодах сахара усваиваются на 80% и более). У питающихся водорослями рыб *Puntius sophore* усваивается примерно 30 % энергии, содержащейся в пище; из этого количества лишь 6 % идет на рост, а остальная энергия расходуется на поддерживающий обмен.

Усвоенная энергия, за вычетом энергии, содержащейся в выведенных из организма экскретах (фекалии, моча и др.), составляет *метаболизированную энергию*. Часть ее выделяется в виде тепла в процессе переваривания пищи и либо рассеивается, либо используется на терморегуляцию. Оставшаяся энергия подразделяется на *энергию существования*, которая немедленно расходуется на различные формы жизнедеятельности (по существу, это тоже «расход на дыхание»), и *продуктивную энергию*, которая аккумулируется (хотя бы временно) в виде массы нарастающих тканей, энергетических резервов, половых продуктов (рис. 3.1). Энергия существования складывается из затрат на фундаментальные жизненные процессы (*основной обмен*, или *базальный метаболизм*) и энергии, расходуемой на различные формы деятельности. У гомойотермных животных к этому добавляются расходы энергии на терморегуляцию. Все эти энергозатраты заканчиваются рассеиванием энергии в виде тепла — опять-таки в силу того, что ни одна функция не работает с КПД, равным 100 %. Энергия, накопленная в тканях тела гетеротрофа, составляет *вторичную продукцию* экосистемы, которая может быть использована в пищу консументами высших порядков.

Подобным образом энергия расходуется на всех гетеротрофных этапах круговорота, т. е. в организмах, последовательно использующих в пищу биомассу предыдущих трофических уровней (рис. 3.2). В результате количество энергии, доступной для потребления, прогрессивно падает по ходу повышения трофических уровней, что лежит в основе относительно небольшой длины пищевых цепей.

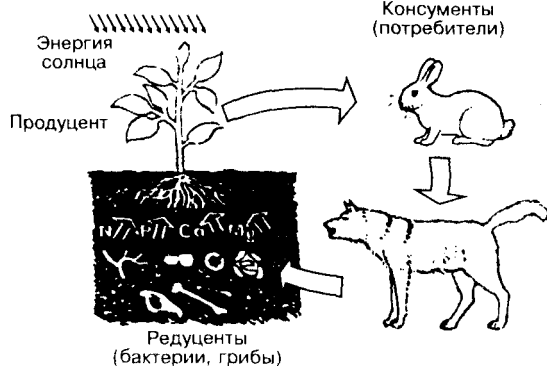


Рис. 3.2. Схема потока энергии по различным трофическим уровням экосистемы (по И.А. Шилову, 1987)

В цепях разложения постепенная деструкция органических веществ свя-

зана с высвобождением энергии, которая частично рассеивается, а частично аккумулируется в составе тканей организмов-редуцентов. После гибели их тела также попадают в цикл редукции.

Таким образом, на фоне биологического круговорота веществ потоки энергии однонаправленны: первично аккумулированная в тканях продуцентов энергия постепенно рассеивается в виде тепла на всех этапах трофических цепей. Однако на всех этапах идет и синтез вещества, а вместе с тем аккумуляция энергии в химических связях. Живые организмы в определенной степени препятствуют немедленному рассеиванию энергии, замедляют этот процесс, действуя против второго закона термодинамики.

3.4. МЕСТО ЧЕЛОВЕКА В БИОСФЕРЕ

Сложные взаимоотношения, поддерживающие устойчивый круговорот веществ, а с ним и существование жизни как глобального явления нашей планеты, сформировались на протяжении длительной геологической истории Земли. В последнее время положение резко изменилось. В течение практически всего одного столетия стремительный прогресс науки и техники привел к тому, что по масштабам влияния на биосферные процессы деятельность человечества стала сопоставимой с естественными факторами, определявшими развитие биосферы на протяжении предыдущей ее истории.

В наши дни вступает в силу разработанная акад. В.И. Вернадским концепция *ноосферы*¹ — сферы ведущего значения человеческого разума. «Человечество, взятое в целом, — писал В.И. Вернадский, — становится мощной геологической силой. И перед ним, перед его мыслью и трудом встает вопрос о перестройке биосферы в интересах свободно мыслящего человечества как единого целого. Это новое состояние биосферы, к которому мы, не замечая этого, приближаемся, и есть ноосфера».

Мысль о роли человечества, на базе научных знаний преобразующего биосферу на благо каждого человека, не оставляла В.И. Вернадского весь последний период его жизни. «Ноосфера есть новое геологическое явление на нашей планете», — писал он в той же статье «Несколько слов о ноосфере» (1944). «В ней впервые человек становится крупнейшей геологической силой. Он может и должен перестраивать своим трудом и мыслью область своей жизни» (В.И. Вернадский, 1967. С. 356).

К сожалению, концепция В.И. Вернадского о человеческом разуме как ведущей силе преобразования биосферы пока оправдалась лишь частично. Действительно, прогресс разума в виде научных, технических и технологических достижений дал в руки человека силы, достаточные

¹ От греч. *noesis* — мышление, разум.

для изменения биосферных процессов, извлечения непосредственной пользы из ресурсов биосферы. Того же разума не хватило, чтобы эксплуатировать эти ресурсы, не входя в противоречие с естественными законами существования биосферы как единого целого. В результате современное человечество, обладая огромными возможностями, реализует их (притом не всегда это понимая) *против* собственных интересов, нарушая сложившиеся за многие миллионы лет эволюции взаимоотношения, поддерживающие устойчивость биосферы.

Характер и масштабы влияния человека на окружающую его среду определяются двойственностью его положения в биосфере. С одной стороны, человек — *биологический объект*, входящий в общую систему круговорота и необходимо связанный со средой сложной системой трофических и энергетических взаимодействий и адаптаций. В этой системе связей человек как вид занимает нишу гетеротрофного консумента-полифага с аэробным типом обмена.

С другой стороны, человечество представляет собой высокоразвитую *социальную систему*, которая предъявляет к среде широкий круг *небиологических требований*, вызванных техническими, бытовыми, культурными потребностями и прогрессивно возрастающих по мере развития науки, техники и культуры. В результате масштабы использования естественных (и прежде всего биологических) ресурсов существенно превышают чисто биологические потребности человека. В связи с этим возникает ситуация переэксплуатации биологических ресурсов, нарушаются естественные трофические связи, возрастает доля органического вещества, не возвращаемого в круговорот.

Социально-технические потребности человека связаны с отчуждением из окружающей природы веществ, которые не входят в биогенный круговорот и соответственно не возвращаются в исходное состояние и не возобновляются. Так возникает проблема *невозобновимых ресурсов*. В свою очередь, многие продукты технологической переработки биогенных и абиогенных веществ также не включаются в круговорот: не имея специфических биологических деструкторов, они не разлагаются, а накапливаются как загрязнители биосферы. Таким образом, в принципе загрязнение биосферы — прямое следствие современных форм хозяйства. Токсичность многих продуктов, выводимых в окружающую среду, нарушает структуру и функции естественных биологических систем, т. е. в конечном итоге нарушает биологические условия жизни человека.

Наступает кризисная ситуация: человечество как социальная система функционирует намного шире, чем как биологическая, нарушая сбалансированный в процессе эволюции биологический круговорот. В результате неизбежно ухудшается качество среды. Выход видится в использовании разума человечества (в виде суммы знаний и технологических разработок) не только для эксплуатации естественных ресурсов, но и для их сохранения и умножения. Сложившаяся ситуация не может быть изменена естественными эволюционно сформировавшимися

мися системами регуляции на разных уровнях организации живой материи. Решение проблемы предусматривает активное регулирующее вмешательство человека в биосферные процессы, вплоть до направленного контроля численности и биологической активности экономических значимых видов и формирования искусственных экосистем с заданными свойствами. В основе решения этой задачи должны лежать глубокие знания естественных законов формирования и функционирования биологических систем различного ранга.

В подходе к этим проблемам намечаются два аспекта. Первый связан с изучением механизмов влияния антропогенных воздействий на биологические системы, адаптивных реакций последних на воздействия, диапазонов приспособляемости биологических систем к отдельным факторам и их комплексам. По существу, это проблема устойчивости биологических систем к средовым и антропогенным факторам. Полученные данные открывают возможность разработки экологических параметров оценки состояния систем, а также нормативов хозяйственной нагрузки, предельно допустимых доз вредных веществ, квот изъятия объектов эксплуатации и т. п.

Второй аспект исследований связан с тем, что даже в отсутствие прямых воздействий на природные системы человечество всей своей повседневной деятельностью меняет условия их существования. Изменение ландшафтов, режима вод, непредумышленный завоз многих видов за пределы естественных ареалов, как и многие другие воздействия, ведут к перестройке состава и структуры экосистем. Города и промышленные районы, агроценозы и биокультуры — новые экосистемы, возникшие на технологической основе, но живущие по экологическим законам. Встает задача сознательного управления экологическими системами с целью повышения продуктивности, конструирования устойчивых в условиях антропогенных ландшафтов экосистем различного целевого назначения.

Решение этих задач на уровне биосферы в целом выходит за рамки чисто биологических проблем. В ноосфере действует сложный комплекс факторов, включающий технологические, экономические, политические, юридические, моральные и иные социальные аспекты и порождающий новые подходы к динамике природных комплексов. Но в основе биосферных процессов и в этих новых условиях по-прежнему остаются биологические законы поддержания жизни как планетарного явления. Эта идея начинает проникать в сознание людей. Принцип *биологического императива* (Т. Сутт, 1988), основывающийся на понимании того, что выживание человека возможно лишь при сохранении жизни на Земле, приобретает все больше последователей. Это дает надежду, что на базе познания фундаментальных экологических закономерностей, с использованием современных научных и технических достижений, удастся сконструировать систему гармонического взаимодействия человечества и живой природы.

Часть II

ОРГАНИЗМ И ФАКТОРЫ СРЕДЫ

Организмы — реальные носители жизни, дискретные единицы обмена веществ. В процессе обмена организм потребляет из окружающей среды необходимые вещества и выделяет в нее продукты обмена, которые могут быть использованы другими организмами; умирая, организм также становится источником питания определенных видов живых существ. Таким образом, деятельность отдельных организмов лежит в основе проявления жизни на всех уровнях ее организации.

Изучение фундаментальных процессов обмена веществ в живом организме — предмет физиологии. Однако эти процессы протекают в сложной, динамичной обстановке естественной среды обитания, находясь под постоянным воздействием комплекса ее факторов. Поддержание устойчивого обмена веществ в колеблющихся условиях внешней среды невозможно без специальных адаптаций. Изучение этих адаптаций — задача экологии.

Адаптации к средовым факторам могут основываться на структурных особенностях организма — *морфологические адаптации* — или на специфических формах функционального ответа на внешние воздействия — *физиологические адаптации*. У высших животных важную роль в адаптации играет высшая нервная деятельность, на базе которой формируются приспособительные формы поведения — *этологические адаптации*.

В области изучения адаптаций на уровне организма эколог приходит в наиболее тесное взаимодействие с физиологией и применяет многие физиологические методы. Однако, применяя физиологические методики, экологи используют их для решения своих специфических задач: эколога в первую очередь интересует не тонкая структура физиологического процесса, а его конечный результат и зависимость процесса от воздействия внешних факторов. Иными словами, в экологии физиологические показатели служат критериями реакции организма на внешние условия, а физиологические процессы рассматриваются прежде всего как механизм, обеспечивающий бесперебойное осуществление фундаментальных физиологических функций в сложной и динамичной среде.

Глава 4

ТЕМПЕРАТУРА

Теплота — основа кинетики химических реакций, из которых складывается жизнедеятельность организма. Поэтому температурные условия оказываются одним из важнейших экологических факторов, влияющих на интенсивность обменных процессов. Температура относится к числу постоянно действующих факторов; количественное ее выражение характеризуется широкими географическими, сезонными и суточными различиями.

Так, температура на поверхности песка в пустыне может достигать порядка 60°C , а минимальные температуры воздуха в Восточной Сибири 70°C ниже нуля. Вообще, диапазон температур от $+50$ до -50°C представляет собой фундаментальную характеристику температурных условий в биосфере, хотя имеются и отклонения от этих параметров.

Хорошо выражена разница температурных режимов по климатическим зонам — от полярных пустынь Арктики и Антарктики с суровой и продолжительной зимой и прохладным коротким летом до экваториальной области, отличающейся высокими и относительно устойчивыми температурами. На температурные условия конкретной местности влияет близость моря, доступность для муссонных и пассатных перемещений воздушных масс, рельеф и ряд других факторов. В прибрежных областях низких широт или во влажных тропиках режим температур отличается большой стабильностью. Например, амплитуда годовых изменений температуры в Эквадоре составляет всего около 6°C , разница среднемесячных температур в бассейне Конго — 1 — 2°C , тогда как амплитуда только суточных перепадов температуры в континентальных пустынях может достигать 25 — 38 , а сезонных — более 60°C . На северо-востоке континента Евразии, на фоне существенно более низких среднегодовых температур, амплитуда сезонных изменений составляет почти 100°C .

В горах хорошо выражены вертикальный градиент температур, зависимость температурного режима от экспозиции склона, его изрезанности и т. п.

Значительно более сглажены температурные условия в почве. Если на ее поверхности температурные изменения отражают динамику температуры воздуха, то с глубиной сезонные и иные колебания умень-

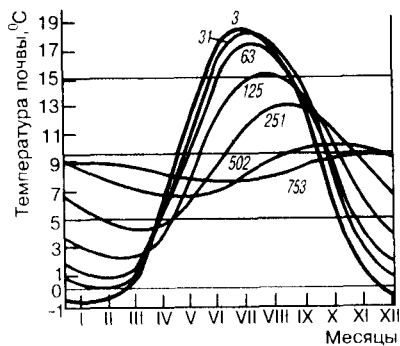


Рис. 4.1. Годовая динамика температуры почвы на различной глубине (из И.М. Культисова, 1982). Цифры у кривых — глубина замера температуры

шаются и температурный режим становится стабильно благоприятным для живых организмов (рис. 4.1).

В океанической среде температурный режим отличается меньшими колебаниями: лишь в арктических и антарктических морях на небольших глубинах температура воды может опускаться до $-1,8^{\circ}\text{C}$. Как и в почве, с глубиной постоянно выраженной температуры фактора возрастает. В континентальных водоемах условия более разнообразны. Здесь температура воды не опускается ниже 0°C (водоемы пресные), а верхний предел характерен для некоторых термальных источников: температура воды в них держится около точки кипения и тем не менее там обитают некоторые прокариоты.

4.1. ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ЖИЗНЕННЫЕ ПРОЦЕССЫ

Генеральная закономерность воздействия температуры на живые организмы выражается действием ее на скорость обменных процессов. Согласно общему для всех химических реакций правилу Вант-Гоффа, повышение температуры ведет к пропорциональному возрастанию скорости реакции. Разница заключается в том, что в живом организме химические процессы всегда идут с участием сложных ферментных систем, активность которых в свою очередь зависит от температуры. В результате ферментативного катализа возрастает скорость биохимических реакций и количественно меняется ее зависимость от внешней температуры.

Величину температурного ускорения химических реакций удобно выражать коэффициентом Q_{10} , показывающим, во сколько раз увеличивается скорость реакции при повышении температуры на 10°C :

$$Q_{10} = K_{t+10}/K_t,$$

где K_t — скорость реакции при температуре t .

Коэффициент температурного ускорения Q_{10} , для большинства химических реакций абиотического характера равный 2—3, в реакциях живых систем колеблется в довольно широких пределах даже для одних и тех же процессов, протекающих в разных диапазонах температур. Это объясняется тем, что скорость ферментативных реакций не является линейной функцией температуры. Так, у тропических растений при температуре менее 10°C коэффициент Q_{10} приблизительно равен 3, но существенно уменьшается при возрастании температуры выше 25 — 30°C . У колорадского жука потребление кислорода в диапазоне 10 — 30°C характеризуется величиной $Q_{10} = 2,46$, а при температуре 20 — 30°C $Q_{10} = 1,8$. Зависимость метаболизма рыб и многих других водных животных от температуры выражается в изменении величины Q_{10} от 10,9 до 2,2 в диапазоне температур от 0 до 30°C .

В одном и том же организме величина температурного ускорения биохимических реакций неодинакова для различных процессов. Эта

закономерность нередко определяет пределы температурной устойчивости организма в целом.

Температурные пороги жизни. Объективная зависимость скорости реакций от температуры уже исходно определяет, что жизненные функции могут протекать лишь в определенном интервале температур. Имеется ряд дополнительных обстоятельств, определяющих температурные пороги, выше и ниже которых жизнь невозможна. Видовая специфика ферментных систем приводит к тому, что эти пороги неодинаковы для разных видов живых организмов.

Верхний температурный порог жизни. Теоретически определяется температурой свертывания белков. Необратимые нарушения структуры белков обычно возникают при температуре порядка 60°C. Именно такой порог «тепловой смерти» у ряда простейших и некоторых низших многоклеточных организмов. Обезвоживание организма повышает этот порог, а соответственно и термоустойчивость организма. Именно на этом основана высокая термоустойчивость цист, спор, семян, да и некоторых мелких организмов в обезвоженном состоянии. У прокариот высокая термоустойчивость определяется биохимическими особенностями протоплазмы; ряд видов бактерий обитают в горячих источниках с температурой воды порядка 70°C, а некоторые анаэробные археобактерии нормально существуют при 85—105°C!

У более сложно организованных растений и животных тепловая гибель обычно наступает при более низких температурах. Основная причина ее — рассогласование обменных процессов, вызванное разным значением Q_{10} для разных реакций. У животных большое значение имеют нарушения деятельности нервной системы и ее регуляторных функций. Поэтому у большинства животных тепловая гибель наступает раньше, чем начинают коагулировать белки, — при температуре тела порядка 42—43°C. Растения, обитающие в степях, саваннах, пустынях, выдерживают нагревание до 50—60°C.

Нижний температурный порог жизни. Нарушения метаболических и регуляторных процессов наступают и при очень низких температурах. Дисгармония функций в целом организме определяется, как и при гипертермии, разной величиной Q_{10} отдельных реакций. Например, нарушения деятельности сердца при слабом охлаждении проявляются в ритме сокращений и сократимости сердечной мышцы, а при более сильном — в ее проводимости и возбудимости. При одном и том же снижении температуры удлинение периода диастолы выражено сильнее, чем систолы. В почках млекопитающих канальцевая реабсорбция затормаживается уже при температуре тела 23—20°C, а клубочковая фильтрация — только при 19°C, что нарушает выделительную функцию уже при относительно высокой температуре. У насекомых охлаждение подавляет механизмы, обеспечивающие приток кислорода к клеткам, сильнее, чем интенсивность клеточного дыхания. Переваривание пищи в кишечнике пчел тормозится охлаждением в большей степени, чем потребление глюкозы тканями.

Условные рефлексы у собак угасают при температуре тела 30—27°C, тогда как биотоки коры больших полушарий регистрируются до 22—21°C, а функция стволовой части мозга сохраняется при еще более низкой температуре.

Нехолодостойкие растения (обитатели влажных тропических лесов, водоросли теплых морей) погибают при температуре несколько выше 0°C из-за инактивации ферментов и нарушения ряда метаболических процессов.

Важное значение в определении нижнего температурного порога жизни имеют структурные изменения в клетках и тканях, связанные с замерзанием внеклеточной и внутриклеточной жидкостей. При образовании кристаллов льда механически повреждаются ткани, что часто служит непосредственной причиной холодовой гибели. Кроме того, образование льда нарушает обменные процессы: обезвоживание цитоплазмы влечет за собой повышение концентрации солей, нарушение осмотического равновесия и денатурацию белков. Для многих животных именно нарушения метаболизма вызывают холодовую гибель. Среди растений морозоустойчивые формы выдерживают полное зимнее промерзание, что определяется сезонной перестройкой ультраструктуры клеток, направленной на устойчивость их к обезвоживанию. Сухие семена выдерживают охлаждение практически до абсолютного нуля.

В пределах изменений температуры от верхнего до нижнего порогов жизни реализуется закономерное влияние ее на жизненные процессы, отраженное в правиле Вант-Гоффа.

Принципы теплообмена организма. Рассмотренные закономерности отражают зависимость обменных реакций от температуры тела. Последняя же в большинстве случаев не идентична температуре среды; она устанавливается в результате баланса тепла между организмом и внешней средой. Постоянно происходящий обмен тепла (теплообмен) организма со средой зависит от ряда факторов и в принципе складывается из двух противоположных процессов: притока тепла и отдачи его во внешнюю среду. Поступление тепла в организм из внешней среды идет путем теплопроводности и радиации; кроме того, в любом живом организме продуцируется эндогенное тепло как результат всех метаболических реакций. Отдача тепла во внешнюю среду осуществляется также проведением и радиацией; кроме того, значительное количество тепла расходуется организмом в процессе жизнедеятельности путем испарения влаги (скрытая теплота испарения при 22°C составляет 2443,5 Дж/г, или 584 кал/г). Баланс этих двух процессов и определяет собой температуру тела, т. е. тепловую среду биохимических и физиологических реакций, протекающих в организме.

Относительная роль перечисленных составляющих теплообмена неодинакова у разных форм живых организмов. По принципиальным особенностям теплообмена различают две крупные экологические группы организмов: *пойкилотермные* и *гомойотермные*.

4.2. ПОЙКИЛОТЕРМНЫЕ ОРГАНИЗМЫ

К пойкилотермным (от греч. *poikilos* — изменчивый, меняющийся) организмам относят все таксоны органического мира, кроме двух классов позвоночных животных — птиц и млекопитающих. Название подчеркивает одно из наиболее заметных свойств представителей этой группы: неустойчивость температуры их тела, меняющейся в широких пределах в зависимости от изменений температуры окружающей среды.

Температура тела. Принципиальная особенность теплообмена пойкилотермных организмов заключается в том, что благодаря относительно низкому уровню метаболизма¹ главным источником поступления тепловой энергии у них является внешнее тепло². Именно этим объясняется прямая зависимость температуры тела пойкилотермных от температуры среды (рис. 4.2, 4.3), точнее от притока теплоты извне, поскольку наземные пойкилотермные формы используют также и радиационный обогрев.

Впрочем, полное соответствие температур тела и среды наблюдается редко и свойственно главным образом организмам очень мелких размеров. В большинстве случаев, как это видно и на приведенных рисунках, существует некоторое расхождение между этими показателями. В диапазоне низких и умеренных температур среды температура тела организмов, не находящихся в состоянии

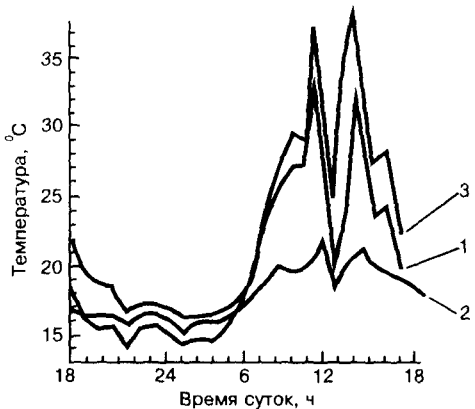


Рис. 4.2. Суточная динамика температуры листа катрана *Crambe maritima* (1) в зависимости от температуры воздуха (2) и почвы (3). Листья катрана расположены в невысокой розетке (из И.М. Культиасова, 1982)

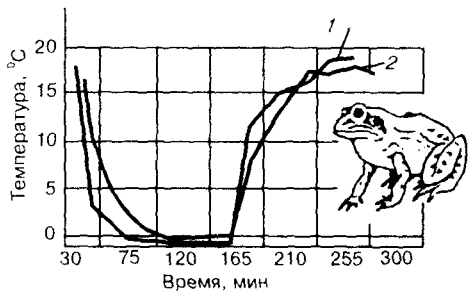


Рис. 4.3. Влияние изменений температуры воздуха (1) на температуру тела лягушки *Rana temporaria* (2) (по Н.И. Калабухову, 1951)

¹ Поэтому их еще называют брадиметаболическими организмами (от греч. *bradys* — медленный) в отличие от тахиметаболических (от греч. *tachys* — быстрый) гомойотермных животных.

² Еще одно их название — эктотермные (от греч. *ectos* — вне, снаружи).

оцепенения, оказывается более высокой, а в очень жарких условиях — более низкой. Причина превышения температуры тела над средой заключается в том, что даже при низком уровне обмена продуцируется эндогенное тепло — оно и вызывает повышение температуры тела. Это проявляется, в частности, в существенном повышении температуры у активно двигающихся животных. Например, у насекомых в покое превышение температуры тела над средой выражается десятными долями градуса, тогда как у активно летающих бабочек, шмелей и других видов температура поддерживается на уровне 36—40°C даже при температуре воздуха ниже 10°C.

Пониженная по сравнению со средой температура при жаре свойственна наземным организмам и объясняется в первую очередь потерями тепла с испарением, которое при высокой температуре и низкой влажности существенно увеличивается.

Скорость изменений температуры тела пойкилотермов связана обратной зависимостью с их размерами. Это прежде всего определяется соотношением массы и поверхности: у более крупных форм относительная поверхность тела уменьшается, что ведет к уменьшению скорости потери тепла. Это имеет большое экологическое значение, определяя для разных видов возможность заселения географических районов или биотопов с определенными режимами температур. Пока-

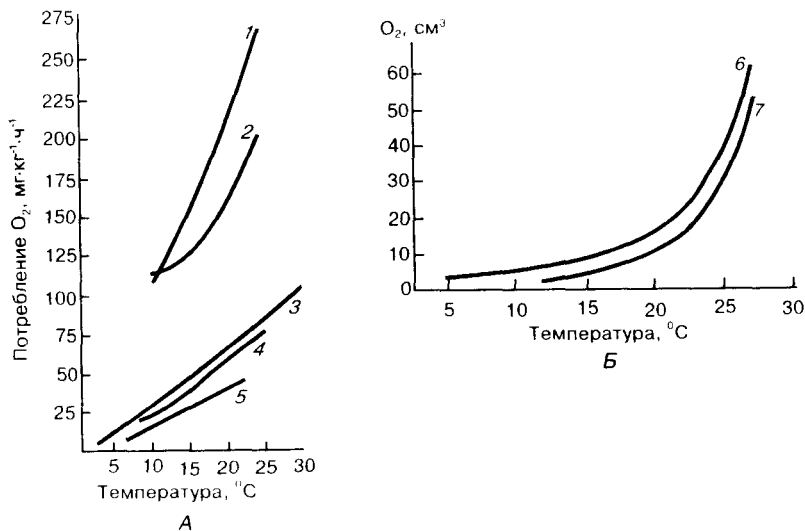


Рис. 4.4. Влияние температуры среды на потребление кислорода у пойкилотермных животных. А — рыбы (по Н.С. Строганову, 1962); Б — наземные позвоночные (по И.А. Шиллову, 1961):

1 — *Serranus scriba*, 2 — *Heliastes chromis*, 3 — *Carassius auratus*, 4 — *Cyprinus carpio*, 5 — *Anguilla vulgaris*, 6 — *Agama caucasica*, 7 — *Rana temporaria*

зано, например, что у крупных кожистых черепах, пойманных в холодных водах, температура в глубине тела была на 18°C выше температуры воды; именно крупные размеры позволяют этим черепахам проникать в более холодные районы океана, что не свойственно менее крупным видам.

Скорость метаболизма. Изменчивость температуры влечет за собой соответствующие изменения скорости обменных реакций. Поскольку динамика температуры тела пойкилотермных организмов определяется изменениями температуры среды, интенсивность метаболизма также оказывается в прямой зависимости от внешней температуры. Скорость потребления кислорода, в частности, при быстрых изменениях температуры следует за этими изменениями, увеличиваясь при повышении ее и уменьшаясь при снижении (рис. 4.4). То же относится и к другим физиологическим функциям: частота сердцебиений, интенсивность пищеварения и т. д. У растений в зависимости от температуры изменяются темпы поступления воды и питательных веществ через корни: повышение температуры до определенного предела увеличивает проницаемость протоплазмы для воды. Показано, что при понижении температуры от 20 до 0°C поглощение воды корнями уменьшается на 60—70%. Как и у животных, повышение температуры вызывает у растений усиление дыхания (рис. 4.5).

Последний пример показывает, что влияние температуры не прямолинейно: по достижении определенного порога стимуляция процесса сменяется его подавлением. Это общее правило, объясняющееся приближением к зоне порога нормальной жизни (подробнее см. гл. 8).

У животных зависимость от температуры весьма заметно выражена в изменениях активности, которая отражает суммарную реакцию организма и у пойкилотермных форм самым существенным образом зависит от температурных условий. Хорошо известно, что насекомые, ящерицы и многие другие животные наиболее подвижны в теплое время суток и в теплые дни, тогда как при прохладной погоде они становятся вялыми, малоподвижными. Начало их активной деятельности определяется скоростью разогревания организма, зависящей от температуры среды и от прямого солнечного облучения. Уровень подвижности активных животных в принципе также связан с окружающей температурой, хотя у наиболее активных форм эта связь может «маскироваться» эндогенной теплопродукцией, связанной с работой мускулатуры.

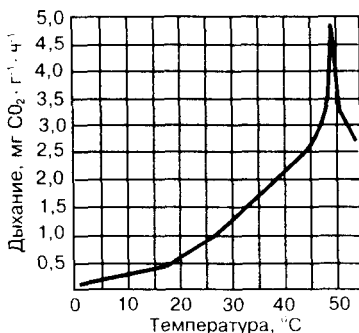


Рис. 4.5. Зависимость дыхания листьев картофеля от температуры воздуха (из И.М. Культисова, 1982)

Температура и развитие. В наиболее генерализованной форме влияние температуры на обменные процессы прослеживается при изучении онтогенетического развития пойкилотермных организмов. Оно протекает тем быстрее, чем выше температура окружающей среды. Так, длительность развития икры сельди при температуре 0,5°C составляет 40—50 сут, а при 16°C — всего 6—8; развитие икры форели при 2°C продолжается 205 сут, при 5°C — 82, при 10°C — 41 сут. Последний пример идеально отвечает общей закономерности, представленной правилом *термальной константы развития*: $T(t-t_0) = K$, где T — продолжительность развития, $(t-t_0)$ — эффективная температура, K — термальная константа развития, которая представляет собой сумму эффективных температур, необходимую для прохождения процессов развития данного вида.

Эффективными температурами называют температуры выше того минимального значения, при котором процессы развития вообще возможны; эту пороговую величину называют *биологическим нулем развития* (t_0).

Реально такое совпадение, как с икрой форели, достаточно редко. Это зависит, во-первых, от того, что лишь у немногих видов биологический нуль развития, как у форели, почти совпадает с 0°C. В большинстве случаев нижний порог развития превышает эту величину, подчас — существенно. Во-вторых, в достаточно широком диапазоне температур прослеживается нелинейность температурной зависимости продолжительности развития: при определенной степени повышения температуры развитие начинает замедляться и может сопровождаться различного рода патологиями. Так, продолжительность развития икры травяной лягушки составляет 30 сут при 9°C и только 8 сут при 21°C, но при этом ниже 14°C и выше 16°C смертность личинок увеличивается.

Как положение биологического нуля развития, так и сумма эффективных температур, необходимая для его завершения, — величины, различающиеся у разных видов и в значительной степени отражающие адаптацию вида к средним, типичным температурным режимам в естественных местах обитания. Семена растений умеренного климата (горох, клевер) обладают более низким порогом развития — от 0 до +1°C. Икра щуки в опытах выживает при постоянных температурах в диапазоне 2—25°C, но наибольший процент выживших эмбрионов приходится на 10°C, что точно соответствует наиболее типичной температуре нерестовых водоемов (9—12°C при колебаниях от 2 до 23°C). При экспериментальном изучении температурной устойчивости четырех видов жаб было показано, что оптимальные температуры развития соответствуют средним показателям этого фактора в естественных водоемах. Летальные температуры ниже у более северных видов и выше у более южных. Подобных примеров в современной литературе накоплено много.

Графически связь длительности и скорости развития с температурой представлена на рис. 4.6. Гиперболическая кривая (гипербола Блунка) выражает продолжительность развития при разных температурах, прямая — температурную зависимость скорости развития; пунктиром обозначен биологический нуль развития (для данного вида 13,5°C).

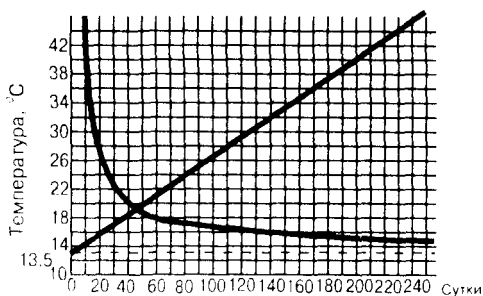


Рис. 4.6. Гипербола Блунка, выражающая зависимость продолжительности развития зерновой моли *Sitotroga cerealella* от температуры (по Д. Н. Кашкарову, 1944)

Закономерности развития, связанные с температурой, особенно хорошо выявлены на насекомых и сельскохозяйственных растениях. Это имеет большое значение для прогнозов урожая, сроков вылета вредителей, числа их генераций в течение летнего сезона и т. п. Так, установлено, что яблоневая плодожорка *Laspeyresia pomonella* в северной Украине при годовой сумме эффективных температур 930°C дает лишь одно поколение, в лесостепной части Украины — два, а на юге, где сумма эффективных температур достигает 1870°C, возможны три генерации за лето.

Пассивная устойчивость. Рассмотренные закономерности охватывают диапазон изменений температуры, в пределах которого сохраняется активная жизнедеятельность. За границами этого диапазона, которые широко варьируют у разных видов и даже географических популяций одного вида, активные формы деятельности пойкилотермных организмов прекращаются, и они переходят в состояние оцепенения, характеризующееся резким снижением уровня обменных процессов, вплоть до полной потери видимых проявлений жизни. В таком пассивном состоянии пойкилотермные организмы могут переносить достаточно сильное повышение и еще более выраженное понижение температуры без патологических последствий. Основа такой температурной толерантности заключена в высокой степени тканевой устойчивости, свойственной всем видам пойкилотермных и часто поддерживаемой сильным обезвоживанием (семена, споры, некоторые мелкие животные).

Переход в состояние оцепенения следует рассматривать как адаптивную реакцию: почти не функционирующий организм не подвергается многим повреждающим воздействиям, а также не расходует энергию, что позволяет выжить при неблагоприятных условиях температур в течение длительного времени. Более того, сам процесс перехода в состояние оцепенения может быть формой активной перестройки типа реакции на температуру. «Закаливание» морозостойких

растений — активный сезонный процесс, идущий поэтапно и связанный с достаточно сложными физиологическими и биохимическими изменениями в организме. У животных впадение в оцепенение в естественных условиях часто также выражено сезонно и предваряется комплексом физиологических перестроек в организме. Есть данные, что процесс перехода к оцепенению может регулироваться какими-то гормональными факторами; объективный материал по этому поводу еще не достаточен для широких выводов.

При переходе температуры среды за пределы толерантности наступает гибель организма от причин, рассмотренных в начале этой главы.

Температурные адаптации. Пойкилотермные живые организмы распространены во всех средах, занимая различные по температурным условиям местообитания, вплоть до самых экстремальных: практически они обитают во всем диапазоне температур, регистрируемом в биосфере. Сохраняя во всех случаях общие принципы температурных реакций (рассмотренные выше), разные виды и даже популяции одного вида проявляют эти реакции в соответствии с особенностями климата, адаптируют ответы организма на определенный диапазон температурных воздействий. Это проявляется, в частности, в формах устойчивости к теплу и холоду: виды, обитающие в более холодном климате, отличаются большей устойчивостью к низким температурам и меньшей к высоким; обитатели жарких регионов проявляют обратные реакции.

Известно, что растения тропических лесов повреждаются и погибают при температурах $+5\dots+8^{\circ}\text{C}$, тогда как обитатели сибирской тайги выдерживают в состоянии оцепенения полное промерзание. Различные виды карпозубых рыб показали отчетливую корреляцию ($r = 0,86$) верхнего летального порога с температурой воды в свойственных виду водоемах. Так, *Cyprinodon dialolis* обитает в теплых источниках с температурой воды 34°C ; в эксперименте верхняя летальная температура оказалась 43°C . Другие виды р.р. *Cyprinodon* и *Gambusia* обитают в водоемах с температурой воды 43°C ; их летальная температура соответственно сдвинута вверх.

Арктические и антарктические рыбы, напротив, показывают высокую устойчивость к низким температурам и весьма чувствительны к ее повышению. Так, антарктические рыбы р. *Trematomus* погибают при повышении температуры до 6°C . Аналогичные данные получены по многим видам пойкилотермных животных. Например, наблюдения на о-ве Хоккайдо (Япония) показали отчетливую связь холодоустойчивости нескольких видов жуков и их личинок с их зимней экологией: наиболее устойчивыми оказались виды, зимующие в подстилке; формы, зимующие в глубине почвы, отличались малой устойчивостью к замерзанию и относительно высокой температурой переохлаждения (К. Hoshikawa et al, 1988). В опытах с амебами было установлено, что их теплоустойчивость прямо зависит от температуры культивирования.

Адаптивность подобной «настройки» температурных реакций организма демонстрируется естественными сезонными сдвигами отношения к температуре, описанными для многих видов животных и растений, а также многочисленными опытами по акклимации животных одного вида к различающимся устойчивым температурам. Например, в опытах с *Paramecium caudatum* выяснилось, что для инфузорий, культивируемых при 29°C, летальная температура составляла 0°C. Постепенно снижая температуру содержания, получили культуру, устойчиво поддерживающуюся при 0°C; в этом случае температура 29°C становилась летальной (Ю.И. Полянский, 1959).

Общая адаптация к различным температурным условиям обитания основывается на изменении тканевой устойчивости, которая во многом связана с термостабильностью белков и различной термической настройкой ферментных систем. Показано, например, что теплоустойчивость клеток различных видов морских беспозвоночных животных коррелирует с их вертикальным распределением: она выше у обитателей верхней сублиторали и ниже у видов, заселяющих более глубокие и холодные зоны. У арктических по происхождению видов теплоустойчивость на клеточном уровне оказалась более низкой, чем у бореальных (А.В. Жирмунский, 1968, 1969).

Аналогичные корреляции теплоустойчивости с режимом температур в естественных местах обитания обнаружены у многих видов растений и пойкилотермных животных. Приспособления такого типа идут на биохимическом уровне, включая свойства структурных и транспортных белков и различных ферментов. Анализ большого материала по различным группам пойкилотермных животных позволил сделать вывод, что *термостабильность белков* есть видовое свойство, эволюционно скоррелированное с температурой окружающей среды (В. Ushakov, 1957).

Функционально это связано с температурными реакциями ферментных систем. На примере беспозвоночных животных показано, что ферментные системы форм, обитающих в условиях низких температур, отличаются пониженной энергией активации. У форели обнаружено два типа ферментов, отличающихся температурным оптимумом активности — «холодный» и «теплый» изоэнзимы. Для рыб, адаптированных к 18°C, оптимальна температура 10—12°C, а у адаптированных к 4°C этот показатель соответствует 2—5°C. Не исключено, что таким же образом осуществляются и сезонные биохимические перестройки. «Закаливание» растений, определяющее их сезонную подготовку к зимнему периоду, связано с перестройкой ряда биохимических показателей организма.

На фоне изменений общей тканевой устойчивости в процессе адаптации к меняющимся температурным режимам принимают участие и более специальные механизмы, действующие на уровне целого

организма. В частности, адаптация к действию низких температур связана с комплексом механизмов, блокирующих повреждающее влияние отрицательных температур на клетки и ткани. Ряд видов арктических и антарктических рыб характеризуется пониженной точкой замерзания жидкостей тела. Многие из них (особенно более глубоководные) всю жизнь проводят при температуре воды порядка $-1,8^{\circ}\text{C}$ (соответственно ее концентрации) в состоянии переохлаждения. Степень переохлаждения несколько отличается у разных видов, соответствуя температурным условиям местообитания. У обитателей более поверхностных вод обнаруживаются сезонные колебания: летом точка замерзания соков тела находится в пределах $-0,8^{\circ}\text{C} \dots -0,9^{\circ}\text{C}$, что соответствует осмотической концентрации жидкостей тела костистых рыб, а зимой снижается до $-1,8 \dots -2,0^{\circ}\text{C}$. В глубине моря, где нет сезонных колебаний температуры, показатели переохлаждения в течение всего года держатся на одном уровне.

Переохлажденное состояние холодноводных рыб поддерживается накоплением в жидкостях тела так называемых *биологических антифризов* — гликопротеидов, понижающих точку замерзания и препятствующих образованию кристаллов льда в клетках и тканях. Концентрация этих веществ коррелирует с температурными условиями жизни. Так, у арктической трески она почти в 20 раз выше, чем у того же вида из умеренных широт. Концентрация гликопротеидов подвержена сезонным колебаниям; при этом показано, что сезонная динамика концентрации биологических антифризов сохраняется и в эксперименте при отсутствии сезонных колебаний температуры. Наряду с этим возможно и прямое влияние смены окружающей температуры на накопление антифризов.

В других группах пойкилотермных организмов также нередко используется принцип антифризов; в качестве таковых могут выступать различные вещества. У растений в период подготовки к переходу в зимнее состояние идет накопление в клетках и тканях сахаров (до 20—30 %), а также некоторых аминокислот и других веществ, связывающих воду. Уменьшается вязкость протоплазмы и содержание в ней воды. Все это ведет к снижению точки замерзания жидкостей. У морозостойких деревьев в процессе сезонного холодного закаливания мембранные системы и белки в клетках видоизменяются таким образом, что отъем воды и ее замерзание в межклеточных пространствах не влияет на жизнестойкость клеток. Процессы эти идут довольно медленно, поэтому для растений опасны и быстрые похолодания, и потепления, а особенно их чередование, так как клетки не успевают осуществить приспособительные перестройки.

Процесс сезонного холодного закаливания эволюционно формировался у видов, заселяющих умеренные и холодные климатические зоны, и связан с устойчивыми физиологическими и биохимическими

особенностями видов. Канадскими учеными показано, например, что озимые пшеницы в процессе холодового закаливания значительно изменяют состав растворимых белков. При этом образуется до восьми новых белков. Количество синтезируемых при закаливании белков коррелирует с морозоустойчивостью сорта.

У насекомых важную роль в переживании низких температур играет глицерин, также выступающий в качестве антифриза. У зимующих стадий ряда видов накопление в гемолимфе и тканях этого вещества снижает точку переохлаждения до $-26...-37^{\circ}\text{C}$ и даже ниже (у зимующих под корой ели личинок *Polygraphus polygraphus* — до -39°C). При этом во внеклеточной жидкости и в гемолимфе образуются мелкие кристаллики льда или аморфные твердые структуры. Внутри клеток кристаллизация начинается лишь при крайне низких температурах (порядка -60°C). Кроме того, глицерин, проникая в клетки, нормализует осмотическое давление. Накопление глицерина имеет хорошо выраженный сезонный характер: он отсутствует в тканях летом и в значительных количествах накапливается к зиме: у муравьев, например, до 10 %, у личинок *Polygraphus* — до 21, а у осы *Braconceph* — даже до 30 %. В опытах с муравьями была показана и возможность прямой стимуляции накопления глицерина в тканях снижением температуры.

Помимо глицерина у насекомых и некоторых других беспозвоночных функционируют и другие биологические антифризы — как низкомолекулярные (сахара), так и высокомолекулярные (белки, гликоген), благодаря которым при акклиматизации к низким температурам повышается процент связанной воды.

В тканях оцепеневших во льду молодых расписных черепах *Chrysemis picta marginata* обнаружены высокие концентрации глюкозы, глицерола и таурина, выполнявших функции криопротекторов.

Способность растений, животных и микроорганизмов переносить как низкие, так и высокие температуры повышается при обезвоживании тканей¹, и этот путь адаптации широко используется представителями разных таксонов. В опытах обезвоженные коловратки переносили замораживание при температуре -190°C ; высыхание — обычный для этой группы животных способ перенесения неблагоприятных по температуре и влажности сезонов. У многих пойкилотермных животных содержание воды в теле меняется сезонно, повышая холодостойкость в зимнее время. Особенно ярко это выражено у видов, подверженных зимой прямому действию низких температур, например у жуков-ксилофагов, зимующих в стволах деревьев. У видов, обитающих в менее жестких условиях, не столь отчетливо выражены и сезонные колебания содержания воды в тканях и соответственно холодостойкости (табл. 4.1, рис. 4.7).

¹ Сухая плазма выдерживает колебания температуры от -273 до $+170^{\circ}\text{C}$.

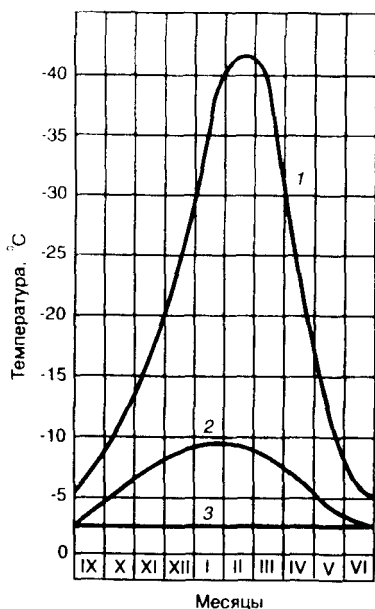


Рис. 4.7. Сезонные изменения температуры переохлаждения у экологически отличающихся насекомых (из Н.И. Калабухова, 1956): 1 — личинки жука-древоточца *Dendroides canadensis*, 2 — жук *Polybia japonica*, 3 — водные насекомые

Адаптация к устойчивым температурам сопровождается у пойкилотермных животных компенсаторными изменениями уровня метаболизма, которые нормализуют жизненные функции в соответствующих режимах температур. Такие адаптации выявляются при сравнении близких видов, географических популяций одного вида и сезонных состояний особей одной популяции. Общая закономерность адаптивных сдвигов обмена состоит в том, что у животных, адаптированных к более низкой температуре, уровень метаболизма выше, чем у приспособленных к более высокой (рис. 4.8). Это относится как к общему уровню обмена, так и к отдельным биохимическим реакциям. Показано, например, что уровень и реактивность на температурные изменения амилолитической активности экстракта поджелудочной железы остромордых лягушек отличается у разных географических популяций этого вида. Если активность при 35°C принять за 100 %, то при 5°C у лягушек из популяции п-ва Ямал активность составит 53,7, а в популяции из окрестностей г. Екатеринбург — только 35 %.

Таблица 4.1. Сезонные изменения содержания воды в теле и устойчивости к охлаждению у личинок жука *Synchroa punctata*, живущих в древесине дуба (по N. Payne, 1926)

Показатели	VII	VIII	IX	X	XI	XII	I	II	III	IV	V	VI
Температура переохлаждения, —°C	2,0	3,5	3,8	7,8	8,8	12,0	17,0	22,0	14,2	9,8	8,2	2,8
Содержание воды в теле, %	—	54	42	40	32	—	31	—	—	—	—	—

Биологический смысл такой перестройки обмена заключается в том, что в идеальном случае у животных, приспособленных к разным температурным режимам, уровень обмена при температуре адаптации (т. е. при естественной температуре среды) сохраняется одинаковым. Это явление называют *температурной компенсацией*. Прямая зависимость обмена от температуры при этом сохраняется, адаптация выра-

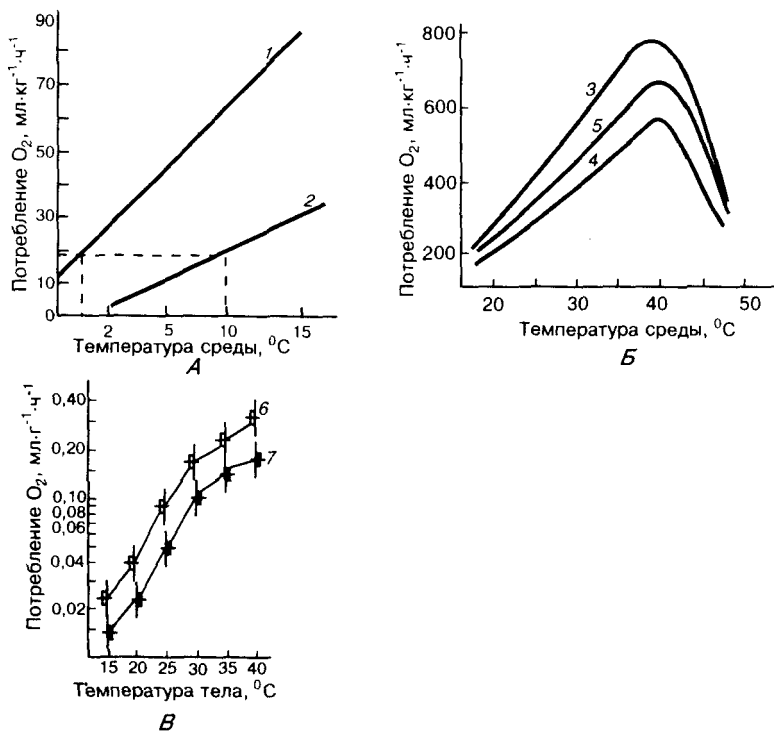


Рис. 4.8. Потребление кислорода пойкилотермными животными, адаптированными к разным температурам среды. А — моллюски *Astrate montagu* из Гренландии (1) и Дании (2); Б — язи *Idus idus*, адаптированные к 15°C (3), 22°C (4) и содержавшиеся попеременно по 12 ч при этих температурах (5); В — ящерицы *Uta mearnsi*, адаптированные к 15°C (6) и 35°C (7) (по Gelineo S, 1964; G. Wittow, 1970)

жается в изменении «точки отсчета» этой реакции (рис. 4.9). Однако способность к температурной компенсации у разных видов неодинакова, и в реальных природных условиях мы чаще сталкиваемся с неполной компенсацией, что, однако, не меняет принципиальной направленности адаптации.

Способность различных видов и групп к температурной адаптации неодинакова и чаще всего коррелирует со степенью изменчивости температурных условий в естественных местах обитания вида. Устойчивые температурные адаптации у животных контролируются на уровне целого организма. В экспериментах введение сыворотки крови карпа, адаптированного к низким температурам, другим рыбам (карась, язь) повышало уровень потребления кислорода их мышечной тканью; сыворотка от рыб, адаптированных к высоким температурам, вызывала обратный эффект. У угрей адаптация сердечной деятельности к разным температурам формировалась только у особей с неповрежденным

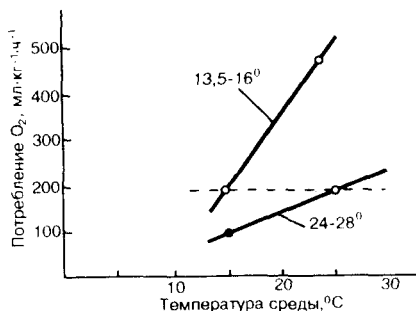


Рис. 4.9. Пример практически полной температурной компенсации: потребление кислорода ящерицами *Lacerta oxyscephala*, адаптированными к температурам 13,5—16 и 24—28°C (по S. Gelino, 1967)

тонусом блуждающего нерва; блокада этого нерва значительно снижала степень компенсации.

Интересны опыты, в которых угрей помещали в длинный узкий сосуд, где создавали различную температуру для головного и хвостового отделов тела. В этих опытах выявилась автономная тканевая температурная адаптация: интенсивность дыхания мышц головного и хвостового отделов определялась температурой соответствующей части тела. Но одновременно было показано, что общий уровень метаболизма всей рыбы (по потреблению кислорода) всегда определялся

только температурой головного конца (H. Precht, 1964; D. Schultze, 1965). Эти примеры показывают возможность химической и нервной регуляции обменных процессов в ходе температурной адаптации.

Элементы терморегуляции. На фоне температурных адаптаций общего типа, «настраивающих» метаболические системы на существование в определенных режимах окружающей температуры, у многих пойкилотермных организмов (особенно у животных) функционируют специализированные адаптивные реакции, лабильно отвечающие на относительно быстрые и кратковременные изменения внешней температуры. В частности, это относится к использованию эндогенного теплообразования для повышения и некоторой стабилизации (хотя бы временной) температуры тела. Многие виды пойкилотермных животных используют тепло, образующееся при работе локомоторной мускулатуры, для создания временной независимости температуры тела, а соответственно и уровня метаболизма от колебаний температуры среды.

Уже говорилось, что многие насекомые во время активного полета демонстрируют высокую и достаточно устойчивую температуру тела. При этом исходное разогревание организма до порога начала активного полета идет за счет внешнего тепла (радиационный обогрев, повышение температуры воздуха). Но ночные бабочки и для «стартового разогрева» используют мускульное тепло. Необходимая для взлета температура тела достигается у них дрожанием крыльев, переходящим затем в активные взмахи. Скорость согревания зависит от внешней температуры, но во всех случаях вибрация крыльев повышает температуру тела, а это, в свою очередь, увеличивает частоту движения крыльев, что быстро доводит температуру до «стартового» уровня

37—39°C; в дальнейшем эта температура удерживается на все время активного полета.

Быстро плавающие рыбы также способны длительно поддерживать высокую температуру тела за счет мускульной активности. У таких хороших пловцов, как тунцы, мышечное тепло аккумулируется в организме благодаря артериовенозным «теплообменникам», расположенным под кожей и препятствующим потере тепла в окружающую среду; выходящие из мышц сосуды тесно соприкасаются с сосудами, идущими от кожи и несущими охлажденную кровь. В результате кровь, идущая в глубину тела, нагревается, а направляющаяся к поверхности — охлаждается. Эффект такого способа консервации тепла выражается в том, что при изменениях температуры воды от 10 до 30°C колебания температуры тела тунца составляют лишь 5°C. Подобная система поддержания температуры тела обнаружена и у некоторых акул (F. Carey, 1966, 1973).

Некоторые змеи используют высвобождающееся при мускульной деятельности тепло для стабилизации температуры вокруг кладки яиц. Наблюдения за самкой питона *Python morulus* показали, что при внешней температуре 33°C обвившаяся вокруг кладки змея начинала спазматически сокращать мускулатуру, что вело к усилению теплообразования и повышению температуры тела (рис. 4.10). При снижении температуры частота сокращений увеличивалась. В диапазоне от 33 до 25,5°C этот механизм эффективно поддерживал температуру кладки. Аналогичное поведение описано и для других видов питонов. В частности, наблюдения за самками ромбического питона *Morelia spilota*, которым были имплантированы миниатюрные термочувствительные радиопередатчики, показали, что в течение двух месяцев инкубации животные поддерживали относительно постоянную (около 31°C) температуру тела, используя мышечную деятельность и кратковременные разогревания на солнце утром.

Во всех рассмотренных случаях для поддержания температуры используется тепло, высвобождающееся при прямой сократительной деятельности мышц. Для пойкилотермных животных описан единственный случай применения для этой цели специфических форм мускульных сокращений, не связанных с локомоторной функцией и внешне незаметных. Речь идет о реакции оди-

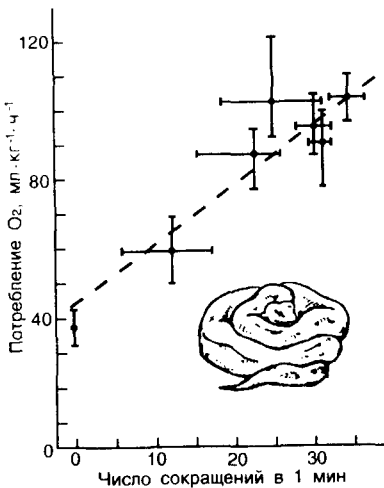


Рис. 4.10. Корреляция частоты сокращений тела и потребления кислорода у самки питона *Python morulus*, согревающей кладку (по V. Hutchison et al., 1966)

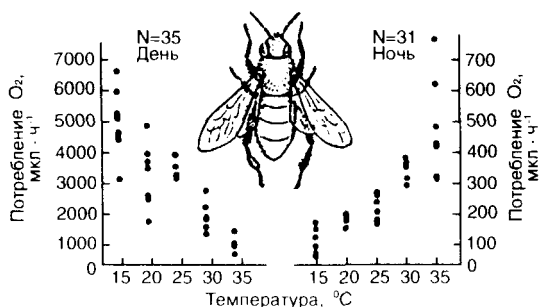


Рис. 4.11. Потребление кислорода при разной температуре среды одиночными пчелами *Apis mellifera* (по А. Heusner, М. Roth, 1963):

N — число особей

при понижении температуры среды, не связанного с работой крыльев. Эта реакция зарегистрирована в диапазоне температур от 35 до 15°C и проявляется только в дневное время на фоне общего повышения уровня обмена (рис. 4.11). По своему характеру она вполне аналогична реакции химической терморегуляции гомойотермных животных (см. ниже с. 87).

При адаптации к действию высокой температуры у пойкилотермных организмов широко распространено использование охлаждающего действия испарения влаги. Этот механизм достаточно обычен для высших растений, регулирующих транспирацию активными реакциями устьиц. На фоне более устойчивых приспособлений (вертикальное расположение листьев, гладкая листовая поверхность, отражающая тепловую радиацию, и т. п.) такой способ охлаждения достаточно эффективно предохраняет листья и, видимо, организм в целом от перегрева.

У животных испарительная функция связана главным образом с органами дыхания. Насекомые, например, достаточно эффективно регулируют температуру тела открыванием и закрыванием дыхалец. Показано, что реакция некоторых цикад на низкую температуру среды осуществляется главным образом путем приспособительного поведения, тогда как при перегреве эффективно работает охлаждение с поверхности трахейной системы (J. Hastings, E. Toolson, 1991).

У ряда видов рептилий регистрируется возрастание частоты дыхательных движений при повышении температуры среды и (или) тела сверх определенного порога. Нередко учащение дыхания сопровождается уменьшением его глубины, а также особыми движениями горла и дна ротовой полости. Все это способствует усилению вентиляции рта и верхних дыхательных путей и, как следствие, увеличению теплоотдачи путем испарения влаги со слизистых оболочек. Показано,

ночных пчел на снижение температуры воздуха. Для этих насекомых характерна «общественная» регуляция температуры в улье путем трепетания крыльев большого числа особей. По существу, это то же использование тепла, сопровождающего прямую сократительную функцию мышц. У одиночных же пчел обнаружен эффект возрастания потребления кислорода

что у ящериц такая тепловая одышка способствует стабилизации температуры тела и мозга. Эта реакция регулируется с участием гипоталамуса; исходным стимулом для ее включения служит определенная степень перегрева организма. Частота дыхательных движений прямо коррелирует со степенью тепловой нагрузки.

Эффективность тепловой одышки неодинакова у разных видов и, вероятно, связана с их экологическими особенностями. Выяснено, например, что у серого варана, обитающего на песчаных дюнах, эта реакция более эффективна, чем у шипохвоста, живущего в каменистой пустыне, при меньшей средней и максимальной температурах субстрата.

Многие виды черепах используют для охлаждения испарение слюны, которой они смачивают поверхность кожи головы и передних конечностей. Реакция слюноотделения регулируется на уровне центральной нервной системы: удаление среднего мозга полностью снимало этот эффект. Некоторые черепахи с тем же успехом используют накопившуюся в мочевом пузыре мочу, обрызгивая ею кожу задних конечностей. Эти реакции проявляются лишь при определенной степени перегрева и заметно затормаживают дальнейшее нарастание температуры тела.

Адаптивное усиление теплоотдачи как механизм предотвращения перегрева организма свойственно преимущественно обитателям жаркого климата. У животных помимо испарительной теплоотдачи адаптации такой направленности могут быть связаны с сосудистой регуляцией. Такая форма свойственна, например, многим ящерицам: расширение поверхностно расположенных сосудов эффективно увеличивает скорость кровотока в них, а соответственно и уровень отдачи тепла в окружающую среду. Эта реакция также регулируется центральной нервной системой, хотя в некоторых случаях (опыты с морскими игуанами) может возникать и локально в перегреваемых участках кожи.

Адаптивное поведение. Для животных характерен еще один способ приспособления к температурным условиям среды — адаптивное поведение. У низших форм оно выражено в виде простых актов положительного или отрицательного термотропизма, а у более высокоорганизованных групп представлено набором достаточно сложных поведенческих реакций. Существуют два главных принципа поведенческой терморегуляции: активный выбор мест с наиболее благоприятным микроклиматом и смена поз.

Способность к выбору мест с оптимальными (в пределах доступного) *условиями температуры, влажности и инсоляции* отмечена практически у всех исследованных в этом отношении видов. Многие насекомые, пресмыкающиеся и амфибии активно отыскивают освещенные солнцем места для обогрева. Прямая инсоляция для поднятия температуры весьма эффективна: например, прыткая ящерица *Lacerta agilis* на прямом солнце повышает температуру тела до 33—37°C всего за 20—25 мин.

Получив необходимое «стартовое» количество тепла, животное может перемещаться в тень, некоторое время поддерживая температуру за счет локомоции. На протяжении активного времени суток такие перемещения в поисках мест прогревания могут повторяться неоднократно; все зависит от погоды и интенсивности мышечной работы. Некоторые животные используют для прогрева тепло, накопленное песком, скалами и т. п. Соответственно способу обогрева рептилий часто подразделяют на *гелиотермных* (нагреваются на солнце) и *геотермных* (прогрев от субстрата).

У некоторых водных животных аналогичная задача решается перемещением между более мелководными, хорошо прогреваемыми зонами прибрежных вод, и более глубокими и прохладными участками. Так, манящий краб рода *Uca*, проявляя положительный фототаксис, выходит на мелководье, когда там вода прогревается солнцем; в жаркое время дня животное уходит на глубину или скрывается в норах.

В эксперименте способность пойкилотермных животных к выбору оптимальных температур отчетливо демонстрируется в приборах, где создается градиент температур. Опыты с рыбами, рептилиями, насекомыми и другими животными показывают специфичность предпочитаемых температур для отдельных видов и популяций. При этом отличия предпочитаемых температур хорошо коррелируют с разницей температурных условий в естественных местообитаниях, показывая совпадение поведенческих реакций с «настройкой» физиологических механизмов температурных адаптаций.

В ряде случаев наблюдается довольно тонкое избирание вариантов микроклимата. Так, некоторые пауки в зависимости от погоды меняют высоту расположения ловчих сетей: в холодную погоду — близко от земли, в жаркую — выше. Многие черви, моллюски, ракообразные, многоножки используют естественные укрытия с характерным микроклиматом или делают собственные. Еще более характерно использование укрытий для позвоночных.

Смена поз — существенная форма адаптации теплообмена. При обогреве многие животные не только перемещаются на солнечные участки, но и принимают специфические позы, при которых увеличивается поверхность, прогреваемая прямыми солнечными лучами. Наблюдения Дж. Бартоломью (1965) за морскими игуанами на Галапагосских о-вах показали, что в разных ситуациях эти рептилии используют разные позы обогрева. Рано утром или при облачной погоде игуаны принимают «распростертые» позы, прижимаясь всем телом к субстрату, распластываясь на нем. При этом поверхность, обогреваемая солнцем, максимальна. При начале перегрева ящерицы принимают «приподнятую» позу: передние конечности выпрямлены, голова и шея вытянуты вверх, грудь и передняя часть живота приподняты над субстратом. Тело ориентируется головой к солнцу, как бы «прячась» в

собственной тени. При такой позе радиационный обогрев снижен, поверхность тела открыта для обдувания ветром. Регуляция температуры с помощью смены поз для этого вида очень важна, поскольку места обитания игуан — открытые выходы лавовых пород, лишенные растительности и серьезных убежищ.

Эффективность адаптивного терморегуляторного поведения достаточно высока: с его помощью в течение активной части суток может поддерживаться почти постоянная температура тела. Это показано для ряда видов пресмыкающихся и земноводных. Регуляция поведенческих адаптаций осуществляется на уровне центральной нервной системы (у позвоночных животных с участием гипоталамической области промежуточного мозга).

Все формы активных терморегуляторных приспособлений (как физиологических, так и поведенческих) реализуются лишь в довольно узком диапазоне колебаний температуры тела. Вне пределов этого диапазона расположена область температур, переносимых в состоянии оцепенения на базе клеточно-тканевых адаптаций типа толерантности, о чем говорилось выше.

Суммируя сведения об особенностях теплообмена пойкилотермных организмов, подчеркнем принципиальное значение *эктотермности* этих форм, в основе которой лежит низкий уровень метаболизма. В силу этого температура тела, скорость физиологических процессов и общая активность пойкилотермов прямо зависят от температуры среды. Термические адаптации смягчают эту зависимость, но не снимают ее. Они реализуются главным образом по отношению к средним режимам теплового состояния среды и осуществляются преимущественно на клеточно-тканевом уровне по принципу «настройки» общей термостойкости тканей и температурного оптимума ферментов к этим режимам. Приспособления к конкретным, меняющимся температурам носят частный характер и включают отдельные формы физиологических реакций. В результате в широком диапазоне переносимых температур активная жизнедеятельность пойкилотермных организмов ограничена узкими пределами изменений внешней температуры.

4.3. ГОМОЙОТЕРМНЫЕ ОРГАНИЗМЫ

К этой группе относят два класса высших позвоночных — *птицы и млекопитающие*. Принципиальное отличие теплообмена *гомойотермных*¹ животных от пойкилотермных заключается в том, что приспособления к меняющимся температурным условиям среды основаны у них на функционировании комплекса активных регуляторных механизмов поддержания теплового гомеостаза внутренней среды организ-

¹ От греч. homoios — одинаковый, подобный.

ма. Благодаря этому биохимические и физиологические процессы всегда протекают в оптимальных температурных условиях.

Гомойотермный тип теплообмена базируется на высоком уровне метаболизма, свойственном птицам и млекопитающим. Интенсивность обмена веществ у этих животных на один-два порядка выше, чем у всех других живых организмов при оптимальной температуре среды. Так, у мелких млекопитающих потребление кислорода при температуре среды 15—20°C составляет примерно 4—5 тыс. $\text{см}^3 \cdot \text{кг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$, а у беспозвоночных животных при такой же температуре — 10—20 $\text{см}^3 \cdot \text{кг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$. При одинаковой массе тела (2,5 кг) суточный метаболизм гремучей змеи составляет 32,3 Дж/кг (382 Дж/м²), у сурка — 120,5 Дж/кг (1755 Дж/м²), у кролика — 188, 2 Дж/кг (2600 Дж/м²).

Высокий уровень метаболизма приводит к тому, что у гомойотермных животных в основе теплового баланса лежит использование собственной теплопродукции, значение внешнего обогрева относительно невелико. Поэтому птиц и млекопитающих относят к *эндотермным*¹ организмам. Эндотермия — важное свойство, благодаря которому существенно снижается зависимость жизнедеятельности организма от температуры внешней среды.

Температура тела. Гомойотермные животные не только обеспечены теплом за счет собственной теплопродукции, но и способны активно регулировать его производство и расходование. Благодаря этому им свойственна высокая и достаточно устойчивая температура тела. У птиц глубинная температура тела в норме составляет около 41°C с колебаниями у разных видов от 38 до 43,5°C (данные по 400 видам). В условиях полного покоя (основной обмен) эти различия несколько сглаживаются, составляя от 39,5 до 43,0°C. На уровне отдельного организма температура тела показывает высокую степень устойчивости: диапазон ее суточных изменений обычно не превышает 2—4°C, причем эти колебания не связаны с температурой воздуха, а отражают ритм обмена веществ. Даже у арктических и антарктических видов при температуре среды до 20—50°C мороза температура тела колеблется в пределах тех же 2—4°C.

Повышение температуры среды иногда сопровождается некоторым возрастанием температуры тела. Если исключить патологические состояния, оказывается, что в условиях обитания в жарком климате некоторая степень *гипертермии*² может быть адаптивной: при этом уменьшается разница температуры тела и среды и снижаются затраты воды на испарительную терморегуляцию. Аналогичное явление отмечено и у некоторых млекопитающих: у верблюда, например, при дефиците воды температура тела может подниматься от 34 до 40°C. Во всех таких случаях отмечена повышенная тканевая устойчивость к гипертермии.

¹ От греч. endos — внутри.

² От лат. hyper — над, сверх.

У млекопитающих температура тела несколько ниже, чем у птиц, и у многих видов подвержена более сильным колебаниям. Отличаются по этому показателю и разные таксоны. У однопроходных ректальная температура составляет 30—33°C (при температуре среды 20°C), у сумчатых она несколько выше — около 34°C при той же внешней температуре. У представителей обеих этих групп, а также у неполнозубых довольно заметны колебания температуры тела в связи с внешней температурой: при снижении температуры воздуха от 20—25 до 14—15°C регистрировалось падение температуры тела на два с лишним градуса, а в отдельных случаях — даже на 5°C.

У грызунов средняя температура тела в активном состоянии колеблется в пределах 35—39,5°C, в большинстве случаев составляя 36—37°C. Степень устойчивости ректальной температуры у них в норме выше, чем у рассмотренных ранее групп, но и у них отмечены колебания в пределах 3—5°C при изменении внешней температуры от 0 до 35°C.

У копытных и хищных температура тела поддерживается весьма устойчиво на свойственном виду уровне; межвидовые отличия обычно укладываются в диапазон от 35,2 до 39°C. Для многих млекопитающих характерно снижение температуры во время сна; величина этого снижения варьирует у разных видов от десятых долей градуса до 4—5°C.

Все сказанное относится к так называемой *глубокой температуре тела*, характеризующей тепловое состояние термостатируемого «ядра» тела. У всех гомойотермных животных наружные слои тела (покровы, часть мускулатуры и т. д.) образуют более или менее выраженную «оболочку», температура которой изменяется в широких пределах. Таким образом, устойчивая температура характеризует лишь область локализации важных внутренних органов и процессов. Поверхностные же ткани выдерживают более выраженные колебания температуры. Это может быть полезным для организма, поскольку при такой ситуации снижается температурный градиент на границе организма и среды, что делает возможным поддержание теплового гомеостаза «ядра» организма с меньшими расходами энергии.

Механизмы терморегуляции. Физиологические механизмы, обеспечивающие тепловой гомеостаз организма (его «ядра»), подразделяются на две функциональные группы: механизмы химической и физической терморегуляции.

Химическая терморегуляция представляет собой регуляцию теплопродукции организма. Тепло постоянно вырабатывается в организме в процессе окислительно-восстановительных реакций метаболизма. При этом часть его отдается во внешнюю среду тем больше, чем больше разница температуры тела и среды. Поэтому поддержание устойчивой температуры тела при снижении температуры среды требует соответствующего усиления процессов метаболизма и сопровождающего их

теплообразования, что компенсирует теплотери и приводит к сохранению общего теплового баланса организма и поддержанию постоянства внутренней температуры. Процесс рефлекторного усиления теплопродукции в ответ на снижение температуры окружающей среды и носит название химической терморегуляции.

Выделение энергии в виде тепла сопровождается функциональную нагрузку всех органов и тканей (табл. 4.2) и свойственно всем живым организмам. Специфика гомойотермных животных состоит в том, что изменение теплопродукции как реакция на меняющуюся температуру представляет у них специальную реакцию организма, не влияющую на уровень функционирования основных физиологических систем.

Т а б л и ц а 4.2. Теплопродукция различных органов человека в покое (по J. Aschoff et al., 1971)

Орган	Масса		Теплопродукция	
	кг	процент от массы тела	Дж/мин	процент от общей теплопродукции
Почки	0,29	0,45	420	7,7
Сердце	0,29	0,45	584	10,7
Легкие	0,60	0,90	239	4,4
Мозг	1,35	2,10	874	16,0
Органы брюшной полости	2,50	3,80	1827	33,6
Кожа	5,00	7,80	101	1,9
Мышцы	27,00	41,50	893	15,7
Остальные органы	27,97	42,00	546	10,0

Специфическое терморегуляторное теплообразование сосредоточено преимущественно в скелетной мускулатуре и связано с особыми формами функционирования мышц, не затрагивающими их прямую моторную деятельность. Повышение теплообразования при охлаждении может происходить и в покоящейся мышце, а также при искусственном выключении сократительной функции действием специфических ядов.

Один из наиболее обычных механизмов специфического терморегуляторного теплообразования в мышцах — так называемый *терморегуляционный тонус*. Он выражен микросокращениями фибрилл, регистрируемыми в виде повышения электрической активности внешне неподвижной мышцы при ее охлаждении. Терморегуляционный тонус повышает потребление кислорода мышцей подчас более чем на 150 %. При более сильном охлаждении наряду с резким повышением терморегуляционного тонуса включаются видимые сокращения мышц в форме холодовой дрожи. Газообмен при этом возрастает до 300—400 % (К.П. Иванов, 1965). Характерно, что по доле участия в терморегуляторном теплообразовании мышцы неравноценны. У мле-

копитающих наиболее велика роль жевательной мускулатуры и мышц, поддерживающих позу животного, т. е. функционирующих в основном как тонические. У птиц наблюдается сходное явление.

При длительном воздействии холода сократительный тип термогенеза может быть в той или иной степени замещен (или дополнен) переключением тканевого дыхания в мышце на так называемый свободный (нефосфорилирующий) путь, при котором выпадает фаза образования и последующего расщепления АТФ. Этот механизм не связан с сократительной деятельностью мышц. Общая масса тепла, выделяющегося при свободном дыхании, практически такая же, как и при дрожевом термогенезе, но при этом большая часть тепловой энергии расходуется немедленно, а окислительные процессы не могут быть заторможены недостатком АДФ или неорганического фосфата. Последнее обстоятельство позволяет беспрепятственно поддерживать высокий уровень теплообразования в течение длительного времени (В.П. Скулачев, 1962).

У млекопитающих имеется еще одна форма недрожевого термогенеза, связанная с окислением особой бурой жировой ткани, откладывающейся под кожей в области межлопаточного пространства, шеи и грудной части позвоночника. Бурый жир содержит большое количество митохондрий и пронизан многочисленными кровеносными сосудами. Под действием холода увеличивается кровоснабжение бурого жира, интенсифицируется его дыхание, возрастает выделение тепла. Важно, что при этом непосредственно нагреваются расположенные вблизи органы: сердце, крупные сосуды, лимфатические узлы, а также центральная нервная система. Бурый жир используется, главным образом, как источник экстренного теплообразования, в частности при разогревании организма животных, выходящих из состояния спячки. Роль бурого жира у птиц не ясна. Долгое время считалось, что его у них вообще нет; в последнее время появились сообщения об обнаружении этого типа жировой ткани у птиц, но ни точной идентификации, ни функциональной оценки ее не проведено.

Изменения интенсивности обмена веществ, вызванные влиянием температуры среды на организм гомойотермных животных, закономерны (рис. 4.12). В определенном интервале внешних температур теплопродукция, соответствующая обмену покоящегося

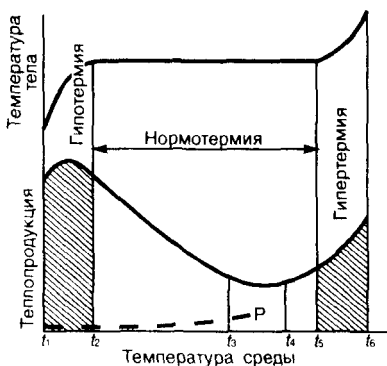


Рис. 4.12. Динамика теплопродукции и температуры тела гомойотермного организма в зависимости от температуры среды (по Н. Precht et al., 1965). Пунктиром обозначены соответствующие изменения теплопродукции пойкилотермного организма; остальные пояснения см. в тексте

организма, полностью скомпенсирована его «нормальной» (без активной интенсификации) теплоотдачей. Теплообмен организма со средой сбалансирован. Этот температурный интервал называют *термoneйтральной зоной* (рис. 4.12, $t_3—t_4$). Уровень обмена в этой зоне минимален. Нередко говорят о *критической точке*, подразумевая конкретное значение температуры, при котором достигается тепловой баланс со средой. Теоретически это верно, но экспериментально установить такую точку практически невозможно из-за постоянных незакономерных колебаний метаболизма и нестабильности теплоизолирующих свойств покровов.

Понижение температуры среды за пределы термoneйтральной зоны вызывает рефлекторное повышение уровня обмена веществ и теплопродукции до уравнивания теплового баланса организма в новых условиях. В силу этого температура тела остается неизменной. На рис. 4.12 этот процесс соответствует отрезку $t_3—t_2$, который обозначается как *зона химической терморегуляции*. Диапазон температур, в котором осуществляется эффективная химическая терморегуляция, видоспецифичен. Понижение температуры за пределы эффективной терморегуляции (отрезок $t_2—t_1$) приводит к нарушению теплового баланса, переохлаждению и гибели организма.

Повышение температуры среды за пределы термoneйтральной зоны также вызывает повышение уровня обмена веществ, что вызвано включением механизмов активизации отдачи тепла, требующих дополнительных затрат энергии на свою работу. Так формируется *зона физической терморегуляции* ($t_4—t_5$), на протяжении которой температура также остается стабильной. По достижении определенного порога (t_5) механизмы усиления теплоотдачи оказываются неэффективными, начинается перегрев и в конце концов гибель организма (t_6).

Видовые отличия химической терморегуляции выражаются в разнице уровня основного (в зоне термoneйтральности) обмена, положения и ширины термoneйтральной зоны, интенсивности химической терморегуляции (повышение обмена при снижении температуры среды на 1°C), а также в диапазоне эффективного действия терморегуляции. Все эти параметры отражают экологическую специфику отдельных видов и адаптивным образом меняются в зависимости от географического положения региона, сезона года, высоты над уровнем моря и ряда других экологических факторов.

Физическая терморегуляция объединяет комплекс морфофизиологических механизмов, связанных с регуляцией теплоотдачи организма как одной из составных частей его общего теплового баланса. Главное приспособление, определяющее общий уровень теплоотдачи организма гомойотермного животного, — строение теплоизолирующих покровов. Теплоизоляционные структуры (перья, волосы) не обуславливают гомойотермию, как это иногда думают. В ее основе лежит высокий и

регулируемый уровень обмена. Значение теплоизоляции состоит в том, что, уменьшая теплотери, она способствует поддержанию гомеотермии с меньшими энергетическими затратами. Это особенно важно при обитании в условиях устойчиво низких температур, поэтому теплоизолирующие покровные структуры и прослойки подкожного жира наиболее выражены у животных из регионов холодного климата.

Механизм теплоизолирующего действия перьевого и волосяного покровов заключается в том, что определенным образом расположенные, различные по структуре группы волос или перьев удерживают вокруг тела слой воздуха, который и выполняет роль теплоизолятора. Адаптивные изменения теплоизолирующей функции покровов сводятся к перестройке их структуры, включающей соотношение различных типов волос или перьев, их длину и густоту расположения. Именно по этим параметрам отличаются обитатели различных климатических зон, они же определяют сезонные изменения теплоизоляции. Показано, например, что у тропических млекопитающих теплоизоляционные свойства шерстного покрова почти на порядок ниже, чем у обитателей Арктики. Тому же адаптивному направлению следуют сезонные изменения теплоизолирующих свойств покровов в процессе линьки.

Рассмотренные особенности характеризуют устойчивые свойства теплоизолирующих покровов, определяющие общий уровень тепловых потерь, и, по существу, не представляют собой активных терморегуляционных реакций. Возможность лабильной регуляции теплоотдачи определяется подвижностью перьев и волос, в силу чего на фоне неизменной структуры покрова возможны быстрые изменения толщины теплоизолирующей воздушной прослойки, а соответственно и интенсивности теплоотдачи. Степень распушенности волос или перьев может быстро меняться в зависимости от температуры воздуха и от активности самого животного. Такую форму физической терморегуляции обозначают как *пилomotorную реакцию*¹. Эта форма регуляции теплоотдачи действует главным образом при низкой температуре среды и обеспечивает не менее быстрый и эффективный ответ на нарушения теплового баланса, чем химическая терморегуляция, требуя при этом меньших затрат энергии.

Регуляторные реакции, направленные на сохранение постоянной температуры тела при перегреве, представлены различными механизмами усиления теплоотдачи во внешнюю среду. Среди них широко распространена и обладает высокой эффективностью теплоотдача путем интенсификации испарения влаги с поверхности тела или (и) верхних дыхательных путей. При испарении влаги расходуется тепло, что может способствовать сохранению теплового баланса. Реакция включается при признаках начинающегося перегрева организма.

¹ От лат. pilus — волос; для птиц правильнее говорить о пилomotorной реакции.

Регулируемое испарение воды кожей свойственно млекопитающим, имеющим потовые железы. Усиление *потоотделения*, как правило, не прямо зависит от температуры среды, а начинается по достижении определенного порога ее повышения, сопровождающегося началом перегревания организма. При этом интенсивность потоотделения возрастает пропорционально повышению температуры среды, а также при увеличении эндогенного теплообразования, например при мышечной работе. Роль потоотделения в общей системе терморегуляции различна у разных видов. Во многих случаях эта реакция представляет собой главный путь поддержания теплового баланса при высокой температуре. Выраженность потоотделения связана с экологией видов. Так, у индийского зебувидного скота потовые железы крупнее и более многочисленны по сравнению с европейскими породами. Некоторые виды животных (например, австралийские сумчатые) используют для охлаждения организма испарение слюны, которой они смачивают поверхность тела.

Не менее эффективен охлаждающий механизм, включающий *испарение влаги с поверхности слизистых оболочек ротовой полости и верхних дыхательных путей*. Этот процесс при высокой температуре интенсифицируется учащенным поверхностным дыханием — *полипноэ*, что особенно характерно для млекопитающих. У верблюда, например, при жаре частота дыхания возрастает до 8—18 в 1 мин (против 6—11 в комфортных условиях), у крупного рогатого скота — до 250, у собак, для которых регуляция потоотделением не характерна, — до 300—400 дыханий в 1 мин против 20—40 в норме. При полипноэ изменяется не только частота дыхания, но и его «структура». Показано, что у собак при тепловой одышке практически весь выдыхаемый воздух проходит через рот, где и испаряется влага со стенок ротовой полости и с поверхности языка (К. Шмидт-Нильсен, 1976).

У птиц потовых желез нет, и терморегуляторная влагоотдача связана только с усилением вентиляции ротовой полости и верхних дыхательных путей. Усиление испарения достигается либо путем полипноэ, либо характерными для птиц колебательными движениями нижней стороны шеи, в которых участвует гиоидный аппарат (так называемая *горловая дрожь*). Чаще оба механизма действуют одновременно: по мере нарастания температуры воздуха частота дыхательных движений увеличивается постепенно, а интенсификация горловой дрожи включается лишь по достижении определенного температурного порога. Испарение влаги, а соответственно и теплоотдача существенно возрастают только после перехода температуры через эту пороговую величину. Во всех случаях включению механизмов активной испарительной теплоотдачи предшествует некоторое повышение внутренней температуры.

С увеличением температуры среды возрастает не только уровень испарения, но и терморегуляторная эффективность этой реакции. Так, у домового воробья в опытах известного орнитолога-физиолога Ч. Кенди при температуре среды 5°C на испарение влаги приходилось 9,2% общих потерь тепла, при 25°C — 16, при 35°C — 31 %, а при повышении температуры до 43°C практически вся теплоотдача шла этим путем, компенсируя около половины всей теплопродукции, что вообще характерно для мелких птиц. У более крупных видов эффективность испарительной теплоотдачи еще более высока: при повышении температуры среды до величин, близких к температуре тела, она становится главным путем оттока тепла, компенсируя до 100 % общей теплопродукции, а иногда и превышая эту величину.

Как и у млекопитающих, степень развития терморегуляторной теплоотдачи у птиц коррелирует с экологическими особенностями видов; эта реакция более эффективна у обитателей жарких и сухих регионов и менее выражена у птиц умеренного климата.

В комплекс механизмов физической терморегуляции входят и *сосудистые реакции*, элементы которых встречаются и у пойкилотермных животных. У гомойотермных эти реакции выражены в более активной форме и могут служить приспособлением как к повышению температуры среды за пределы термической нейтральности, так и к ее понижению. В первом случае адаптивный ответ выражается в расширении мелких кровеносных сосудов, расположенных близко к поверхности кожи; это ведет к усилению отдачи тепла во внешнюю среду. Во втором случае происходит сжатие поверхностных и расширение глуболежащих сосудов, что приводит к консервации тепла в организме. Такая форма регуляции теплоотдачи наиболее выражена у млекопитающих с относительно коротким и редким мехом, лишенным густого подшерстка. У зверей с густым мехом и у птиц сосудистая регуляция может быть эффективной только в сочетании с определенными морфологическими адаптациями.

В частности, большое значение в терморегуляции имеют участки дыхательных путей с развитой сетью кровеносных сосудов — например, в носовых ходах млекопитающих. В результате теплообмена с этими сосудистыми системами вдыхаемый воздух нагревается, а стенки носовых ходов охлаждаются; при выдохе происходит обратный процесс. В результате осуществляется сохранение тепла в организме. Аналогичные теплообменники описаны у пингвинов. Показано, что у них при внешней температуре 5°C температура выдыхаемого воздуха была 9°C. В результате теплообмена в организм возвращалось 83,4 % тепла, поглощенного вдыхаемым воздухом.

У птиц в сосудистой терморегуляции участвуют специализированные неоперенные участки тела. Известно, что голые, богато васкуляризированные «украшения» на голове куриных птиц имеют

температуру более низкую и изменчивую, чем температура тела. Предполагают, что это *область сосудистой терморегуляции*. Аналогичную функцию, вероятно, выполняют оголенные участки на голове и шее и у других птиц, главным образом у видов тропического происхождения.

Специфическая функция регуляции теплоотдачи присуща и лишненным оперения лапам птиц. Изменение просвета артериальных и венозных сосудов, тесно соприкасающихся друг с другом, эффективно увеличивает теплоотдачу при перегреве (особенно связанном с мускульной работой) и не менее эффективно консервирует тепло в организме при холодах. У уток, например, с помощью артериовенозных теплообменников в лапах потеря тепла уменьшается на 14—30 %. Аналогичные теплообменные структуры имеются у арктических чистиковых, у пингвинов; подобные же терморегуляторные приспособления характерны для ластоногих.

Все формы активной терморегуляции контролируются на уровне центральной нервной системы. Для гомойотермных животных характерен высокий уровень развития нервной системы, способность ее центральных структур к осуществлению сложной интеграции и регуляции всех функций организма. Информация о тепловом состоянии организма концентрируется в спинном мозгу и в гипоталамической части головного мозга. Интегрированный терморегуляторный ответ организма формируется на уровне преоптико-гипоталамической области головного мозга.

Морфофизиологические приспособления к температурному фактору дополняются у птиц и млекопитающих сложными формами *приспособительного поведения*¹. Основная биологическая роль поведенческих адаптаций заключается в создании условий для более экономного расходования энергии на терморегуляцию, снижения напряженности физиологических терморегуляторных функций. Во многих экологических ситуациях, когда неблагоприятная температура сочетается с малой доступностью кормов (суровая снежная зима, жаркие засушливые сезоны и т. п.), такое «дополнение» к собственно терморегуляторным механизмам весьма эффективно.

Одна из распространенных форм терморегуляторного поведения — использование особенностей микроклимата. Выбор мест, характеризующихся укрытостью от ветра, сглаженными суточными перепадами температур и т. п., ведет к значительному сокращению энергозатрат на физиологическую терморегуляцию и широко используется многими видами птиц и млекопитающих. Для птиц, в частности, большое значение имеет выбор мест для ночлега: в густых кронах, зарослях тростника и др. температура может быть на 5—8°C выше, чем на открытом месте.

¹ Один из известных экологических физиологов И.Д. Стрельников называл такие приспособления *экологической терморегуляцией*.

Экономия энергозатрат на ночевках повышается еще и благодаря образованию тесных скоплений, что представляет еще одну форму терморегуляторного поведения. Описано, например, что пищухи *Certhia* собираются в холодную погоду группами до 20 особей; подобные же скопления образуют на ночь в густых кустарниках ополовнички *Aegithalos caudatus*. Отмечены групповые ночевки и у грызунов; экспериментально показано, что в тесных группах существенно снижаются энергозатраты на терморегуляцию.

В зонах умеренного климата многие млекопитающие и некоторые птицы в зимнее время используют теплоизолирующие свойства снежного покрова. В районах с суровыми, но многоснежными зимами температура под снегом может быть на 15—18°C выше внешней. При снеге высотой 20—25 см температура у поверхности почвы мало отклоняется от 0°C; замерзшая с осени почва может даже оттаивать (А.Н. Формозов, 1946). Подсчитано, что белая куропатка, ночуя в подснежной лунке, экономит около 45 % энергетических ресурсов.

Перечисленные примеры далеко не исчерпывают все формы приспособительного поведения. Сюда следует добавить способность многих птиц и млекопитающих к активному сооружению гнезд, нор и других убежищ с благоприятным микроклиматом, использование поз, экономящих расход энергии, сезонные перемещения, адаптивный характер суточной активности и т. п. Весь комплекс адаптивных поведенческих реакций, уменьшая напряженность энергообмена, расширяет экологические возможности гомойотермных животных.

Таким образом, в отличие от пойкилотермных организмов гомойотермные животные строят свой теплообмен на базе собственной теплопродукции. Комплекс специфических механизмов активной терморегуляции контролируется на уровне целого организма и делает внутренние процессы независимыми от колебаний внешней температуры. В результате температурный диапазон активной жизнедеятельности практически совпадает с диапазоном переносимых (от нижнего до верхнего порогов жизни) температур.

Обратимая гипотермия¹. Из этого правила, однако, есть исключения. В экологически напряженных условиях, при которых затруднено эффективное функционирование терморегуляторных систем, ряд видов млекопитающих и птиц обладают способностью к впадению в состояние оцепенения, внешне сходное с холодовым оцепенением пойкилотермных животных. На этом основании многие исследователи выделяют эти виды в особую категорию гетеротермных² животных, имея в виду, что они проявляют признаки и пойкилотермных, и гомойотермных форм. Поскольку фундаментальные свойства этих видов, так же как и их таксономическая принадлежность, соответствуют

¹ От греч. *hypo* — под, вниз; состояние организма, характеризующееся пониженной температурой тела.

² От греч. *heteros* — иной, другой.

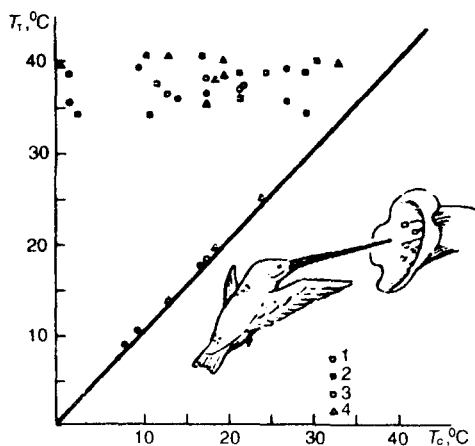


Рис. 4.13. Зависимости температуры тела (T_T) от температуры среды (T_C) у колибри во время обычного сна и в состоянии оцепенения (по R. Lasiewski, 1964)

Данные по птицам, находящимся в оцепенении, группируются около линии, соответствующей равенству T_T и T_C . Птицы в состоянии сна без оцепенения поддерживают T_T в пределах 34,4—41,2°C; 1 — *Calypte anna*, 2 — *C. costae*, 3 — *Selasphorus rufus*, 4 — *Archilochus alexandrii*

выделяются. Метаболические реакции на температуру сходны с пойкилотермным типом и выражены прямой зависимостью температуры тела и уровня обмена от внешней температуры (рис. 4.13, 4.14). После выхода из оцепенения животные полностью восстанавливают гомойотермный тип реакции.

Таблица 4.3. Кратность снижения уровня метаболизма во время спячки (M_c) по сравнению с активным состоянием (M_a) у грызунов (по Ch. Kayser, 1965)

Виды	Масса тела, г	M_a/M_c
Альпийский сурок <i>Marmota marmota</i>	2007	21,5
Обыкновенный еж <i>Erinaceus europaeus</i>	642	46,6
Европейский суслик <i>Citellus citellus</i>	227	53,0
Соня-полчок <i>Glis glis</i>	129	72,6
Садовая соня <i>Eliomys quercinus</i>	63	56,6
Орешниковая соня <i>Muscardinus avellanarius</i>	19	76,6

Обратимая гипотермия может быть выражена в трех основных формах. У стрижей, ласточек, некоторым сумчатым, тенреков, многих грызунов проявляется нерегулярное оцепенение, прямо связанное с резкими по-

понятию гомойотермии, правильнее говорить в этом случае о видах, обладающих свойством обратимой гипотермии, т. е. способностью снижать регулируемую температуру тела и вновь ее восстанавливать.

Внешне состояние обратимой гипотермии характеризуется тем, что животное, в норме эффективно регулирующее температуру тела, снижает ее практически до уровня окружающей температуры и впадает в состояние оцепенения. При этом оно обычно находится в каком-то укрытии и лежит неподвижно, не проявляя внешних признаков жизни. Дыхание редкое, часто незаметное при визуальном наблюдении. Уровень метаболизма значительно снижен (табл. 4.3), экскреты не

холоданиями, дождями, снегопадами и другими неблагоприятными условиями. По восстановлении нормальных условий восстанавливается и температура тела этих животных, и способность к ее активной регуляции.

У многих видов существуют *суточные циклы смены активного состояния и оцепенения*. В наиболее отчетливой форме такие циклы присущи многим видам колибри и летучим мышам. При этом суточный ритм у этих двух групп прямо противоположен: колибри активны днем и впадают в оцепенение ночью, а у рукокрылых, ведущая ночной образ жизни, наблюдается дневная гипотермия.

Наконец, хорошо известны *сезонные циклы* обратимой гипотермии, которую в этом случае принято называть *зимней спячкой*¹. Зимняя спячка широко распространена среди грызунов и рукокрылых, но встречается и у однопроходных, сумчатых и насекомоядных (ежи, тенреки). По современным данным, «зимний сон» медведей физиологически также принципиально не отличается от спячки. Среди птиц регулярная сезонная спячка достоверно описана лишь для одного из американских козодоев *Phalaenoptilus nuttallii*, хотя, возможно, существует и у некоторых других видов.

Детальные исследования показывают, что физиологически обратимая гипотермия существенно отличается от оцепенения пойкилотермных животных. У птиц и млекопитающих нет прямой зависимости перехода в гипотермическое состояние от температуры среды, хотя она и может играть роль «сигнального фактора» (например, при нерегулярной форме гипотермии). Но и в случае нерегулярной гипотермии непосредственным стимулом перехода в состояние оцепенения служит определенная степень истощения организма, вызванного ухудшением кормовых условий. Способность возврата к *нормотермии* при потеплении подчеркивает активный характер этого процесса.

У видов с суточной ритмикой гипотермии, как это показано экспериментально, снижение обмена вещества и температуры тела регулируется временем суток на основе фотопериодической реакции типа *эндогенных биологических часов* (см. гл. 7). То же относится и к переходу в активное состояние. Изменения уровня обмена в обоих случаях идут быстро, опережая суточный ход температуры воздуха.

¹ Для ряда видов млекопитающих известна также *летняя спячка*, в принципе отличающаяся от зимней лишь более высокой температурой тела животного.

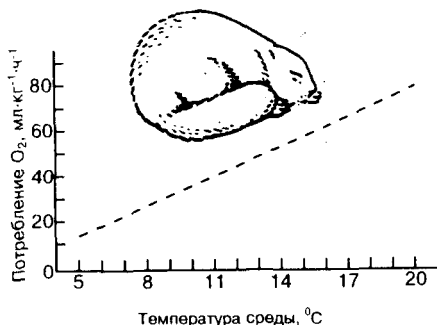


Рис. 4.14. Потребление кислорода находящимися в спячке сусликами *Citellus citellus* при меняющейся температуре среды (по V. Popovic, 1952)

Более того, у летучих мышей суточная динамика температуры тела противоположна изменениям внешней температуры.

Сезонная гипотермия сопряжена с определенной физиологической подготовкой организма: накоплением жировых запасов, перестройкой функций эндокринной системы и др. Впадение в оцепенение представляет собой активно регулируемый процесс. Во время оцепенения сохраняется нервный контроль теплового состояния организма, что видно по форме энцефалограмм. Известно также, что в случае разрушения «пробки» у входа зимовочной норы суслика зверек быстро поднимает температуру тела, становится активным, заделывает вход, после чего вновь переходит в состояние спячки.

Для большинства зимоспящих видов характерны спонтанные временные пробуждения в течение периода спячки. Выход из спячки регулируется на основе эндогенных сезонных ритмов; возвращение к нормотермии быстрее, разогрев ведется с участием эндогенного теплообразования в буром жире. Все это свидетельствует об активном характере выхода из гипотермии.

Таким образом, смена активного состояния оцепенением, и наоборот у «гетеротермных» животных представляет собой регулируемый процесс. Показано, что разрушение или повреждение гипоталамуса снимает возможность впадения в спячку. Температура среды, как и ряд других факторов, в большинстве случаев играет в этих процессах сигнальную роль. Лишь у некоторых млекопитающих с недостаточно эффективной системой терморегуляции изменения внешней температуры имеют более прямое влияние.

Биологическое значение обратимой гипотермии во всех ее формах сходно — это приспособление к переживанию резко неблагоприятных условий. Эффект такой адаптации заключается в экономии затрат энергии в условиях экологической невозможности (или крайнего затруднения) восполнения энергоресурсов организма. Конкретные формы обратимой гипотермии соответствуют особенностям биологии отдельных видов и экологическим условиям их существования.

Итак, адаптивные изменения теплообмена у гомойотермных животных могут быть направлены не только на поддержание высокого уровня обмена веществ, как у большинства птиц и млекопитающих, но и на установку низкого его уровня в условиях, грозящих истощением энергетических резервов. Такая способность к переключению типов регуляции теплообмена существенно расширяет экологические возможности, заложенные на основе гомойотермии.

4.4. СТРАТЕГИИ ТЕПЛООБМЕНА

В эволюции органического мира температурные адаптации развивались двумя разными путями. Для большинства живых форм характерен *пойкилотермный тип теплообмена*, при котором приспособления к температурным воздействиям в основном осуществляются по отно-

шению к средним режимам температур, сохраняющимся длительное время (географические и сезонные адаптации). Адаптации происходят в первую очередь на клеточно-тканевом уровне и выражаются в соответствии общей температурной устойчивости и оптимума активности ферментных систем характерным для данного вида режимам температур. Приспособления к конкретным, лабильным температурным условиям носят по преимуществу характер простых поведенческих реакций. Отдельные физиологические приспособления, свойственные ряду видов, имеют относительно частный характер и никогда не образуют комплексов, способных регулировать все составляющие теплообмена.

Принципиально иной тип приспособления к температурному фактору свойствен *гомойотермным животным*. У них температурные адаптации связаны с активным поддержанием постоянства внутренней температуры и основаны на высоком уровне метаболизма и эффективной регулирующей функции центральной нервной системы. Комплекс морфофизиологических механизмов поддержания теплового гомеостаза организма — специфическое свойство гомойотермных животных.

Существуют различные мнения о степени дискретности принципов пойкилотермии и гомойотермии. Ряд ученых исходят из того, что разделение живых организмов на эти две группы необоснованно и имеет чисто количественный характер (G. Whittow, 1970). Сходная позиция основывается на том, что и пойкилотермным организмам (особенно у животных) присущи отдельные терморегуляторные реакции. «Фактически пойкилотермия и гомойотермия — просто экстремумы в непрерывном ряду термальных реакций, определяющих использование разных ниш» (R. Hill, 1976). Заметим, кстати, что оба эти подхода рассматривают пойкилотермию и гомойотермию только по отношению к животным; расширение круга пойкилотермных организмов существенно ослабляет эти позиции.

Несмотря на наличие отдельных терморегуляторных реакций среди пойкилотермных организмов, две эти группы существенно отличаются по ряду принципиальных свойств: по уровню и устойчивости температуры тела (пойкило- и гомойотермные), по источникам тепловой энергии (экто- и эндотермные), по механизмам терморегуляторного теплообразования (бради- и тахиметаболические) и, наконец, по выраженности активных терморегуляторных механизмов, только у гомойотермов, образующих эффективный комплекс теплового гомеостазирования.

Пойкилотермия и гомойотермия по сущности этих явлений есть выражение разных эволюционных стратегий теплообмена. Одна из них допускает широкое расселение и занятие многообразных экологических ниш на базе общей температурной толерантности. Это стратегия *пойкилотермии*. Она не требует дополнительных затрат энергии на

активную терморегуляцию, но связана с прекращением активной деятельности в широком диапазоне колебаний температуры среды.

Вторая стратегия — *гомойотермия* — обеспечивает не менее широкое расселение и существование в различных экологических условиях на основе поддержания теплового гомеостаза внутренней среды. Это обеспечивает сохранение высокой биологической активности практически во всем диапазоне переносимых температур, но связано с большими энергозатратами на процессы терморегуляции. Поэтому гомойотермия могла сформироваться только у высших животных, общий путь эволюции которых характеризовался направленным повышением метаболизма и ослаблением прямых зависимостей от внешних факторов путем повышения эффективности центральных интегрирующих и регуляторных систем организма.

Было бы неправильно трактовать различия между этими группами как наличие каких-либо преимуществ у одной из них. Известно, что пойкилотермные организмы распространены по Земному шару не менее широко, чем гомойотермные. Энергетическая стоимость температурных адаптаций у них ниже, чем у птиц и млекопитающих. С другой стороны, последние способны сохранять активность в широком диапазоне температур. Видимо, это дает им определенные преимущества в межвидовых отношениях, облегчая захват более выгодных экологических ниш. Поддержание постоянно высокого уровня метаболизма, вероятно, выгодно и на уровне экосистем, так как обеспечивает устойчивость биогенного круговорота. Не исключено, что в эволюции гомойотермии участие птиц и млекопитающих в поддержании стабильности функционирования биогеоценологических систем сыграло существенную роль.

Глава 5

ВОДА И МИНЕРАЛЬНЫЕ СОЛИ

Вода имеет первостепенное значение в функционировании живых организмов. Это основная среда биохимических реакций, необходимая составная часть протоплазмы. Питательные вещества циркулируют в организме главным образом в виде водных растворов; в таком же виде транспортируются, а в значительной степени и выносятся из организма продукты диссимиляции. Вода составляет основную массу организмов растений и животных; ее относительное содержание в тканях колеблется в пределах 50—80 %, а у ряда видов и значительно выше. Так, в теле медуз содержится около 95 % воды, в тканях многих моллюсков — до 92. От количества воды и растворенных в ней солей в значительной мере зависят внутриклеточный и межклеточный обмен, а у гидробионтов — и осмотические взаимоотношения с внешней средой. Газообмен у животных возможен только при наличии влажных

поверхностей. У наземных организмов испарение влаги участвует в формировании теплового баланса со средой.

Водный обмен организма со средой складывается из двух противоположных процессов: *поступление* воды в организм и *отдача* ее во внешнюю среду. У высших растений этот процесс представлен насыщением воды из почвы корневой системой, проведением ее (вместе с растворенными веществами) к отдельным органам и клеткам и выведением в процессе транспирации. В водном обмене около 5 % воды используется для фотосинтеза, а остальное — на компенсацию испарения и поддержание *тургора*.

Животные получают влагу в виде питья, и этот путь для многих форм, даже водных, оказывается необходимым. Выведение воды происходит с мочой и экскрементами, а также путем испарения. Многие организмы, особенно обитающие в водной среде, способны получать и отдавать воду через покровы или специализированные участки тканей, проницаемые для воды. Это относится и к обитателям наземной среды: получение влаги из таких источников, как роса, туман, дождь, характерно для многих растений, беспозвоночных животных, амфибий.

Для животных важным источником воды является пища; при этом значение ее в водном обмене не исчерпывается содержанием воды в тканях кормовых объектов. В процессе окисления органических веществ образуется так называемая *метаболическая вода*. Усиленное питание сопровождается накоплением в организме жировых резервов; значение этих запасов двойное: это и энергетический резерв, и внутренний источник поступления воды в клетки и ткани.

Значительные колебания условий обеспечения влагой в разных средах, географических регионах и местообитаниях вызвало эволюционное становление широкого круга специальных адаптаций. Экологическое значение воды не ограничивается наличием скоплений ее в водоемах разного типа. В наземной среде не меньшее значение имеют *осадки*, которые определяют режим водоемов, почвенной влаги и влажности воздуха. Распределение осадков очень неравномерно. В тропических лесах выпадает более 1000 мм¹ осадков в год (на Гавайских островах до 12 м!), тогда как в пустынях тропического пояса — менее 200 мм в год (Сахара, Аравийские пустыни, Южная Калифорния). В умеренном поясе, в пустынях Центральной Азии, Ирана и др., также выпадает не более 250 мм осадков в год, в лесах этого пояса — больше (в Колхиде — до 2500 мм), но в общем осадки здесь менее обильны, чем в тропиках. Выпадение осадков подчас резко колеблется по сезону.

¹ 1 мм осадков соответствует выпадению 1 л воды на 1 м².

Влажность воздуха отражает содержание водяных паров на единицу объема (*абсолютная влажность*). Это показатель может быть выражен и отношением количества водяных паров к их количеству, насыщающему воздух при данной температуре (*относительная влажность, %*). Влажность воздуха определяет поступление воды в организм через покровы, а также условия потери воды этим путем и с поверхности дыхательных путей. В последнем случае важное значение имеет показатель *дефицита насыщения* — разность между количеством паров, насыщающих воздух при данной температуре, и абсолютной влажностью.

Водный обмен теснейшим образом связан с *обменом солей*. Определенный набор солей (ионов) представляет собой необходимое условие нормальных функций организма, так как соли входят в состав тканей, играя важную роль в обменных механизмах клеток. Изменение количества как воды, так и солей влечет за собой соответствующие сдвиги осмотических процессов и ионного равновесия. Водный и солевой аспекты обмена веществ связаны общими приспособлениями, поэтому обычно говорят об адаптациях *водно-солевого обмена* к условиям среды. Особо важное значение поддержание устойчивого водно-солевого обмена имеет для первичноводных организмов, у которых осмотические процессы осуществляются не только на суборганизменном уровне, но и с окружающей их водной средой, для которой соленость выступает как один из важнейших параметров.

5.1. ВОДНО-СОЛЕВОЙ ОБМЕН У ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ

По степени солености естественные водоемы условно подразделяются на *пресные* с соленостью менее 0,5 ‰, *солонатоводные* — соленость колеблется в пределах 0,5—16 и *солёные* — больше 16 ‰. Соленость океанических водоемов составляет 32—38 ‰ (в среднем 35 ‰), но самое высокое содержание солей характеризует не морские, а некоторые внутренние водоемы типа соленых озер, где концентрация электролитов доходит до 370 ‰. Естественно, обитание в столь различных условиях приводит к проявлению различного типа адаптаций, но и их наличие практически никому не обеспечивает *возможность обитания* во всем диапазоне встречающихся на Земле вариантов солености. По характеру водно-солевого обмена гидробионты довольно четко делятся на *пресноводных* и *морских*, хотя некоторые *эвригаллинные*¹ формы могут обитать и в тех, и в других условиях.

Для всех первичноводных организмов характерно наличие *проницаемых для воды покровов*, поэтому различие осмотической концентрации водной среды и жидкостей организма создает осмотический

¹ От греч. euryus — широкий, halinos — соленый.

ток воды в сторону большего осмотического давления. Результат осмотических процессов неодинаков для обитателей разных типов водоемов.

Жизнь формировалась в морской воде, что наложило свой отпечаток на основные физико-химические показатели живых организмов. У большинства обитателей морских водоемов концентрация солей в организме близка к таковой окружающей среды, а благодаря проницаемости покровов любые изменения солености немедленно уравниваются осмотическим током воды. Такие организмы принято называть *пойкилоосмотическими*¹. Таковы практически все цианобактерии и низшие растения, а также большинство морских беспозвоночных животных; последних часто называют *осмоконформерами*. Животные, способные к активной регуляции осмотического давления жидкостей тела, поддерживают относительное постоянство этого параметра внутренней среды независимо от окружающей воды; таких животных называют *гомойоосмотическими*, или *осморегуляторами*.

Первичноводные морские беспозвоночные в большинстве относятся к осмоконформерам. Осмотическое давление жидкостей их тела близко к таковому морской воды и изменяется параллельно изменениям внешней солености. Таких животных называют *изотоничными*. Впрочем, абсолютная изотоничность свойственна относительно немногим группам (кишечнополостные, иглокожие). У большинства других беспозвоночных регистрируется некоторое превышение осмотического давления внутренней среды организма (его *гипертоничность*), что обеспечивает постоянный приток в организм воды в пределах, легко уравниваемых процессами выделения. Так, для краба *Carcinus maenas* отмечены следующие соотношения солености (‰) воды и жидкостей тела:

Вода	0	0,9	1,9	3,4
Тело	1,48	1,65	1,99	3,09

Способность изотоничных животных переносить некоторые изменения солености среды определяется главным образом механизмами клеточной устойчивости к обводнению или дегидратации. Диапазон такой устойчивости обычно не очень велик, поэтому изоосмотические осмоконформеры распространены, как правило, в морских водоемах с относительно устойчивой соленостью. Беспозвоночным-осморегуляторам (высшие раки, моллюски, насекомые и некоторые другие) свойственно переносить более значительные колебания солености. Это обеспечивается механизмами активной регуляции осмотического давления внутренней среды, которые включают изменения проницаемо-

¹ По отношению к растениям чаще употребляется термин «*пойкилогидрические*» — от слова «гидратура», которым обозначается степень обводненности цитоплазмы (гидратура свободной воды — 100 %).

сти мембран, активный перенос ионов, а также изменения внутриклеточной концентрации свободных аминокислот в направлении, уравновешивающем суммарное осмотическое давление в клетке с внешней средой.

Эффект осморегуляторных реакций может быть достаточно заметным. Так, у мизиды *Neomysis interger* при солености среды ниже 20‰ осуществляется гиперосмотическая регуляция (поддержание более высокого осмотического давления в организме), а при солености выше 20‰ — гипоосмотическая. В результате в диапазоне солености среды от 2 до примерно 30‰ концентрация жидкостей тела поддерживается на уровне около 20‰. Обитающий в соленых озерах рачок *Artemia salina* характеризуется довольно сложной осморегуляцией, напоминающей таковую у высших костных рыб (см. ниже): обитая в гипертонической среде, эти рачки компенсируют осмотические потери воды тем, что пьют соленую воду. Избыток солей активно выводится через жабры. В результате, хотя жидкость в пищеварительном тракте всегда содержит много солей, гемолимфа сохраняет гипотоничность по отношению к среде.

Осмотическое давление не связано с набором и количественным соотношением различных ионов в жидкостях тела, а определяется лишь суммой растворенных частиц. Поэтому у пойкилоосмотических организмов имеется возможность осуществления *активной ионной регуляции*, которая определяет отличия количественных показателей содержания отдельных ионов в среде и в организме. Это основа жизнедеятельности организмов-концентраторов, способных избирательно извлекать из среды и накапливать в организме отдельные соли. В отличие от осморегуляции ионная регуляция свойственна большинству живых организмов.

Пресноводная осморегуляция. Среди пресноводных организмов изотоничных форм быть не может; концентрация жидкостей в их клетках и тканях всегда выше, чем в окружающей среде. Иными словами, пресноводные организмы гипертоничны, в силу чего внутрь организма направлен постоянный осмотический поток воды. Поэтому пресноводные гидробионты должны активно поддерживать осмотическое давление внутренней среды организма. Они относятся к гомойосмотическим формам.

У многих пресноводных животных различные покровные образования затрудняют проникновение воды через кожу (панцири, чешуя, слизь и т. п.). Однако полная изоляция организма от осмотического поступления воды невозможна, поскольку по меньшей мере эпителий органов дыхания и слизистой кишечника неизбежно контактирует с водой. Широко распространенным механизмом поддержания постоянного осмотического давления в организме является активное выведение избытка воды. В разных таксонах животного мира эта функция ложится на свойственные им органы выделения. Напряженность их

работы прямо зависит от разницы осмотического давления вне и внутри организма. Примером могут быть результаты опытов с инфузорией тифелькой (по А.С. Константинову, 1967):

Концентрация раствора NaCl, ‰	0	2,5	5,0	7,5	10,0
Выведение воды, в объемах тела за 1 ч	4,8	2,82	1,38	1,08	0,16

Неизбежные потери солей с мочой и экскрементами компенсируются активным переносом ионов из окружающей среды против градиента концентрации. У некоторых животных этот процесс идет через всю поверхность тела, но главную роль в активном переносе играют жабры и подобные им образования. Показано, в частности, что так называемые *анальные жабры* водных личинок ряда видов насекомых в первую очередь служат органом осморегуляции, возможно, вообще не участвуя в дыхании.

Активные процессы пресноводной осморегуляции открывают возможность беспозвоночным-осморегуляторам заселять солоноватоводные и даже соленые (до 30‰) водоемы.

Хороший пример развития системы пресноводной осморегуляции демонстрируют первичноводные позвоночные — круглоротые и рыбы. Предки их были морскими животными, но собственно подтип позвоночных эволюционно формировался в пресных или слабосоленых водах. Наиболее эффективная адаптация позвоночных к обитанию в гипотонической среде — *образование клубочковых почек*. Почка позвоночных животных с самого начала формировалась при ведущем значении именно осморегуляторной функции, тем более что продукты азотистого обмена — аммиак и мочевина — растворимы в воде и легко выводятся не только через почки, но и через жабры.

Специфическая черта строения почки рыб как органа осморегуляции — клубочковая система. В начальном участке почечных канальцев (нефронов) наряду с воронкой, открывающейся в полость тела, формируется замкнутый полый вырост — *Боуменова капсула*, внутри которого располагается клубочек кровеносных капилляров (рис. 5.1), представляющих ответвления от почечной артерии. В клубочке силой кровяного давления жидкая часть плазмы крови вытесняется из капилляров в просвет боуменовой капсулы, откуда попадает в извитой каналец нефрона. В

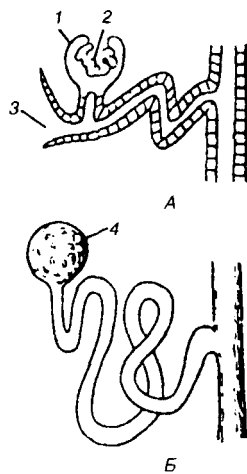


Рис. 5.1. Строение почечного нефрона рыб с нефростомом (А) и без него (Б):

1 — Боуменова капсула, 2 — клубочек, 3 — нефростом, 4 — мальпигиево тельце (по К. Шмидт-Нильсену, 1982)

состав этой жидкости (*первичная моча*) входит не только вода, но и растворенные вещества, частицы которых способны проникнуть сквозь стенки капилляров (ионы солей, молекулы сахаров, мочевины и др.). Практически лишь белки с их крупной молекулой не попадают в состав первичной мочи. Процесс формирования первичной мочи называют *ультрафильтрацией*. Это основная функция клубочковой почки. Благодаря ультрафильтрации из организма все время выводится большое количество жидкости, что успешно компенсирует осмотическое обводнение.

Извитой каналец нефрона снаружи оплетен сетью кровеносных капилляров. Здесь происходит процесс *реабсорбции* — обратного всасывания в кровь солей, сахаров и ряда других нужных организму веществ. В результате конечная моча оказывается гипотоничной по отношению к плазме крови. Таким образом, клубочковая система почек пресноводных рыб работает по фильтрационно-реабсорбционному принципу с выделением большого количества гипотонической мочи — порядка $10\text{--}20\text{ см}^3 \cdot \text{кг}^{-1}$.

Эффективное выведение избытка воды у пресноводных рыб сочетается с активными механизмами постоянного восстановления теряемых с мочой и экскрементами солей. В основном соли поступают в организм с пищей. Кроме того, важную роль в солевом обмене играет жаберный эпителий, специализированные клетки которого способны к активному захвату солей (главным образом одновалентных ионов) из окружающей среды.

В целом водно-солевой обмен пресноводных рыб складывается по следующей схеме (рис. 5.2): вода поступает в организм осмотическим путем через жабры и слизистую пищеварительного тракта; избыток ее выводится через почки. Активного питья не происходит. Соли поступают с пищей и через жабры; потеря их идет с мочой (хотя этот процесс ослаблен почечной реабсорбцией), экскрементами и частично через кожу.

Фильтрационно-реабсорбционная функция почек, как и абсорбционная активность жаберного эпителия, представляют собой осморегуляторные механизмы, деятельность которых может изменяться в

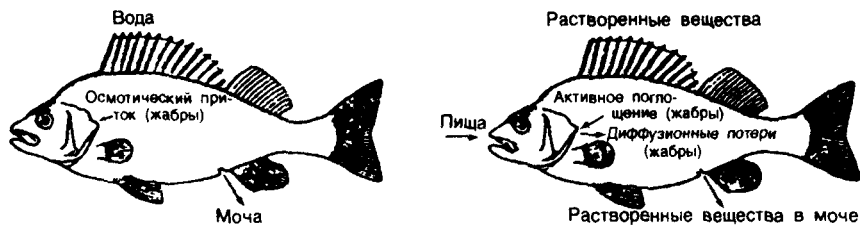


Рис. 5.2. Водно-солевой обмен у пресноводных костистых рыб (по К. Шмидт-Нильсену, 1982)

зависимости от соотношения осмотических давлений водной среды и жидкостей организма. Это открыло водным позвоночным возможность освоения различных по солености водоемов. Сформировавшись как приспособление к осморегуляции в пресной воде, этот механизм открыл первичноводным позвоночным возможность выйти в море.

Осморегуляция в море. Костные рыбы. Освоение позвоночными морской среды началось в конце силура — начале девона и шло на базе свойственной их предкам клубочковой почки. Задачи осморегуляции в морской воде прямо противоположны пресноводному типу: в море осмотическое давление внутренней среды организма несколько ниже, чем морской воды, и в силу этого организм постоянно обезвоживается. В результате фильтрационная функция почек, направленная на усиленное выведение воды, у морских костных рыб ослаблена. Значительная часть клубочков вообще не участвует в фильтрации.

В опытах с форелью было показано, что, хотя фильтрационная способность отдельных нефронов в морской воде выше (3,74 нл/мин против 1,31 нл/мин в пресной воде), общая гломерулярная фильтрация за счет уменьшения числа функционирующих нефронов в морской воде ниже, чем в пресной, — соответственно 20,1 и 142,6 нл/мин.

У многих морских рыб уменьшается размер клубочков, а нередко и их число. Как крайний пример отметим существование в море видов рыб с *агломерулярной* (лишенной клубочков) *почкой*: каналцы нефронов в такой почке оканчиваются слепо, стенки их обладают секреторной функцией. Такая почка характерна, в частности, для рыб семейства *Syngnathidae*, а также встречается у ряда антарктических видов. В последнем случае утрата клубочков, по-видимому, способствует более устойчивому сохранению в крови гликопротеидов-антифризов.

Снижение уровня почечной фильтрации все же не компенсирует потери воды. Поэтому морские рыбы регулярно пьют воду, получая при этом избыточное количество солей. Экспериментально выяснено, что угорь и морской подкаменщик, находящиеся в морской воде, поглощают до 50—200 см³ воды. Если заблокировать возможность ее поступления через кишечник, организм обезвоживается и после потери 12—20 % исходной массы погибает. В опытах с лососем рыбы, сохранившиеся в пресной воде, не пили, а в 32-, 50- и 100 %-ной морской воде поглощали соответственно 42, 95 и 129 мл воды на 1 кг массы в 1 сут; 80 % выпитой воды абсорбировалось в кишечнике.

Соответственно изменившимся задачам осморегуляции реабсорбция ионов в почечных каналцах морских костных рыб резко снижена, зато здесь происходит интенсивное обратное всасывание воды из состава первичной мочи. Морские рыбы выделяют сравнительно небольшое количество мочи (в среднем 0,13—0,96 см³ · кг⁻¹ · ч⁻¹), концентрация которой почти равна (лишь немного ниже) плазме крови.

Интенсивно всасывается вода и в мочевом пузыре костистых рыб, стенки которого обладают высокой осмотической проницаемостью.

Избыток солей помимо почек выводится через кишечник: здесь происходит интенсивное всасывание воды, в то время как соли концентрируются и выводятся с фекалиями. Это относится главным образом к двухвалентным ионам, тогда как хлористый натрий активно абсорбируется, создавая в слизистой оболочке градиент концентрации, вследствие которого вода переносится через стенку кишечника.

Существенную роль в выведении избытка солей играют жабры. Если двухвалентные ионы в значительном количестве выводятся через почки и пищеварительный тракт, то одновалентные (главным образом Na^+ и Cl^-) экскретируются почти исключительно через жабры, выполняющие у рыб двойную функцию — дыхания и выделения. В жаберном эпителии есть особые крупные бокаловидные клетки, содержащие большое количество митохондрий и хорошо развитый эндоплазматический ретикулум. Эти «хлоридные» (или «солевые») клетки расположены в первичных жаберных лепестках и в отличие от дыхательных клеток связаны с сосудами венозной системы. Перенос ионов через жаберный эпителий имеет характер активного транспорта и идет с затратой энергии. Стимулом экскреторной деятельности хлоридных клеток является повышение осмолярности крови.

Участье жабр в активном транспорте одновалентных ионов характерно не только для костистых рыб. Такие клетки обнаружены у миног, акулых рыб, хрящевых и костных ганоидов. Как указывалось, активный перенос ионов свойствен и пресноводным рыбам, но происходит у них в обратном направлении. По последним данным, эти разнонаправленные функции выполняются одними и теми же клетками, в зависимости от осмотического состояния организма меняющими направлением функции активного переноса ионов.

В целом схему осморегуляции морских костистых рыб можно представить следующим образом (рис. 5.3). Гипертоничность внешней среды обуславливает постоянные осмотические потери воды (в основном через жабры), которые восполняются путем питья. Избыток получаемых при этом солей выводится через почки и с фекалиями (главным образом двухвалентные ионы), а также активно экскретиру-

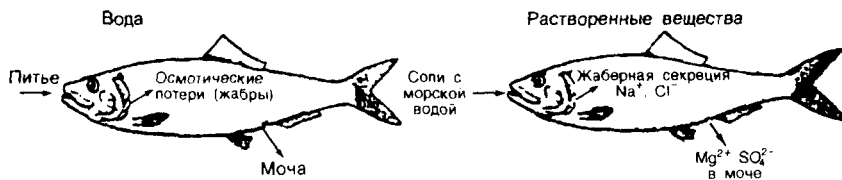


Рис. 5.3. Водно-солевой обмен у морских костистых рыб (по К. Шмидт-Ниельсену, 1982)

ется особыми клетками жаберного эпителия (преимущественно Na^+ и Cl^-). Функционирование механизмов осморегуляции позволяет поддерживать осмотическое давление внутренней среды на относительно постоянном уровне, гипотоническом по отношению к внешней среде.

В аналогичном положении оказались и некоторые беспозвоночные, для которых обитание в морях — эволюционно вторичное явление. Как и у костистых рыб, у них осуществляется гипотоническая осморегуляция. Таковы, например, некоторые морские ракообразные, в частности *Cladocera*, которые первично эволюционировали как пресноводные животные.

Сохранение у большинства морских рыб клубочковой системы придает общему комплексу осморегуляторных реакций большую мобильность: в зависимости от солености окружающей среды меняется соотношение функционирующих и «резервных» нефронов, что в конечном итоге существенно расширяет круг доступных для жизни водоемов. Замечательным примером широкой приспособляемости к солевому режиму служат так называемые проходные формы некоторых круглоротых (миноги) и рыб. При миграциях из моря в реки механизм осморегуляции у них полярно преобразуется (смена гипо- и гипертоического состояния организма), что основано на пресноводном типе строения почек у всех водных позвоночных. В табл. 5.1 показано изменение параметров водно-солевого обмена у угря — рыбы, регулярно меняющей морскую среду обитания на пресноводную, и наоборот. В этой таблице Δt° означает снижение точки замерзания, зависящее от концентрации растворенных веществ; это один из способов выражения солености.

Таблица 5.1 Показатели осморегуляции у угря *Anguilla anguilla* в реке и море (по Н.С. Строганову, 1962)

Водоем	Δt° среды	Выделение мочи, мл · кг ⁻¹ · сут ⁻¹	Δt° мочи	Δt° крови
Река	0,08	60—150	0,09	0,63
Море	1,85	2—4	0,79	0,82

У молодых лососевых рыб подготовка к смене типа осморегуляции начинается еще в реке: в процессе так называемой *смолификации* увеличивается концентрация осмотически активных веществ в плазме крови, возрастает число хлоридных клеток в жабрах, активность ферментов в них и т. п. Все это повышает устойчивость к возрастающей солености при выходе в море. У идущих на нерест взрослых особей при миграции к устьям рек перестройки осморегуляции имеют обратный характер. При этом нерестовые стада рыб задерживаются в эстуарных зонах рек, характеризующихся промежуточной соленостью: здесь в течение приливо-отливного цикла происходит «внедрение»

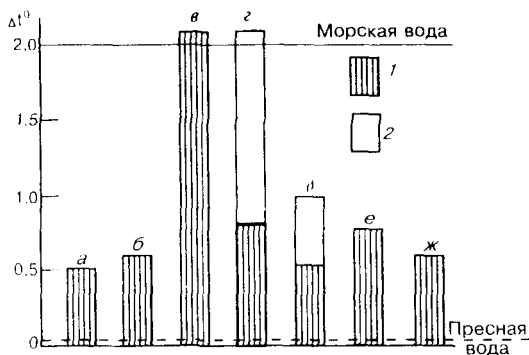


Рис. 5.4. Понижение точки заморзания (Δt°) крови у круглоротых и рыб по сравнению с водой (по Н.С. Строганову, 1962):

а — минога в пресной воде, б — минога в морской воде, в — миксина, г — морские акулые рыбы, д — пресноводные акулые рыбы, е — морские костистые рыбы, ж — пресноводные костистые рыбы; 1 — величина депрессии за счет солей, 2 — величина депрессии за счет мочевины и триметиламинооксида

(табл. 5.2). Однако осмотическое давление жидкостей тела у этих рыб практически равно осмотическому давлению морской воды, слегка даже превышая его (рис. 5.4). Достигается это тем, что в почечных канальцах хрящевых рыб идет активная реабсорбция мочевины: 70—99 % мочевины возвращается из первичной мочи в кровь, повышая ее суммарное осмотическое давление. Проницаемость жабр для мочевины у этих рыб в отличие от костистых понижена, и избыток мочевины выводится практически только через почки.

Помимо мочевины в крови хрящевых рыб накапливается триметиламиноксид (ТМАО), также обладающий высокой осмотической активностью. ТМАО содержится в жидкостях тела многих морских организмов, но у пластиножаберных рыб его концентрация особенно велика. Так, если у морских костистых рыб его содержание в крови составляет 25—460 мг %, то у акулых — 250—1430 мг %. Таким образом, сохраняя концентрацию биологически важных солей неизменной, хрящевые рыбы по суммарному осмотическому давлению внутренней среды почти не отличаются от морской воды; оно меняется соответственно изменениям внешней солёности. Хрящевых рыб называют *метизотоническими животными*, т. е. как бы промежуточными между гомойо- и пойкилоосмотическими формами, обладающими внешними признаками изотонии. Подобный тип осморегуляции свойствен некоторым осморегулирующим беспозвоночным животным, накапливающим в теле свободные аминокислоты.

соленой воды и перемешивание ее с пресной речной. Мигрирующие рыбы некоторое время совершают *возвратно-поступательные* перемещения вместе с приливной волной; за это время происходит перестройка системы осморегуляции, что позволяет рыбам подняться вверх по течению к местам нерестилищ.

Осморегуляция в море.

Хрящевые рыбы. Приспособления к обитанию в морской среде у хрящевых рыб основаны на иных принципах. Концентрация солей в их крови сходна с таковой у костистых рыб и ниже, чем в морской воде

Таблица 5.2. Концентрация натрия, калия и мочевины в плазме крови водных позвоночных животных, ммоль/л (по К. Шмидт-Нильсен, 1982)

Виды	Среда обитания	Na ⁺	K ⁺	Мочевина	Осмотическая концентрация, мосм/л
Морская вода		450	10	0	1000
<i>Круглоротые</i>					
Миксина <i>Mixine</i>	Море	549	11		1152
Минога <i>Petromyzon</i>	»	—	—		317
Минога <i>Lampetra</i>	Пресные воды	120	3	1	270
<i>Хрящевые рыбы</i>					
Скат <i>Raja</i>	Море	289	4	444	1050
Скат <i>Potamotrygon</i>	Пресные воды	150	6	1	308
Акула <i>Squalus</i>	Море	287	5	354	1000
<i>Кистеперые рыбы</i>					
Латимерия <i>Latimeria</i>	Море	181	—	355	1181
<i>Костистые рыбы</i>					
Золотая рыбка <i>Carassius</i>	Пресные воды	115	4		259
Рыба-жаба <i>Ospranus</i>	Море	160	5		392
Угорь <i>Anguilla</i>	Пресные воды	155	3		323
»	Море	177	3		371
Лосось <i>Salmo</i>	Пресные воды	181	2		340
»	Море	212	3		400

На снижение солености среды хрящевые рыбы реагируют уменьшением реабсорбции мочевины и усилением выведения ее (и ТМАО) с мочой. Благодаря этим регуляторным процессам акуловые рыбы (по крайней мере некоторые виды) выдерживают большие колебания солености среды, появляясь даже в пресных водах. Относительно немногочисленные виды пресноводных скатов, имея клубочковую почку, осуществляют осморегуляцию, подобно пресноводным костистым рыбам. Содержание мочевины в крови у них хотя и выше, чем у костистых рыб, но все же меньше, чем у морских форм; реабсорбция мочевины в почечных каналах практически отсутствует, жабры способны поглощать Na⁺ и Cl⁻ из окружающей среды.

Поскольку внутренняя среда хрящевых рыб слегка гипертонична по отношению к морской воде (рис. 5.4), происходит умеренный осмотический приток воды в организм, который обеспечивает потребности мочеобразования. Поэтому в отличие от костистых рыб акуловые не пьют морскую воду и не получают с ней дополнительной солевой нагрузки. Избыток солей, полученных с пищей, выводится в составе мочи, фекалий и секрета ректальной железы.

Аналогичный хрящевым рыбам тип осморегуляции обнаружен у единственного современного вида кистеперых рыб *Latimeria chalumnae*,

ведущего морской образ жизни (табл. 5.2). Благодаря высокому (сравнимому с акулами) содержанию в крови мочевины (355 ммоль/л) и ТМАО (более 100 ммоль/л) общая осмотическая концентрация плазмы у латимерии близка к таковой вод Индийского океана (соответственно 1181 и 1000 мосм/л). При этом концентрация электролитов составляет лишь 40 % от их содержания в морской воде. Сходство с пластиножаберными дополняется наличием у латимерии ректальной железы.

Значительное количество мочевины синтезируется и задерживается в крови у двоякодышащих рыб. У осетровых рыб в морской воде также увеличивается содержание в сыворотке крови осмотически активных веществ, что ведет к сближению осмотического давления крови и окружающей среды. В отличие от хрящевых рыб у осетровых при изменении солёности среды колеблется и содержание электролитов, в частности хлористого натрия. Создается впечатление, что у хрящевых ганоидов (осетровые) регуляция водно-солевого обмена осуществляется по типу, промежуточному между осморегуляцией хрящевых и высших костных рыб.

Среди круглоротых миноги обладают вполне развитой системой осморегуляции. Им свойственна клубочковая почка и общий тип осморегуляции, сходный с костистыми рыбами. Миксины — типичные морские формы — характеризуются изотоничностью жидкостей тела и морской воды. У этих животных 99 % осмотического давления внутренней среды определяется неорганическими ионами, концентрация которых весьма лабильна и быстро следует за изменениями солёности окружающей среды (слегка превышая ее). Нередко это обстоятельство рассматривают как показатель пойкилоосмотичности миксин. Однако выяснено, что эти формы способны к активной реабсорбции Na^+ в почечных канальцах. Искусственная осмотическая нагрузка ведет у них к активации гипоталамо-гипофизарной системы, что указывает хотя бы на потенциальную способность миксин к осморегуляции.

Физиологический контроль осморегуляции. Интенсивность работы осморегуляторных механизмов стимулируется динамикой осмотического давления внутренней среды. У рыб регуляция этих процессов связана главным образом с нервно-гуморальными механизмами системы *гипоталамус — гипофиз — интерреналовая ткань*¹. В ответ на осмотическую стимуляцию клетки гипоталамуса вырабатывают нейросекреты, которые по аксонам нейросекреторных клеток передаются в заднюю (нервную) долю гипофиза. Отсюда они попадают в кровь уже в виде гормонов с общим названием АДГ (антидиуретический

¹ Интерреналовая ткань — гомолог коры надпочечников высших позвоночных. Состоит из железистых клеток, развивающихся из целомического эпителия боковых пластинок.

гормон), регулирующих интенсивность клубочковой фильтрации. Одновременно другие клетки гипоталамуса продуцируют нейросекреты, которые по специальным кровеносным сосудам попадают в переднюю долю гипофиза (аденогипофиз) и здесь стимулируют продукцию пролактина и адренокортикотропного гормона (АКТГ). Пролактин играет ведущую роль в пресноводной осморегуляции, а АКТГ, в свою очередь, стимулирует интерреналовую ткань, вырабатывающую специфические гормоны, регулирующие водно-солевой обмен (главным образом в морской воде).

Экологические варианты осморегуляции. Активная осморегуляция обеспечивает не только приспособления принципиального характера (пресноводный и солоноводный тип осморегуляции), но и лабильные адаптивные реакции на меняющийся градиент осмотического давления организма и среды. Это в значительной степени расширяет экологические возможности животных-осморегуляторов. Адаптации этого типа проявляются у разных видов неодинаково, как правило, в соответствии с особенностями среды обитания и образа жизни.

Так, рыбы *Xiphister atropurpureus*, живущие в приливно-отливной зоне, систематически подвергаются изменениям солености среды и соответственно быстро и совершенно регулируют свой водно-солевой обмен. Три вида бычков рода *Cortus* отличаются по особенностям биологии и способности к осморегуляции: у пресноводного *C. morio* скорость потери Na^+ через жабры при повышении солености воды вдвое ниже, чем у морских *C. bubalis* и *C. scorpius*. В этих же условиях *C. morio* и *C. bubalis* (обитает в опресненных участках моря) увеличивают объем выпитой воды, тогда как чисто морской *C. scorpius*, обитающий в местах с устойчивой соленостью, не проявляет такой реакции. Аналогичным образом популяция *Cyprinodon variegatus*, живущая в открытой лагуне с резко меняющейся соленостью, оказалась более устойчивой к экспериментальным перепадам концентрации солей в воде, чем популяции того же вида, обитающие в условиях хотя и различной (16 и 29‰), но устойчивой солености.

Это же характерно и для беспозвоночных животных. Например, офиуры *Ophiothrix angulata* из эстуария в Южной Каролине (США) менее устойчивы к снижению солености, чем представители того же вида из эстуария во Флориде, где наблюдаются частые и длительные периоды опреснения.

В целом сложная система осморегулирующих механизмов определяет как общую адаптацию гидробионтов к жизни в водоемах разного типа, так и приспособления к занятию разных экологических ниш в каждом варианте водной среды, в том числе и в условиях неустойчивой солености (эстуарии крупных рек, приливно-отливные зоны, ряд внутренних водоемов).

5.2. ВОДНЫЙ И СОЛЕВОЙ ОБМЕН НА СУШЕ. ВЛАЖНЫЕ МЕСТООБИТАНИЯ

В наземной среде условия водно-солевого обмена ужесточаются прежде всего тем, что вода становится фактором и ресурсом, обеспеченность которым весьма не стабильна. Как доступность капельно-жидкой воды, так и влажность окружающей среды выражены на суше в крайне изменчивой и часто лимитированной форме. *Выработка адаптаций к дефициту влаги* — ведущее направление эволюции при освоении различными группами организмов наземной среды.

Эволюционное освоение суши растениями и животными шло через биотопы с условиями, смягчающими лимитирующие жизнь свойства наземной среды. Растения вначале (силур — девон) селились только в обширных мелководных водоемах и по их берегам. Позднее (начиная с карбона) благоприятный влажный и теплый климат вызвал появление богатой растительности как по берегам водоемов, так и в некотором удалении от них. Дальнейшее освоение суши шло уже на основе специальных морфофизиологических адаптаций, открывших возможность освоения и сухих местообитаний.

Беспозвоночные животные осваивали сушу через этап обитания в почве или в сырых околоводных биотопах. Достаточно благоприятные условия влажности в этом случае способствовали отрыву от водоемов, причем без обязательной смены типа органов дыхания и водного обмена. Поэтому в почве до сих пор встречаются формы как с водным, так и с воздушным типом дыхания и с покровами различного строения. Да и на суше многие беспозвоночные, заселяющие влажные местообитания, сохранили органы дыхания практически водного типа.

Позвоночные животные осваивали наземную среду в конце девона — начале карбона, когда условия влажности и температуры были уже благоприятными, а водоемы, поблизости от которых обитали первые наземные позвоночные — амфибии, занимали большие пространства с громадной протяженностью береговой линии. Первые шаги к освоению воздушной среды у позвоночных были связаны с перестройкой системы органов дыхания и основывались на исходных преобразованиях в этом направлении, предопределенных неблагоприятными условиями водного дыхания в мелких, богатых органическими веществами и дефицитных по кислороду водоемах.

Таким образом, объединяющим условием освоения наземной среды было, по крайней мере для эукариот, обитание во влажных биотопах.

Растения влажных биотопов. Среди обитателей биотопов с устойчиво высокой влажностью большое число видов относится к уже упоминавшейся категории *пойкилогидрических* растений. Содержание воды в тканях у таких видов очень изменчиво и зависит от влажности среды. Влагообмен идет через поверхность тела. При высыхании растение переходит в состояние оцепенения. Это открывает возмож-

ность заселения и таких биотопов, в которых высокая влажность выражена лишь сезонно, сменяясь подчас длительными периодами сухости. К пойкилогидрическим «растениям» относится, собственно, более широкий круг форм: помимо низших (зеленые водоросли) и высших растений (некоторые мхи, папоротники, вторично — отдельные виды цветковых) в эту группу входят цианобактерии, некоторые грибы и лишайники.

Высшие наземные растения в подавляющем большинстве относятся к *гомойогидрическим* формам, способным поддерживать определенное соотношение гидратуры цитоплазмы и окружающей среды, т. е. относительное постоянство обводненности тканей. Регуляция гидратуры (показателем которой служит осмотическое давление клеточного сока) может достигаться либо приспособлениями корневой системы, обеспечивающими постоянный приток воды, либо путем ограничения транспирации. Определенное значение имеет и запасание воды в клетках и даже на уровне целого организма.

Важное обстоятельство, существенно отличающее растения от животных, — то, что для первых вода не только фактор среды, но и ресурс, непосредственно участвующий в продукции (роль воды в процессе фотосинтеза). Поэтому разрыв связи растения с источником воды невозможен; при временном разрыве этой связи неизбежен переход в неактивное состояние (анабиоз). Отсюда — важная роль структуры корневой системы, заметно различающейся у растений, обитающих в разных условиях водообеспеченности.

С этим связано еще одно важное отличие от животных: через корневую систему растение получает и воду, и минеральные соли, т. е. водно-солевой обмен у них и в наземной среде остается целостным процессом. У животных же тесная взаимосвязь водного и солевого обмена сохраняется лишь на уровне клеточно-тканевых процессов. Внешние источники воды и минеральных солей у них различны, что оказало большое влияние на экологию как водного, так и солевого обмена.

Растения, обитающие во влажных биотопах, подразделяются на несколько экологических групп. *Гидрофиты* — наземные растения, укореняющиеся в дне водоема (иногда и вне водоема, в переувлажненной почве). Это обстоятельство оказывается лимитирующим фактором в силу того, что переувлажненная почва бедна кислородом. Приспособившиеся к таким условиям виды (тростник, кубышка, калужница, вахта и др.) имеют хорошо выраженную систему *аэренхимы* — заполненные воздухом полости, общая губчатость тканей. Погруженные в воду части таких растений имеют полости, сообщающиеся с устьицами находящихся в воздухе частей, что способствует газообмену и проникновению кислорода к органам, испытывающим в нем недостаток. Подводные органы характеризуются отсутствием кутикулы и перидер-

мы, что, вероятно, способствует получению воды и питательных веществ, минуя корневую систему. Устьица на подводных органах не функционируют (видимо, они представляют собой рудимент, указывающий на вторичность обитания в воде).

Виды цветковых, у которых вторичная связь с водой выражена в наиболее полной форме, часто объединяют в группу *гидатофитов*. Это растения, тело которых полностью погружено в воду, корневая система редуцирована, поглощение воды и солей идет по всей поверхности. Сюда относятся элодея, рдесты, уруть, ряска и другие виды, которые вне водоемов существовать не могут.

Гигрофиты — уже настоящие наземные растения, обитающие в местах с высокой влажностью воздуха и обеспеченным почвенным водоснабжением. Это главным образом обитатели влажных тропических лесов и тенистых лесов умеренной зоны. Различают гигрофиты теневые и световые. *Теневые* гигрофиты произрастают в приземном, влажном ярусе тенистых лесов различных климатических зон. К ним относятся, например, бодяк, недотрога, тропические лесные травы. Обитание в условиях постоянно высокой влажности определяет малую устойчивость к сухости воздуха. Для этих форм характерно развитие особых водяных устьиц, выделяющих капельно-жидкую влагу. *Световые* гигрофиты растут на открытых местах, но в условиях высокой влажности воздуха и почвы. К ним относятся папирус, рис, росянка и др.; отличаются от теневых более эффективной транспирацией.

Группа *мезофитов* охватывает широкий круг видов растений, относящихся к различным жизненным формам и занимающих различные местообитания, в том числе и не отличающиеся сильной увлажненностью. К этой группе относятся, в частности, лиственные древесные породы, многие лесные и луговые травянистые растения. По А.П. Шенникову (1950), мезофиты подразделяются на 5 групп:

1. Вечнозеленые мезофиты — в основном деревья и кустарники влажных тропиков.

2. Зимне-зеленые деревянистые мезофиты — тропические и субтропические виды, сбрасывающие листву и впадающие в неактивное состояние в сухие периоды.

3. Летне-зеленые деревянистые мезофиты — деревья и кустарники умеренной зоны, сбрасывающие листву и впадающие в оцепенение в зимнее время.

4. Летне-зеленые травянистые мезофиты — надземные части, кроме почек возобновления, отмирают к зиме.

5. Эфемеры и эфемероиды — обитают в аридных районах, вегетируют в течение короткого влажного периода.

Мезофиты отчетливо показывают приспособленность к ограниченному водоснабжению и изменчивой влажности воздуха. У них достаточно высоко осмотическое давление клеточного сока, что

обеспечивает сосущую силу корневой системы. Благодаря этому растение получает достаточно влаги для поддержания тургора (что способствует росту) и для протекания процесса фотосинтеза. Впадение в неактивное состояние («покой») в неблагоприятные сезоны года представляет собой адаптацию к комплексу факторов, в числе которых условия поддержания водного баланса занимают одно из ведущих мест.

Характерным приспособлением к надежному водообеспечению у растений является структура корневой системы, которую подразделяют на экстенсивный и интенсивный типы. *Экстенсивная корневая система* охватывает большой объем почвы, но слабо ветвится в нем. *Интенсивная корневая система* отличается тем, что небольшой объем почвы густо пронизан многочисленными ветвящимися корнями и корневыми волосками. Эти два типа корневых систем отражают две крайние «стратегии» эффективного использования запасов влаги в почве. Имеются переходные формы структуры корней, а в ряде случаев корневая система может отличаться даже в пределах одного вида, проявляя тенденцию к увеличению экстенсивности в условиях уменьшения влаги в почве. Показано, например, что у ржи, корневая система которой в принципе относится к интенсивному типу, в разных условиях увлажнения почвы общая длина корней без корневых волосков в 1000 см³ почвы может меняться от 90 м до 13 км, а поверхность корневых волосков в тех же условиях демонстрирует 400-кратные изменения.

Достаточно эффективная регуляция водного баланса организма через функции корневой системы, поддержание необходимого осмотического давления в клетках и функции устьичного аппарата приводит к тому, что мезофиты не столь жестко связаны с влажными биотопами и в ряде случаев способны жить в условиях определенного ограничения влаги в почве, осадков и влажности воздуха.

Водный обмен и осморегуляция у земноводных. Среди животных многие беспозвоночные способны обитать во влажных наземных биотопах на базе тех особенностей водно-солевого обмена, которые свойственны пресноводным животным. Приспособления к наземной среде у большинства таких видов ограничиваются особенностями морфологии, снижающими водные потери, а в крайних случаях — впадением в оцепенение при резких снижениях влажности среды, которые для заселяемых ими биотопов, в общем, не характерны. Специальные приспособления к обитанию во влажных наземных биотопах наиболее ярко выражены у земноводных.

Амфибии — первые наземные позвоночные, которые приспособились к кардинальным лимитирующим факторам наземной среды, приобретя наземный способ четвероногого передвижения и дыхательный аппарат в виде легких. Однако система водно-солевого обмена (структура и функции почек) у амфибий такая же, как у пресноводных рыб: она обеспечивает большие потери воды с диурезом. Кроме того,

обязательное участие кожи в дыхании (примитивные легкие не обеспечивают необходимый уровень газообмена) определяет ее структуру: голая, слизистая кожа также является причиной больших водных потерь. Поэтому земноводные отличаются тем, что большинство из них ведет околотовидный, а ряд форм — вторично-водный образ жизни. Безногие амфибии обитают в предельно влажных биотопах подстилки и верхних горизонтов почвы.

Кожа амфибий легко проницаема для воды, и это с избытком обеспечивает потребности организма. Поэтому амфибии не пьют воду или потребляют ее очень мало: порядка $0,1—0,4 \text{ мл} \cdot \text{кг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$. При нахождении животного в воде усиливается клубочковая фильтрация в почках. В результате продуцируется большое ($10—25 \text{ мл} \cdot \text{кг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$) количество гипотоничной по отношению к плазме мочи. В условиях дегидратации организма практически вся ($94—95 \%$) вода из состава первичной мочи реабсорбируется в почечных канальцах и возвращается в организм. При достаточном увлажнении вода в составе мочи все время выводится из организма. Ионы Na^+ и Cl^- также реабсорбируются в почечных канальцах; кроме того, кожа амфибий обладает способностью активного переноса ионов из менее концентрированной водной среды внутрь организма.

Таким образом, водно-солевой обмен в организме земноводных регулируется способом, весьма сходным с осморегуляцией пресноводных рыб. Поскольку большинство амфибий пресноводны или связаны с пресной водой, такой тип осморегуляции достаточно эффективен.

Способность к осморегуляции у разных видов неодинакова. Среди европейских бесхвостых амфибий наибольшей устойчивостью к изменениям солёности отличаются зеленая *Bufo viridis* и камышовая *B. calamita* жабы. Опыты с американскими безлегочными саламандрами *Batrachoseps relictus* и *B. tenuatus* выявили популяционные отличия: обитающие вблизи моря популяции более устойчивы к повышению солёности, чем живущие вдали от моря.

Наиболее эвригалинные формы бесхвостых амфибий могут повышать концентрацию мочевины в крови — тип адаптации, сходный с хрящевыми рыбами. Так, у зеленой жабы при повышении осмотического давления среды от 50 до 800 мосм/л содержание мочевины в крови увеличивается в шесть раз. Совершенно уникальна в этом отношении лягушка-крабод *Rana cancrivora*, обитающая в мангровых зарослях Юго-Восточной Азии и постоянно контактирующая с морской водой. Как и у хрящевых рыб, осмотическое давление плазмы крови у этого вида несколько выше, чем в среде, что определяет осмотическое поступление воды в количестве, обеспечивающем необходимый уровень мочеобразования.

При всем сходстве этого способа осморегуляции с хрящевыми рыбами его нельзя рассматривать как «прямое наследство» далеких

предков. Головастики этого вида осуществляют осморегуляцию по принципу, свойственному пресноводным костистым рыбам. Оплодотворение и развитие икры у лягушки-крабоеда проходит в период дождей, когда вода в мангровых болотах опресняется. Таким образом, оба способа осморегуляции представляют собой частную экологическую адаптацию к обитанию в условиях солености, разных для личинок и взрослых форм.

Выйдя в наземную среду, амфибии сохранили исходный тип водно-солевого обмена. В аналогичном положении оказался и ряд беспозвоночных животных: например, дождевые черви. Голые водопроницаемые покровы определяют и пригодные местообитания: они роются в почвенных горизонтах, насыщенных парами воды, которые и абсорбируются покровами. Другой источник увлажнения организма — прямой контакт с капельно-жидкой влагой. Покровы легко проницаемы для воды в обоих направлениях, поэтому в сухом воздухе черви теряют влагу и погибают.

Предохранение организма от высыхания — общая проблема всех животных, сохранивших в наземной среде незащищенные влагопроницаемые покровы (амфибии, дождевые черви, голые слизни и другие наземные моллюски). Все они «привязаны» к биотопам с повышенной влажностью.

Проникновение в биотопы с колеблющейся влажностью обычно сопровождается сдвигами характера активности. Многие амфибии приурочивают время активной деятельности к периодам наибольшей влажности. В умеренной зоне они наиболее активны ночью и после выпадения дождей. Виды, проникающие в аридные зоны (например, зеленая жаба), охотятся лишь ночью, когда влага конденсируется на почве и растительности, а остальное время проводят в норах грызунов с их устойчивым микроклиматом. Заселяющие пустыни Австралии лягушки *Chiroleptes* активны и размножаются только в период дождей, а остальную часть года проводят в оцепенении в вырытых ими глубоких норах.

Пассивное переживание сухого сезона свойственно многим животным. Так, наземные брюхоногие моллюски при наступлении сухого периода закупориваются в раковине с помощью засыхающей слизистой пленки и впадают в оцепенение. Подсчитано, что в таком состоянии улитки рода *Sphincterochila* теряют в сутки не более 0,5 мг воды, что обеспечивает им длительное (месяцы и даже годы) перенесение засух.

Для амфибий в условиях дефицита влаги весьма характерно запасаение воды (вернее, жидкой мочи) в мочевом пузыре, откуда она может реабсорбироваться в кровь. Это не только приспособление к перенесению засушливых периодов, но и путь к увеличению времени активности вне водоемов.

В наземной среде всегда велики потери воды через незащищенные покровы. Как уже говорилось, участие *кожи* амфибий в дыхании закрывает возможность возникновения непроницаемых для воды кожных образований. Устойчивость их организма к дегидратации неодинакова у разных видов и хорошо коррелирует с особенностями образа жизни (табл. 5.3).

Таблица 5.3. Устойчивость к дегидратации у разных видов бесхвостых амфибий (по Т. Thorsen, G. Svihla, 1943)

Виды	Условия обитания	Содержание воды в теле, %	Переносимые потери воды, %	
			к массе тела	к общему количеству воды
<i>Ambystoma holdbrookii</i>	Наземно-роковые	79,5	47,9	60,2
<i>S. hammondi</i>	»	80,0	47,6	59,5
<i>Bufo boreas</i>	Наземные	79,8	44,6	55,8
<i>B. terrestris</i>	»	78,8	43,3	54,9
<i>Hyla regilla</i>	»	79,4	40,0	50,3
<i>H. cinerea</i>	Наземно-древесные	80,1	39,3	49,0
<i>Rana pipiens</i>	Наземно-полуводные	78,9	35,5	44,9
<i>R. aurora</i>	Полуводные	79,7	34,3	43,0
<i>R. grillo</i>	Водные	77,5	29,5	38,0

Наиболее выдающиеся способности к ограничению потерь воды через кожу обнаружены у африканских древесных лягушек *Chiromantis xerampelina* и *Ch. petersi*, а также у южноамериканской квакши *Phyllomedusa sauvagii*: уровень испарительных потерь через кожу у этих видов составляет 5—10 % от величины, свойственной другим амфибиям, и практически одинаков с потерями воды у пустынных рептилий.

Имеются некоторые морфологические приспособления, ограничивающие кожные водопотери у земноводных. Слизь, покрывающая кожу, несколько замедляет испарение, особенно если она начинает подсыхать. Так, проницаемость для воды кожи зеленой жабы без слизи составляет $151 \text{ см}^3 \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$, со слизью — 30,5, а при наличии корки подсохшей слизи — только $19,6 \text{ см}^3 \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$. Водопроницаемость кожи обнаруживает эколого-географические отличия. Например, у озерной лягушки из влажной дельты р. Волга проницаемость кожи оценивается как $20,2 \text{ см}^3 \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$, а из более сухих биотопов (район г. Астрахань) — всего $16,2 \text{ см}^3 \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$.

Подсохшая слизь вместе с отмершим эпителием входит у ряда видов в состав «кокона», защищающего организм от потери влаги во время оцепенения. Определенное ограничение потерь воды вносят и образующиеся у жаб и некоторых других амфибий грубые утолщения кожного эпителия — «бородавки». Но, в общем, значение кожи в уменьшении потерь воды у земноводных невелико.

Гораздо более существенна роль покровов в *восполнении водного дефицита*. Проницаемость кожи для потока воды внутрь организма не только велика, но нередко и усиливается специальными морфологическими механизмами. У многих бесхвостых существует особый участок кожи в вентрально-тазовой области, отличающийся более тонким однослойным роговым эпителием и более обильной васкуляризацией. У некоторых видов это дополняется большим числом плоских бородавок, пронизанных протоками желез. У жаб на поверхности кожи брюшка есть особые трубчатые железы, действующие по принципу капилляров.

Описанные специализированные участки кожи обеспечивают проникновение в организм влаги с поверхности почвы и росы с растений. Показано, что у жабы *Bufo punctatus* 70 % проникающей через покровы воды поступает именно через вентрально-тазовый участок кожи, площадь которого составляет всего 10 % от всей поверхности. При этом абсорбция идет интенсивнее при контакте с влажной поверхностью, чем непосредственно из водной среды.

Приспособления такого типа характерны для наземных амфибий и выражены тем отчетливее, чем в более дефицитных по влаге условиях обитает данный вид. Уже упоминавшиеся лягушки рода *Chiromantis* и квакши рода *Phyllomedusa*, почти не испаряющие воду через кожу, очень интенсивно осуществляют гидратацию организма через покровы.

Эта закономерность прослеживается и в пределах одного вида: у жабы-лопатонога сеголетки кормятся в жаркое время, единственный источник влаги — сырая почва. У них хорошо выражен абсорбционный тазово-вентральный участок кожи, через который поглощается не менее 50 % всей влаги. Взрослые животные активны в дождливый период; у них соответствующий участок кожи не выражен морфологически и не отличается от других по проведению влаги.

Наземный образ жизни связан с некоторыми особенностями адаптации азотистого метаболизма. У многих водных животных главный продукт азотистого обмена, выводимый из организма, — аммиак. Таких животных называют *аммониотеличными*. Высокая растворимость и малые размеры молекулы аммиака обеспечивают легкое выведение этого токсичного для организма вещества через любые контактирующие с водой поверхности. Большинство пресноводных амфибий аммониотеличны. Особенно это свойственно водным личинкам. Этим они сближаются со многими первичноводными животными. Преимущество аммониотелии в водной среде связано с высокой скоростью растворения аммиака, что позволяет выводить его из организма без затрат энергии. Установлено, что некоторые виды литоральных моллюсков вообще прекращают выделение азота во время отлива, восстанавливая этот процесс при определенном обводнении их местообитаний.

Для наземных животных более выгодно выведение *мочевины*: она менее токсична и может некоторое время накапливаться в организме в условиях дегидратации. Большинству наземных форм амфибий свойственна *уреотелия*, при которой в качестве конечного продукта азотистого обмена образуется мочеви́на.

Ряд видов земноводных демонстрируют смену аммоний- и уреотелического типов азотистого обмена в зависимости от экологических условий. Так, шпорцевая лягушка *Xenopus laevis*, ведущая водный образ жизни, 80 % азота экскретировает в виде аммиака. Однако вне воды у этого вида активизируется синтез мочевины, и содержание ее в экскретах повышается до 50—90 %. Возврат в воду вызывает быстрое выведение мочевины и восстановление аммонителии. Аналогично ведут себя многие другие виды амфибий. Смена аммоний- и уреотелии характерна для онтогенеза этих животных, личинки которых аммонителичны и обитают в воде. При метаморфозе происходит переход к уреотелии, тем более выраженный, чем более наземный образ жизни ведут взрослые животные (табл. 5.4).

Таблица 5.4. Экскреция аммиака в онтогенезе наземной жабы *Bufo bufo* и водной шпорцевой лягушки *Xenopus laevis*, % от общего азота (по А. Munro, 1953)

Стадия развития	<i>Bufo</i>	<i>Xenopus</i>
Задние конечности не видны	—	85
Задние конечности развиты на 3/4	80	—
Задние конечности функционируют	85	83
Задние конечности свободны. Хвостатая личинка	50	81
Хвост редуцируется	36	—
Хвост редуцирован	20	77
Взрослое животное	15	81

Южноафриканские *Chiromantis* и южноамериканские *Phyllomedusa* напоминают рептилий не только малыми потерями воды через кожу, но и типом азотистого обмена: как и рептилии, они *урикотеличны*, т. е. конечным продуктом азотистого метаболизма у них является *мочевая кислота*, составляющая до 80—97 % экскретируемого азота. Выгода такого типа обмена заключается в том, что мочевая кислота нерастворима и потому не требует расхода воды при выведении ее из организма. Названные виды представляют собой уникальное явление среди первичноводных животных, к которым относятся и амфибии.

5.3. ВОДНЫЙ И СОЛЕВОЙ ОБМЕН НА СУШЕ. СУХИЕ БИОТОПЫ И АРИДНЫЕ ЗОНЫ

Сочетание дефицита влаги и высокой температуры воздуха создает особенно жесткие условия для поддержания водно-солевого баланса обитателей наземной среды. Те частные экологические приспособления, которые обеспечили заселение влажных биотопов и даже выход

в более суровые мезофильные условия, оказываются недостаточными для эффективного освоения аридных зон и засушливых биотопов. Группы организмов, эволюционно приспособившиеся к жизни в условиях постоянного или регулярного дефицита влаги, характеризуются рядом фундаментальных морфологических и физиологических преобразований, принципиально отличающих их не только от водных, но и от наземных, но ограниченных постоянно влажными биотопами форм. Особенно это относится к животным.

Растения засушливых местообитаний. Растения, приспособившиеся к обитанию в местах с недостаточным увлажнением, в том числе в условиях, совершенно недоступных даже для мезофитов, относятся к группе *ксерофитов*¹. Ксерофиты распространены в пустынях, степях, жестколистных вечнозеленых лесах и в сухих биотопах типа песчаных дюн, прогреваемых склонов и т. п. Способность их в активном состоянии переносить неблагоприятные для других растений условия недостаточного увлажнения определяется набором специфических адаптаций. По принципу этих адаптаций растения-ксерофиты подразделяются на две группы: суккуленты и склерофиты.

Суккуленты в своих приспособлениях к дефициту влаги исходят из принципа запасаания. Это сочные, мясистые растения с хорошо развитой водозапасующей паренхимой в листьях и стеблях. Наиболее типичные представители суккулентов — кактусы, агавы, алоэ, молодило и др. У некоторых видов запасаание воды происходит в корнях.

Запасаание и экономное расходование воды — главное приспособление суккулентов к поддержанию устойчивого водного баланса. Использование глубокой почвенной влаги для них недоступно из-за низкого осмотического давления клеточного сока (порядка 3—8 атм). Корневая система суккулентов расположена поверхностно и не отличается густотой ветвления. Суккулентам свойственно интенсивное насыщение влаги осадков из самых верхних горизонтов почвы; объемистые запасы влаги дают возможность этим растениям-«оппортунистам» нормально переживать сухие периоды между осадками.

Помимо морфологических приспособлений запасаание большого количества воды определяется некоторыми физиологическими свойствами. Так, у кактусов в клеточном соке содержится много сахаропентоз, повышающих его водоудерживающую силу.

Расходование водных запасов происходит очень медленно. Этому способствует весьма экономное выведение воды испарением. Для многих видов характерна редукция листьев, превращение их в колючки. Поверхность листьев или стеблей (у видов с редуцированными листьями) покрыта мощной кутикулой, часто имеется восковой налет или густое опушение. Все это резко сокращает кутикулярное испарение.

¹ От греч. *xeros* — сухой.

Устьица погруженные, открываются в особую щель, где задерживается влага. Днем устьица замкнуты, что существенно снижает уровень потерь воды транспирацией. В результате вода, полученная при выпадении осадков, обеспечивает длительное существование растения. Прослежено, например, что кактус *Cereus*, не получая воды в течение двух лет, потерял за это время лишь 13 % массы, а другой за три года — 36 %.

Закрытые днем устьица препятствуют газообмену и поступлению в растение CO_2 , что затрудняет фотосинтез. Как адаптация к этому ряд видов суккулентов поглощают CO_2 ночью, когда устьица открыты, а используют в фотосинтезе на следующий день; это сопряжено с определенными биохимическими приспособлениями.

Благодаря сложному комплексу адаптаций суккулентам свойственно самое эффективное использование воды среди всех растений.

Склерофиты по морфологическим признакам и по принципам поддержания водного баланса прямо противоположны суккулентам. Они не способны запасать воду в органах и тканях, а напротив, отличаются слабой обводненностью и внешне выглядят как сухие, жесткие, несочные растения. Принцип их адаптации к засушливым условиям — способность к активной перестройке водного режима организма в соответствии с обеспеченностью его влагой извне. Склерофиты отличаются высокой тканевой устойчивостью к дегидратации — могут терять до 25 % влаги без заметных патологических последствий. Их цитоплазма сохраняет свои свойства при такой степени обезвоживания, которая смертельна для других растений.

Важное приспособление склерофитов заключается в свойственной им большой сосущей силе корней, что определяется высоким, до 60 атм, осмотическим давлением клеточного сока. Это позволяет извлекать влагу даже при малом ее количестве в почве. Вопреки ожиданию, а также и прежним представлениям, склерофиты отличаются высокой интенсивностью транспирации, но это свойственно им только в благоприятных условиях водоснабжения. Показано, что при этом транспирация у склерофитов может быть в 2—3 раза выше, чем у мезофитов. При возрастании дефицита влаги транспирация активно тормозится. У так называемых *стипаксерофитов* (от *Stipa* — ковыль) листья свернуты в трубочку, внутри которой образуется влажная камера. Все это снижает расход воды в засушливых условиях.

Большое значение в особенностях водно-солевого обмена в ксерофитных условиях имеет повышенное содержание солей в почвах аридных регионов. Избыточное поступление солей через корневую систему создает условия, нарушающие клеточно-тканевые процессы, и вредно для растений. Однако солеустойчивость разных видов различна. Растения-*галофиты* переносят достаточно большие концентрации солей и часто растут на сильно засоленных почвах. Они не просто

устойчивы к солевой нагрузке, но и испытывают в ней необходимость: будучи помещенными на почвах, бедных солями, они извлекают их корнями более активно, чем другие виды растений.

Настоящие галофиты накапливают в тканях до 10 % солей (солянки). Это ведет к увеличению осмотического давления клеточного сока, что повышает возможность извлечения воды из засоленных почв, в которых осмотическое давление водного раствора также повышено. Такое свойство — важное приспособление водного обмена в условиях засоленных почв; оно встречается и у других видов, обитающих в сходных условиях. У некоторых из них повышение сосущей силы корней достигается увеличением концентрации в клетках органических веществ, в первую очередь углеводов (например, полины). В результате они эффективно сосут воду из почвы, а избыток солей не наносит им вреда из-за того, что цитоплазма таких видов плохо проницаема для электролитов.

Ряд видов растений, обитающих на засоленных почвах, избавляются от избытка солей либо выведением их через специальные железы на поверхности листа (например, *Limonium*, *Tamarix* и др.), либо связыванием их с органическими веществами протопласта. Некоторые виды концентрируют растворенные с водой соли в локальных участках органов (например, особые волоски на листьях) и таким образом выводят их из метаболизма.

Различная степень выраженности приспособлений определяет возможность произрастания разных видов на почвах с той или иной степенью засоления. Так, если ивы, облепиха, лох не переносят засоления почв выше 3 %, то типичные галофиты нормально растут и развиваются на почвах, содержащих до 30—50 % солей.

Отметим, что для растений в балансе содержания воды и солей наибольшее значение имеет не вода, собранная в водоемах, а почвенная влага и отчасти относительная влажность воздуха. Поэтому для них специальное экологическое значение имеет *фактор атмосферных осадков*, для животных обычно играющий лишь косвенную роль.

Наземный тип водного обмена у животных. Приспособления к аридности климата. Полное освоение наземной (воздушной) среды ставит ряд жестких требований к механизмам регуляции водного и солевого обмена. Низкая и колеблющаяся влажность воздуха создает постоянную угрозу обезвоживания организма испарением, тогда как компенсация водных потерь не всегда обеспечена. Возникает биологическая задача экономизации водных расходов, эффективного использования метаболической воды и повышения надежности способов получения воды извне.

Вне водной среды у животных происходит «разделение» водного и солевого обмена: обмен ионов через покровы исключается, минеральные вещества поступают в организм только с пищей и выводятся в

составе мочи, фекалий и специальных экскретов. Водный обмен также исключает осмотическое насасывание или выведение влаги; ее поступление в организм ограничивается питьем и питанием. Связь водного и солевого обмена сохраняется лишь на уровне метаболических процессов и осуществляется на базе внутренних физиологических структур.

Общность лимитирующих факторов среды и связанных с ними «биологических задач» привела к тому, что принципиальные особенности механизмов водного и солевого обмена у разных групп наземных животных оказались во многом сходными.

Среди беспозвоночных животных наиболее полно освоили наземную среду насекомые и паукообразные. Оба эти класса представляют собой первично наземных животных с соответствующим комплексом принципиальных адаптаций: плотные, слабо проницаемые для воды покровы, преобразованная выделительная функция и повышенная способность к утилизации метаболической воды. Последнее свойство у некоторых групп выражено настолько отчетливо, что они могут жить и размножаться в условиях полного отсутствия воды, выполняя все потребности организма только метаболическим путем.

Слабая водопроницаемость покровов в сочетании с трахейным дыханием определяет свойственные насекомым низкие величины испарительных потерь воды. Это особенно характерно для видов, живущих в условиях сухости и недостатка питьевой воды; в сравнении с обитателями влажных биотопов водопроницаемость их покровов на 1—2 порядка ниже.

Потери воды испарением с поверхности тела при комнатной температуре, мкг · см⁻² · ч⁻¹ на 1 мм дефицита насыщения (по K. Schmidt-Nielsen, 1969)

Дождевой червь	400
Лягушка	300
Саламандра	600
Садовая улитка (активная)	870
Садовая улитка (неактивная)	39
Таракан	49
Пустынная саранча	22
Муха це-це	13
Мучной хрущак	6
Амбарный клещ	2
Иксодовый клещ	0,8

Показано, что проницаемость покровов насекомых не зависит от структуры хитина, а определяется тончайшим восковым слоем, покрывающим его поверхность. Разрушение этого слоя резко повышает испарение через покровы. Разницей в выраженности воскового слоя, в частности, объясняется и неодинаковый уровень влагопотерь у

экологически отличающихся видов. Некоторые насекомые и паукообразные способны усваивать влагу из атмосферного воздуха. Установлено, что этот процесс не связан с температурой, но существенно зависит от влажности воздуха, т. е. соответствует эффекту гигроскопичности. Точный механизм этого явления не выяснен. Существует предположение, что атмосферная влага усваивается не через покровы, как это обычно считают, а через конечный отдел кишечника, который далее активно переносит влагу из содержимого кишки в организм (K. Schmidt-Nielsen, 1975).

Выделительная система насекомых представлена мальпигиевыми трубочками, в которых моча формируется секреторным путем. В задней кишке вода интенсивно абсорбируется, поэтому фекалии и моча, попадающие сюда из мальпигиевых трубочек, выводятся практически в обезвоженном состоянии. Конечный продукт азотистого обмена — *мочевая кислота*, нерастворимость которой открывает возможность помимо выведения с мочой депонировать ее в кутикуле и в жировых телах.

Среди позвоночных наиболее совершенные адаптации к жизни в воздушной среде сформировались у пресмыкающихся, птиц и млекопитающих. Эти три класса объединяются в группу амниот (Amniota), специфические особенности морфологии и физиологии которой целиком связаны с преобразованием водного обмена, открывающими возможность существования в полном отрыве от водной среды. Помимо приспособлений к размножению вне водоемов принципиальные изменения водного обмена у этих животных, как и у наземных беспозвоночных, связаны с эффективным использованием метаболической воды и с морфофизиологическими особенностями покровов и выделительной системы.

Вода, образующаяся в организме при окислении органических веществ, вступает в общий обмен; таким образом уменьшается потребность в экзогенной влаге. Наибольшее относительное количество воды выделяется при окислении жиров (1,05—1,07 г на 1 г окисленного жира в зависимости от его состава). Многие пустынные рептилии и грызуны перед наступлением засушливого сезона накапливают большие жировые запасы, расходуя их потом на обеспечение затрат энергии и потребности в воде. В состоянии летней спячки или оцепенения, когда общий уровень обмена резко снижен, этих запасов хватает на длительный срок. Некоторые виды пустынных грызунов вообще не пьют, полностью поддерживая водный баланс водой, содержащейся в корме и образующейся метаболическим путем. Таковы, например, пустынные кенгуровые крысы *Dipodomys*. Большинство же млекопитающих и птиц нуждается в поступлении воды извне. Даже у пустынных видов (опыты с пустынными куропатками *Lophortyx gambelii*) при содержании на сухом корме без воды метаболическая влага компен-

сирует лишь около половины всех водных затрат. В тех же условиях опыта подсчитано, что у пустынных жаворонков суточный дефицит воды составляет около 0,6 г на птицу.

От внешних источников воды особенно зависят виды, питающиеся сухой растительной пищей (семена, кора и т. п.). Животные-зоофаги получают вполне определенное и, как правило, достаточное количество воды с пищей на протяжении всех сезонов.

В экономии расхода влаги организмом существенную роль играет уменьшение водопроницаемости покровов (см. данные на с. 126). У высших позвоночных (амниот) это достигается тем, что наружные слои клеток эпидермиса заполнены роговым веществом, которое препятствует свободному испарению воды с поверхности тела. Роль ороговевшего эпидермиса в ограничении кожных влагопотерь подтверждается, в частности, тем, что у рептилий во время линьки, когда ороговевший эпителий слущивается, потери воды через кожу существенно возрастают.

У пресмыкающихся и птиц к этому добавляется отсутствие кожных желез. Немногие имеющиеся железы узко специализированы (например, копчиковая железа птиц, бедренные поры ящериц и др.) и выделяют густой пастообразный секрет, практически не содержащий воды.

В результате общий уровень кожных влагопотерь у амниот намного ниже, чем у животных с влажными, слизистыми покровами. Так, у рептилий, обитающих в засушливых условиях, уровень кожного испарения сопоставим с испарением с поверхности тела у насекомых.

Потери воды с поверхности тела при комнатной (23—25°C) температуре у некоторых видов рептилий (по К. Schmidt-Nielsen, 1969)

Вид	Испарение, мкг/см ² · ч на 1 мм дефицита насыщения
Крокодил <i>Caiman</i>	65
Водяной уж <i>Natrix</i>	41
Прудовая черепаха <i>Pseudemys</i>	24
Лесная черепаха <i>Terrapene</i>	11
Тропическая игуана <i>Iguana</i>	10
Гоферова змея <i>Pituophis</i>	9
Пустынная ящерица <i>Sauromalus</i>	3
Пустынная черепаха <i>Gopherus</i>	3

Рассмотренные особенности строения кожи амниот не создают полной непроницаемости покровов, но снижают водные потери этим путем: у рептилий испарение через кожу составляет 66—68 % экстраренальных (внепочечных) потерь воды, а у птиц — 50—60 %. Доля кожи в отдаче воды выше у видов, обитающих во влажных условиях, и ниже у обитателей засушливых биотопов.

Как сказано в гл. 4, активная регуляция потоотделения и испарения влаги с поверхности дыхательных путей широко используется гомой-

отермными животными как механизм физической терморегуляции. В аридных условиях эта функция приходит в противоречие с необходимостью экономить влагу. Экспериментально показано, что кожно-легочные потери воды у пустынных млекопитающих существенно ниже, чем у видов, обитающих в условиях лучшего обеспечения водой. В наиболее экстремальных случаях дефицита влаги терморегуляторная влагоотдача может прекращаться совсем, как это происходит у верблюда, не имеющего доступа к питьевой воде. В такой ситуации отключается потоотделение и резко сокращается испарение с дыхательных путей: влажность выдыхаемого воздуха снижается до 69 % (в норме 89—95 %). Это ведет к консервации воды в организме: суммарная влагоотдача в норме составляет 4,19 % от массы тела, а при лишении воды — только 1,43 %. Аналогичным образом у мышей, содержавшихся на ограниченном по воде рационе, испарение с туловища снижалось на 58 %.

У всех трех классов амниот произошли принципиальные преобразования водного обмена, связанные с выделительной функцией. Пресмыкающиеся, птицы и млекопитающие обладают *тазовыми почками*, в которых в отличие от почек рыб отсутствуют воронки, открывающиеся в полость тела. Такая структура почек обеспечивает резкое снижение водных потерь путем отключения пассивного выведения воды из полости тела. Вода выводится только фильтрацией; в почечных канальцах идет активный процесс реабсорбции влаги из состава первичной мочи.

У рептилий и птиц конечным продуктом азотистого обмена является главным образом мочевая кислота (урикотелический обмен), для выведения которой в отличие от мочевины практически не расходуется вода. Большая часть уратов секретируется в просвет почечных канальцев в коллоидном состоянии либо осаждается в виде мельчайших (2—10 мкм) шариков с гладкой поверхностью. Моча имеет вид густой суспензии. Клетки собирательных трубок и мочеточника обильно выделяют слизь, которая, видимо, предотвращает осаждение кристаллов из концентрированной мочи.

Как и при любом типе азотистого обмена, при урикотелии фактически вырабатываются все три главные формы азотистых экскретов: аммиак, мочевина и мочевая кислота, но с абсолютным преобладанием последней. Конкретное соотношение выводимых форм азота подвержено колебаниям, связанным с экологией. Так, у многих водных рептилий в экскреции преобладает мочевина. Таковы, например, водные черепахи, выводящие также и аммиак. Крокодилы выводят азот в виде аммиака и мочевой кислоты, гаттерии — в виде мочевой кислоты (65—80% азота) и мочевины. Тип азотистой экскреции может отличаться в зависимости от экологии (табл. 5.5).

Т а б л и ц а 5.5. Соотношение основных форм экскреции азота у разных видов черепах, % от общего азота (по V. Moyle, 1949)

Вид	Условия обитания	Аммиак	Мочевина	Мочевая кислота
<i>Kinosternon subrubrum</i>	Почти полностью водные	24,0	22,9	0,7
<i>Pelusios derbianus</i>	То же	18,5	24,4	4,5
<i>Emys orbicularis</i>	Полуводные; кормятся на суше, в болотах	14,4	47,1	2,5
<i>Kinixys erosa</i>	Влажные места; изредка встречаются в воде	6,1	61,0	4,2
<i>K. youngii</i>	Более сухие места	6,0	44,0	5,5
<i>Testudo denticulata</i>	Наземные влажные болотистые места	6,0	29,1	6,7
<i>T. graeca</i>	Очень сухие, почти пустынные места	4,1	22,3	51,9
<i>T. elegans</i>	То же	6,2	8,5	56,1

У млекопитающих сохранился уреотелический тип азотистого обмена, при котором вода необходима как растворитель при выделении мочевины. Экономия водных потерь у представителей этого класса обеспечивается формированием в почках особого отдела нефрона — *петли Генле*, на основе которого функционирует довольно мощный концентрационный аппарат, позволяющий извлекать из первичной мочи большую часть воды перед ее попаданием в почечную лоханку. Благодаря этому почка млекопитающих способна в условиях дефицита влаги выводить мочу очень высокой концентрации. В особо жестких аридных условиях концентрация выводимой мочи превышает таковую плазмы крови в 20—25 раз. Концентрационный аппарат почки работает под контролем центральной нервной системы: при дегидратации организма в гипоталамусе выделяются специфические нейросекреты, которые передаются в заднюю долю гипофиза и отсюда поступают в кровь в виде антидиуретического гормона (АДГ). Этот гормон увеличивает проницаемость стенок собирательных трубок, что ведет к усилению реабсорбции воды, а соответственно к повышению концентрации экскретируемой мочи.

Почки птиц содержат *нефроны двух типов*: сходные с простыми нефронами рептилий (их большинство) и подобные нефронам млекопитающих, снабженные петлями Генле. Соответственно почки птиц также способны выводить более концентрированную мочу, чем плазма крови. Однако превышение концентрации в этом случае не так велико.

Принципиальные перестройки строения и функции почек амниот определяют общий уровень расхода воды в процессе образования и выведения мочи. На этой основе строятся особенности почечной функции у видов и групп, отличающихся экологическими условиями осуществления водного обмена. Интенсивность концентрационной

функции почек млекопитающих определяется длиной петель Генле, поэтому существует корреляция между толщиной мозгового слоя почек (в котором расположены эти структуры) и степенью засушливости мест обитания различных видов. Так, соотношение коркового и мозгового слоев почки у пустынных грызунов колеблется в пределах 1:6—1:10, тогда как у грызунов из влажных местообитаний этот показатель составляет в среднем 1:4. Высокая степень корреляции ($r = 0,88—0,92$) концентрационной способности почек с относительными размерами мозгового слоя установлена при сравнении 11 видов летучих мышей: чем выше уровень засушливости в районах обитания вида, тем больше толщина мозгового слоя и лучше выражена концентрационная функция почки.

Имеются отличия и в лабильной концентрационной функции с участием АДГ. При экспериментальной дегидратации организма индекс осмотического концентрирования (соотношение осмотических концентраций мочи и плазмы) у белых крыс возрастал до $7,4 \pm 0,2$, тогда как у влаголюбивых, водяной полевки и хлопковой крысы, составлял соответственно $2,7 \pm 0,2$ и $4,9 \pm 0,3$.

У некоторых видов, напротив, возникает проблема удаления избытка воды из организма. Почки околоводных млекопитающих имеют короткие петли Генле и отличаются низкой концентрационной способностью. Бобр выделяет большое количество мочи с концентрацией, всего вдвое превышающей концентрацию плазмы крови. У бегемота максимальная концентрация мочи составляет около 1000 мосм/л, что в несколько раз меньше, чем у других копытных сходных размеров. Вампиры *Desmodus rotundus*, потребляющие много жидкой пищи, отличаются обильным диурезом, который включается немедленно после начала питания. Объем выводимой мочи ($4 \text{ мл} \cdot \text{кг}^{-1} \cdot \text{мин}^{-1}$) велик, но велика и ее концентрация: при переваривании пищи, богатой белками, образуется много мочевины.

У птиц концентрационная способность почек зависит, с одной стороны, от соотношения числа нефронов рептильного и млекопитающего типов, а с другой — от длины петель Генле в последних. У пустынных птиц можно встретить оба варианта адаптации. У многих видов, регулярно испытывающих дегидратацию организма, увеличено относительное и абсолютное число длинопетельных нефронов. Благодаря этому у птиц, обитающих в пустынях, соленых болотах и т. п. и экологически связанных с риском обезвоживания организма, выше концентрационная способность почек и соответственно устойчивость к водному голоданию.

Существенное значение в процессе консервации воды в организме имеет *кишечная реабсорбция*. Механизм обратного всасывания воды в клоаке и в толстой кишке связан с осмотическим током воды через слизистую оболочку; процесс этот ускоряется при дегидратации организма в силу увеличения осмотического градиента.

Пустынным животным сумма рассмотренных адаптаций водного обмена обеспечивает высокую устойчивость к водному голоданию. Многие виды пустынных рептилий вообще не пьют или потребляют лишь небольшое количество воды, слизывая капли росы. Из млекопитающих без питьевой воды обходятся лишь немногие виды, большинство же нуждается в воде либо в виде питья, либо в составе сочных кормов. То же относится и к птицам. Поэтому в комплексе приспособлений водного обмена к условиям аридности большое значение имеют *специальные формы поведения*.

Это особенно выражено у травоядных и зерноядных форм. Для многих из них наличие водоемов в пределах досягаемости, зависящей от способности к быстрым и длительным перемещениям, — обязательное условие заселения жарких засушливых районов. Ряд видов антилоп (бубал, импала, гну) обитают только в местах, где могут регулярно находить водопои. Капский буйвол, водяной козел пользуются водоемами ежедневно, и распределение в пустыне этих животных полностью зависит от водоемов. Канна, дик-дик, орикс могут обходиться, используя росу и влагу, накопленную в растениях, но охотно посещают и водоемы. Для многих копытных необходимость регулярного посещения водоемов служит экологической причиной формирования сезонных или непериодических миграций.

У птиц посещение водоемов связано с состоянием водного баланса организма: частота прилетов к источникам воды возрастает при повышении температуры воздуха, а также в периоды, когда птицы лишены возможности добывать животные корма или сочную растительность.

Хорошо летающие рябки часто гнездятся на больших расстояниях от водоемов. На водоем они намачивают оперение на брюшке, а вернувшись в гнездо, дают птенцам пить накопившуюся в перьях воду. Брюшное оперение рябков имеет особую гигроскопическую структуру, позволяющую накопить до 20 мг воды на 1 мг сухой массы пера.

Немалое значение в поддержании водного баланса имеют различные формы приспособительного поведения, которые связаны в первую очередь с активным выбором мест, имеющих благоприятный микроклимат. Многие рептилии и мелкие млекопитающие обитают в норах, где относительно низкая температура и высокая влажность способствуют водному обмену. Птицы с тем же эффектом используют дупла, укрытия среди камней, тенистые кроны деревьев и т. п. Участки с благоприятными условиями могут стать «экологическими руслами», по которым даже не имеющие специальных приспособлений виды могут проникать в глубь аридных территорий. Таковы оазисные экотипы птиц, гребенщикова песчанка, расселяющаяся вдоль ирригационных каналов, пластинчатозубая крыса, обитающая на поливных землях, и т. п.

Солевой обмен у наземных позвоночных. Несмотря на то что в силу малой проницаемости покровов обмен солей у наземных позвоночных в известной мере «разобщен» с балансом воды, физиологически эти процессы взаимосвязаны. Объясняется это тем, что дегидратация организма и поступление с водой и пищей избытка солей равным образом нарушают осмотическую концентрацию плазмы крови и тканевых жидкостей, т. е. вызывают вполне аналогичный физиологический эффект. Поэтому для обитателей аридных областей важна не только экономия воды, но и выведение избытка солей, возникающего при водном дефиците. Положение усугубляется тем, что многие пустынные виды используют воду из соленых источников. В аналогичном положении оказываются обитатели соленых болот, морских побережий и т. п., регулярно испытывающие солевую нагрузку.

У всех наземных позвоночных избыток солей выводится через почки. Степень развития этой функции почек зависит от экологической специализации вида. У рептилий солевая нагрузка, как и дегидратация, ограничивает уровень клубочковой фильтрации и таким образом обеспечивает консервацию воды в организме. Регуляция функции почек может быть весьма эффективной. Так, у пустынной игуаны *Dipsosaurus dorsalis* концентрация электролитов в плазме и межклеточной жидкости практически постоянна, несмотря на колебания поступления воды и солей в организм. При этом изменения содержания электролитов в моче хорошо коррелируют с динамикой их состава и количества в пище. Значительная часть солей выводится в виде уратов, слабая растворимость которых позволяет экономить расход воды на солевую экскрецию.

Среди птиц наиболее интенсивно выводят соли с мочой пустынные виды и формы, связанные с солеными водоемами. Так, зебровые амадины *Taeniopygia castanotis*, населяющие засушливые области Австралии, нормально используют для питья 0,98 М раствор хлористого натрия, выделяя при этом большое количество соли в моче (концентрация ее до 1000 мосм) и в фекалиях. Экологическая направленность почечной экскреции выражена очень отчетливо. Например, из двух видов пересмешников кормящийся на морской литорали *Nesomimus macdonaldi* подолгу не пьет пресной воды; концентрационная способность почек у этого вида намного выше, чем у *N. parvulus*, не связанного с морем. Эксперименты с тремя видами куропаток показали, что населяющая влажные биотопы виргинская куропатка при искусственной солевой нагрузке выделяет мочу с концентрацией натрия 284 мэкв/л. У калифорнийской куропатки, обитающей на окраинах пустынь, этот показатель составляет 356 мэкв/л, а у пустынной куропатки — 470 мэкв/л. При полном лишении воды масса тела у этих птиц снижалась соответственно на 3,7, 2,8 и 2,2 % в день. Зависимость почечной экскреции солей у птиц от их экологии показана в табл. 5.6.

Т а б л и ц а 5.6. Концентрация ионов Cl^- в моче некоторых видов птиц при искусственной солевой нагрузке (по М. Smyth, G, Bartholomew, 1966)

Вид	Особенности экологии	Cl^- , мэкв/л
Сизый голубь <i>Columba livia</i>	Не испытывает недостатка воды и избытка солей	298
Плачущий голубь <i>Zenaidura macroura</i>	Широко встречается в пустыне, но не может обходиться без питьевой воды	327
Мексиканский чечевичник <i>Carpodacus mexicanus</i>	То же	370
Крапивник <i>Salpinctes obsoletus</i>	Пустынная насекомоядная птица, может обходиться без воды	372
Чернозобая овсянка <i>Amphispiza bilineata</i>	Пустынная зерноядная птица, может обходиться без воды	527
Саванный воробей <i>Passerculus sandwichensis</i>	Обитатель соленых болот	527—960

Аналогичную закономерность можно отметить и для млекопитающих: у них тоже степень почечной экскреции солей коррелирует с условиями естественной солевой нагрузки на организм. Показано, например, что из двух видов австралийских грызунов рода *Notomys* устойчивость к солевой нагрузке более выражена у *N. cervinus*, который широко использует в пищу галофиты, тогда как близкий вид *N. alexis*, питающийся сухими семенами, лучше выдерживает водное голодание. Обитающая в пустынях Северной Африки и Ближнего Востока песчаная крыса *Psammonis obesus* питается солянками и способна повышать концентрацию электролитов в моче почти до 2000 мэкв/л.

В дополнение к почечной экскреции у млекопитающих соли выводятся также и через *кишечник*. У травоядных форм, например, этим путем выводится почти весь фосфор и кальций. У пустынных грызунов (большая песчанка) обезвоживание организма почти в два раза усиливает выведение солевых веществ с пометом; в частности, таким путем выделяются ионы калия и натрия.

У рептилий и птиц в дополнение к почкам существенную роль в выведении избытка солей играют специальные *солевые железы*. Их специфическая функция заключается в продуцировании концентрированного солевого раствора в условиях солевой нагрузки. Эти железы развиты у видов, регулярно подверженных избыточному поступлению солей: морские формы, обитатели соленых болот, виды, питающиеся солоноводными беспозвоночными, рептилии безводных пустынь. Для всех этих видов выведение солей через почки часто недостаточно, а иногда и биологически невыгодно, поскольку ренальная экскреция связана с расходом воды.

Особенно хорошо изучены солевые железы у птиц. Они расположены в углублении костей черепа над глазами и имеют трубчатое

строение; их протоки открываются в носовую полость. Железы выводят из организма концентрированный солевой секрет, в состав которого входят преимущественно одновалентные ионы Na^+ и Cl^- , в меньшей степени K^+ . Двухвалентные ионы и большая часть калия экскретируются через почки.

Солевые железы продуцируют секрет только в условиях повышенной солевой нагрузки. Их функция стимулируется увеличением содержания электролитов в крови, а соответственно и осмотического давления плазмы. Реакция осуществляется очень быстро: в естественных условиях появление первых капель секрета у серебристой чайки отмечалось еще во время кормежки; в эксперименте это происходило уже через 1—3 мин после приема богатой солями пищи.

Интенсивность функционирования солевых желез птиц зависит от величины солевой нагрузки, однако общий уровень секреции, ее реактивность и доля желез в общем выведении солей связаны с особенностями экологии видов. Концентрационная способность солевых желез во многом зависит от условий питания. Так, у бакланов, потребляющих рыбу, концентрация назального секрета относительно невелика. Чайки, в значительном количестве поедающие морских беспозвоночных, а потому получающие больше солей, выделяют более концентрированный секрет. У буревестников — океанических птиц, питающихся главным образом планктонными ракообразными, концентрация секрета особенно велика.

Концентрация иона Na^+ в секрете солевых желез некоторых морских птиц
(по К. Schmidt-Nielsen, 1960)

Вид	Концентрация, мэкв/л
Кряква (дикая форма)	400—600
Баклан	500—600
Черный водорез	550—700
Бурый пеликан	600—750
Серебристая чайка	600—800
Морская чайка	700—900
Пингвин Гумбольдта	725—850
Чистик	750—850
Черноногий альбатрос	800—900
Буревестник	900—1100

Солевые железы у рептилий морфологически отличаются у разных групп этих животных. Они могут быть расположены в области глазницы (слезные железы водных черепах), в основании языка (задние подъязычные железы морских змей и некоторых крокодилов), возле носовых проходов (назальные железы). Последние особенно развиты у

ящериц; они наиболее близки к солевым железам птиц. В отличие от них у некоторых сухопутных ящериц в секрете преобладают ионы калия (в концентрации до 200—1400 ммоль); натрий выводится относительно в меньших количествах. Так, у пустынной игуаны *Sauromalus obesus* носовые железы выводят преимущественно калий, в большом количестве получаемый с пищей. Искусственная нагрузка ионами K^+ показала, что через носовые железы выводится до 68 % избыточного калия; активность секреции в эксперименте может возрастать в 5—15 раз.

У морской игуаны *Amblyrhynchus cristatus*, питающейся морскими водорослями, содержание K^+ в секрете также велико (735 ммоль), но уступает концентрации Na^+ (до 1400 ммоль). Морские черепахи выделяют солевой секрет с преимущественным содержанием Na^+ (400—990 ммоль) и небольшим (20—30 ммоль) количеством K^+ . Помимо этого через солевые железы рептилий секретруется большое количество хлоридных ионов и бикарбонат, содержание которого в секрете сильно варьирует (данные по эвригалинной бугорчатой черепахе *Malaclemys terrapin*).

У морских змей функционируют задние подъязычные железы, расположенные в межнебном желобке впереди хоан, секрет которых выводится в ротовую полость. Секрет содержит много ионов Na^+ (до 600 ммоль и более) и относительно мало K^+ — порядка 20 ммоль. При солевой нагрузке может выводиться Na^+ до 200 мкмоль/100 г · ч. У крокодилов *Crocodylus porosus* австралийскими учеными обнаружены трубчатые солевые железы, расположенные в слизистой мембране задней части языка. Железы выделяют гиперосмотический секрет с высокой концентрацией натрия и хлоридов.

В целом внепочечная экскреция минеральных солей у рептилий весьма эффективна и представляет собой важное приспособление к повышенной солевой нагрузке.

В природных условиях могут возникать и ситуации, характеризующиеся солевой недостаточностью. Особенно это свойственно растительноядным животным. Известно, что содержание солей в тканях растений зависит от их количества в почве, которое довольно широко варьирует в зависимости от географического положения данного региона, сезона года, обилия осадков и ряда других факторов. Плотоядные животные в этом отношении более независимы, так как всегда получают с пищей определенное количество солей.

Изменение содержания солей в пище вызывает у млекопитающих-фитофагов целый ряд адаптивных реакций. Показано, что лемминги, в пище которых (мхи, вёреск) содержится мало минеральных солей, отличаются способностью к более интенсивной реабсорбции ионов Na^+ и K^+ в толстой кишке, чем родственные виды, питающиеся более разнообразной пищей. Весной, когда хо-

рошо дренированные почвы тундр после таяния снега особенно бедны солями, северные олени начинают поедать яйца и птенцов наземно-гнездящихся птиц, при случае — ловить леммингов. В это же время олени особенно интенсивно выгрызают пятна почвы и снега, на которые попадает моча.

Для многих видов грызунов в условиях минерального голодания характерно поедание костей павших животных, сброшенных оленями рогов, скорлупы птичьих яиц и других источников минерального корма. А.Н. Формозов наблюдал даже запасание белкой мелких костей, которые она развешивала на сучьях, как грибы.

Поедание костей и оленьих рогов в качестве минеральной подкормки свойственно и некоторым копытным. Так, в национальном парке Биг-Бенд (США) неоднократно наблюдали обгладывание чернохвостыми оленями костей павших животных. В Кении аналогичное поведение зарегистрировано у лошадиной антилопы *Hippotragus roosevelti*. Во всех случаях такое поведение связывают с недостатком кальция и фосфора в растительных кормах. То же относится к жирафам, которые в засушливое время года поедают кости и почву.

Для многих видов копытных характерно *солонцевание* — реакция на солевое голодание в виде поедания минеральных солей с почвой, слизывания их с обнаженных кристаллических солонцов или использования воды минеральных источников. Анализ состава почвы и воды показывает, что в местах, регулярно посещаемых животными, они отличаются более высоким содержанием солей. Впрочем, солонцами пользуются не только копытные. На солонцах и у минеральных источников встречаются самые разные животные. Например, в лесах Канады, расположенных на гранитах и бедных натрием, минеральные источники (а также придорожные лужи, в которые попадает соль, используемая для посыпания дорог) регулярно посещают лоси, белохвостые олени, лесные сурки, три вида птиц и даже два вида бабочек (D. Fraser, 1986).

Солевое голодание птиц — явление, менее распространенное; видимо, с пищей они получают достаточное количество солей. Лишь зерноядные птицы в сезон наиболее однообразного питания (чаще всего зимой) испытывают временный недостаток минеральных веществ в пище. Наблюдения показывают, что клесты, чижи, чечетки активно разыскивают и склевывают смоченный мочой снег. Североамериканские вьюрки нередко заглатывают соленый песок и гравий. В Перу описано использование солонцов несколькими видами попугаев; возможно, птиц привлекало повышенное содержание кальция. Отмечено, что голуби иногда поедают пустые раковины моллюсков.

Кальциевое голодание наиболее обычно для самок в период яйцекладки. В начале репродуктивного периода у многих птиц наблюдается своего рода «депонирование» кальция в виде интермедулярных окостенений внутри различных костей скелета. Эти окостенения мобилизуются как источники кальция во время формирования яйцевых оболочек; в это же время происходит частичная деминерализация и других скелетных структур. Подсчитано, что 20—40 % кальция скорлупы куриных яиц имеет скелетное происхождение. В период яйцекладки многие птицы используют кальциевые подкормки: самки краснокрылых ткачиков *Quelea quelea* поедают известковую гальку и яичную скорлупу (для самцов это не отмечено), кулики песочники рода *Calidris* в Арктике заглатывают косточки леммингов и т. п. Отмечено, что в конце яйцекладки у самок этих птиц обнаруживаются декальцинированные участки в костях черепа. У этих же видов (и у лапландского подорожника) наблюдалось, что взрослые птицы вместе с кормом приносят птенцам зубы и кости леммингов, что, вероятно, связано с формированием скелета птенцов в условиях дефицита солей в пище. Склевывание костей и раковин отмечено для многих видов птиц.

В аналогичном положении оказываются те рептилии, у которых скорлупа яиц содержит соли кальция (крокодилы, черепахи, некоторые ящерицы). У самок таких видов зарегистрирован процесс мобилизации кальция из скелета. У некоторых ящериц (например, у крымского голопалого геккона) обнаружены особые железы, которые свойственны самкам и, по-видимому, являются производными парашитовидных желез, регулирующих обмен кальция. В этих железах в период размножения формируются известковые гранулы. За счет этих желез обеспечивается формирование кальциевых составляющих скорлупы (С.А. Шарыгин, 1979).

Важную роль в минеральном обмене животных играют *микроэлементы*. К сожалению, эколого-физиологические механизмы регулирования их содержания в организме почти не изучены. Показано лишь, что недостаток определенных микроэлементов вызывает различные специфические патологии. Распространение таких болезней подчинено географическим закономерностям, совпадающим с распространением соответствующих микроэлементов. На этой основе В.В. Ковальским разработана система биогеохимического районирования, которая может быть использована в краевой медицине, ветеринарии и для нормирования подкормки животных в сельском хозяйстве и звероводстве. Как показал опыт, подкормка лимитированными в естественных кормах микроэлементами существенно повышает продуктивность домашних животных (В.В. Ковальский, 1974).

Глава 6

КИСЛОРОД

Энергетические процессы в живом организме основываются на *окислительно-восстановительных реакциях*. При этом лишь некоторые группы микроорганизмов осуществляют эти процессы без участия кислорода путем гликолиза и брожения. Абсолютное большинство живых организмов, в том числе высшие растения и животные, получают энергию благодаря аэробному окислению органических веществ. Этот путь более выгоден энергетически. Он связан с закономерными процессами газообмена: постоянным притоком O_2 и выносом CO_2 , образующегося в результате окисления органических субстратов. При такой системе энергетического обеспечения жизнедеятельности организмов кислород приобретает роль важнейшего экологического фактора.

Механизм газообмена заключается в диффузии газов — кислорода и диоксида углерода — по градиенту их концентрации. Это обстоятельство определило принципиальные пути эволюционного становления системы газообмена и механизмы экологических вариантов этой системы в различных по обеспеченности кислородом условиях существования.

У растений дыхание в отличие от фотосинтеза осуществляется всеми органами и тканями. Кислород проникает в растения через устьица, растворяется в жидкостях клеточных стенок и отсюда по градиенту парциального давления проникает в цитоплазму. В связи с этим возникает проблема важности влажной поверхности оболочек и мембран, связывающая процессы дыхания с условиями водного обмена.

В принципе растения (по крайней мере их надземные части) не лимитированы по снабжению кислородом. Экологически вызванные трудности могут возникать с дыханием корней при переувлажнении почвы. Аэрация почвы обеспечивается системой пор, заполненных отчасти воздухом, а отчасти водой. В условиях переувлажнения почв (паводки, длительные ливневые дожди и т. п.) все поры заполняются водой, и даже в верхних, обычно наилучшим образом аэрированных горизонтах почвы возникает ситуация кислородной недостаточности. Это нарушает рост корней и их функцию; снижается уровень поглощения воды и транспирации. При длительной нехватке кислорода для корневой системы растение увядает и погибает. Поэтому нормально корневая система растений не проникает в горизонты грунтовых вод.

Для большинства растений минимальная концентрация кислорода в почвенной влаге, которая обеспечивает рост и функционирование корней, составляет около 1—2 мг/л (сосна, ель). Однако устойчивость разных видов к недостатку кислорода в почве различна и связана с их биологией. Высокой устойчивостью к дефициту кислорода отличаются растения-гидрофиты, корни которых нормально развиваются в переувлажненной почве. Такая устойчивость отчасти объясняется толерантностью на тканевом уровне, а отчасти тем, что нехватка кислорода в

почве компенсируется передачей его в корни из надземных частей растения по воздухоносной системе.

У животных диффузионный принцип газообмена лежал в основе формирования специализированных органов дыхания. Для крупных форм это связано с разделением общего процесса дыхания на две составляющие: внешнее дыхание (газообмен в дыхательных органах) и внутреннее (газообмен в клетках и тканях). При этом формируется транспортная система (гемолимфа, кровь), функционально объединяющая эти два процесса. Объясняется это тем, что скорость диффузии кислорода прогрессивно уменьшается по мере удаления от поверхности газообмена, кроме того, на этом пути кислород активно поглощается живыми клетками. Поэтому дыхание через поверхность тела без участия транспортной системы эффективно лишь для очень мелких животных. Подсчитано, что при сферической форме тела такой тип дыхания может обеспечить потребность в кислороде лишь у организмов диаметром около 1 мм. Этим условиям отвечают, например, простейшие.

Известны и более крупные животные, осуществляющие газообмен прямо через поверхность. Они либо имеют сильно уплощенное тело, благодаря чему кислород легко диффундирует на всю его толщину (плоские черви), либо их поверхность сложно структурирована, открывая доступ кислорода к отдельным клеткам (губки), либо, наконец, живые клетки расположены тонким слоем на поверхности инертной массы воды и минеральных веществ (медузы). Все эти формы отличаются очень низким уровнем окислительного метаболизма.

В большинстве же случаев у многоклеточных животных сформировались специальные органы внешнего дыхания, связанные транспортной системой со всеми клетками и тканями организма. Принцип таких органов достаточно однообразен: формируются открытые участки покровных эпителиальных тканей, густо снабженные системой кровеносных капилляров. Через эти участки осуществляется диффузия O_2 из внешней среды в кровь и CO_2 — в обратном направлении¹.

6.1. ГАЗООБМЕН В ВОДНОЙ СРЕДЕ

Первичноводные животные и погруженные растения используют для дыхания кислород, растворенный в воде, извлекая его либо всей поверхностью тела, либо специальными органами дыхания. Растворимость кислорода в воде невелика: при 15°C и давлении сухого газа над водной поверхностью в 1 атм (101,3 кПа) в 1 л воды растворяется около 34 мл O_2 . Практически содержание кислорода в природных водоемах существенно ниже и редко превышает 10—11 мл/л. На растворимость

¹ Исключения составляют насекомые, у которых воздух по трахеям транспортируется непосредственно к тканям. Циркуляторная система в этом случае не несет дыхательной функции.

кислорода влияет величина его парциального давления в воздухе, а также температура и количество растворенных в воде электролитов (табл. 6.1).

Таблица 6.1. Количество кислорода, растворяющегося в воде при разной температуре, мл/л (по А. Krogh, 1941)

Температура, град.	Пресная вода	Морская вода
0	10,29	7,97
10	9,02	6,25
15	7,22	5,79
20	6,57	5,31
30	5,57	4,46

На содержание кислорода в воде влияет и ряд экологических факторов. Так, перемешивание воды (шторм, волнение, быстрое течение с порогами и водопадами) повышает насыщение воды кислородом, увеличивая поверхность ее контакта с атмосферным воздухом. В штилевую погоду в стоячих замкнутых водоемах растворение кислорода в воде замедлено. Зеленые растения способствуют увеличению содержания кислорода в воде, а накопление мертвых растительных остатков, ила обедняет воду кислородом через связывание его при разложении органических веществ. Это особенно выражено при высокой температуре. В этих условиях процессы разложения ускоряются, а растворимость кислорода падает. В зимний период, когда водоемы покрыты льдом, содержание кислорода в воде уменьшается, особенно если в ней взвешено большое количество детрита. В результате могут возникать так называемые *заморы* — массовая гибель рыбы от нехватки кислорода.

Суммарное воздействие многих и разнообразных факторов на процесс растворения кислорода приводит к тому, что его содержание в естественных водоемах не только невелико, но и весьма изменчиво, что создает сложную экологическую обстановку для реализации процессов газообмена у гидробионтов.

Принцип водного дыхания. Относительно небольшое количество кислорода, растворенного в воде, предъявляет определенные требования к конструкции органов внешнего дыхания. Эти органы должны быть представлены структурами с большой поверхностью, что морфологически чаще выражается в виде сложноветвящихся, складчатых, тонких эпителиальных образований. Дыхательная поверхность во всей полноте должна контактировать с окружающей водой. Именно эти две позиции реализованы у ряда беспозвоночных животных, дыхательные органы (жабры) которых свободно контактируют с водой по всей поверхности.

Эволюция, направленная на повышение уровня метаболизма, связана с *активизацией газообмена*. В простейшем случае это выражается в использовании течений и других перемещений водной массы, что

ускоряет газообмен. В более сложных вариантах возникают специальные приспособления, активно прогоняющие воду через дыхательный аппарат (некоторые моллюски и др.). В наиболее выраженной форме этот принцип реализован у первичноводных позвоночных животных.

У всех рыб жаберный аппарат устроен так, что вода активно прокачивается сквозь систему многочисленных жаберных лепестков, на поверхности которых происходит газообмен. У высших костных рыб движения ротового и жаберного аппаратов сочетают нагнетательный (ротовая полость) и всасывающий (околожаберная полость) принципы, что обеспечивает интенсивное продвижение воды через жабры. У акул рыб из-за отсутствия жаберной крышки этот механизм выражен слабее.

При быстром плавании, сопряженном с большими затратами энергии, для прокачивания воды через жабры используется само движение: рыба плывет с открытым ртом, и вода проталкивается через жабры тем интенсивнее, чем выше скорость движения. Такой же «напорный» тип жаберной вентиляции используют и хорошие пловцы из костных рыб

(например, тунцы). Видимо, при большой скорости такой тип вентиляции оказывается более экономичным. На примере полосатого окуня *Morone saxatilis* и луфаря *Pomatomus saltatrix* показано, что переход на напорную вентиляцию при форсированном движении дает энергетический выигрыш порядка 30 %.

Во всех описанных случаях вода проходит через жабры только в одном направлении, движений типа вдох — выдох у водных позвоночных нет. Это связано с необходимостью непрерывного извлечения кислорода из воды; «холостые» (типа выдоха) фазы резко снизили бы эффективность дыхания.

Извлечение кислорода из воды в жабрах рыб усиливается еще и вследствие ис-

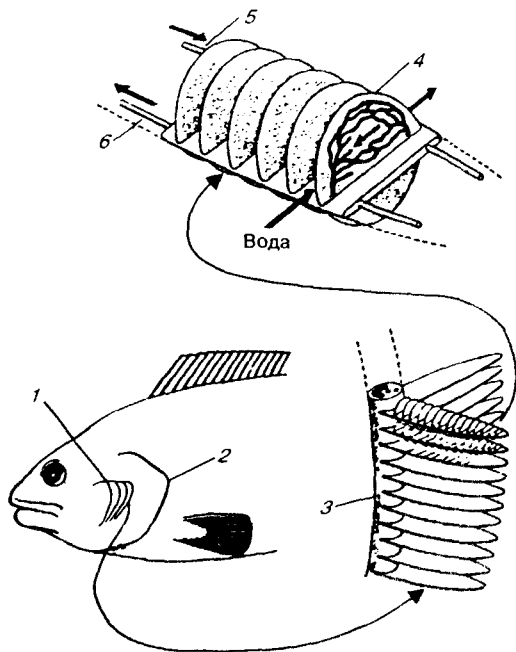


Рис. 6.1. Схема противотока воды и крови в жабрах костистых рыб (по К. Шмидт-Нильсону, 1982; W. Ноаг, 1966):

1 — жаберные дуги, 2 — жаберная крышка, 3 — одна жаберная дуга, 4 — жаберная пластинка, 5 — артерия, 6 — вена

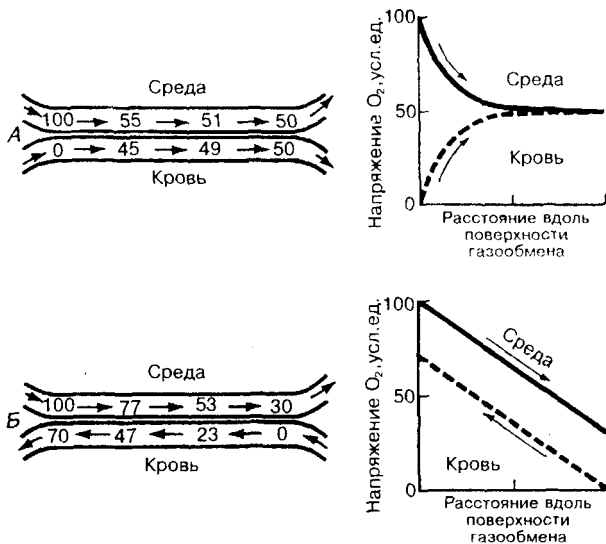


Рис. 6.2. Эффективность обменных процессов между жидкостями, движущимися в одном и том же (А) и в противоположных направлениях (Б) (по R. Hill, 1976)

пользования принципа противотока: движение крови в капиллярах вторичных жаберных пластинок ориентировано так, что оказывается противоположным току воды через систему этих пластинок (рис. 6.1). Благодаря противоточной системе на протяжении всей длины жаберной пластинки сохраняется градиент концентрации O₂ и CO₂ в крови и воде, в силу чего процесс диффузии идет непрерывно, и отходящая от жабр кровь имеет почти тот же уровень насыщения кислородом, что и поступающая в жабры вода (рис. 6.2). Математический анализ теоретически возможных принципов газообмена показал, что именно противоточная система обеспечивает наибольшую эффективность утилизации кислорода (J. Piiper, P. Scheid, 1972).

Используя рассмотренный принцип строения и функционирования системы внешнего дыхания, костистые рыбы могут извлекать до 85 % кислорода, растворенного в омывающей жабры воде. Велика у них и степень утилизации кислорода, поступившего в кровь: она в 2,5—3 раза выше, чем у млекопитающих. У хрящевых рыб эффективность извлечения кислорода из воды составляет 70—77 % (при более быстром протоке — 40—50 %), что вполне сопоставимо с дыханием костных рыб. У миног, отличающихся грубой складчатостью жаберного эпителия и широким использованием дыхательных движений типа вдох — выдох, эффективность дыхания составляет 10—25 %.

Адаптации к изменениям содержания кислорода в воде. Особенности морфологического строения жабр довольно широко варьируют у разных видов рыб. Отличия могут касаться числа и величины жаберных лепестков, количества вторичных жаберных пластинок, а соответственно *общей дыхательной поверхности* — важнейшего параметра, определяющего эффективность дыхания. Эти показатели хорошо коррелируют с экологическими особенностями разных видов. В частности, виды, отличающиеся по скорости плавания, а значит, и по потребности в кислороде, характеризуются разной выраженностью структур, обеспечивающих дыхание. Так, у быстро плавающей макрели суммарная жаберная поверхность в пять с лишним раз больше, чем у рыбы-удильщика, обитающего в придонных слоях воды и почти не совершающего активных движений (рис. 6.3). Дыхательная поверхность жабр трески и щуки примерно в 1,5 раза больше, чем у малоподвижной камбалы.

Подобная же закономерность отмечается и в связи с кислородным режимом водоемов: у видов, обитающих в условиях дефицита кислорода, отмечается удлинение жаберных лепестков, увеличение числа вторичных жаберных пластинок на них и, как результат, возрастание суммарной дыхательной поверхности. Например, у циркумполярного вида *Scopelar chus guentheri* особи из северной части Индийского океана, где концентрация кислорода в подповерхностных водах понижена, обладают более длинными жаберными лепестками и большим числом вторичных жаберных пластинок.

Аналогичная закономерность прослеживается и у других животных. Так, у личинок эфемерид, обитающих в различных экологических условиях, относительная площадь жабр хорошо коррелирует со степенью выраженности кислородного дефицита (табл. 6.2).

Таблица 6.2. Относительная поверхность жабр у личинок эфемерид с разной экологией, см²/г (по Д.Н. Кашкарову, 1945)

Нимфы	Поверхность жабр	O ₂ , мл/л	Течение, фут/с	Местообитание
<i>Ecdiurus ramaleyi</i>	28,8	5,4	0	Под камнями, озера
<i>Siphurus occidentalis</i>	28,4	5,3	0	Илистое дно озера
<i>Calliaetus fuscus</i>	20,4	6,6	0	Растительность озер
<i>Baetis tricaudatus</i>	17,4	7,1	0—5	Ручьи и берега озер
<i>Iron sp.</i>	24,0	7,3	0—5,7	Поток
<i>Baetis bicaudatus</i>	10,3	7,3	6—10	То же
<i>Ametotus velox</i>	9,3	7,28	0—1	Ясное озеро и тихий ручей

* Часть жабр функционирует в качестве присоски.

Адаптации к колебаниям концентрации O₂ в дыхательной среде осуществляются и на физиологическом уровне. В экспериментах зарегистрировано, что на снижение количества кислорода в воде рыбы

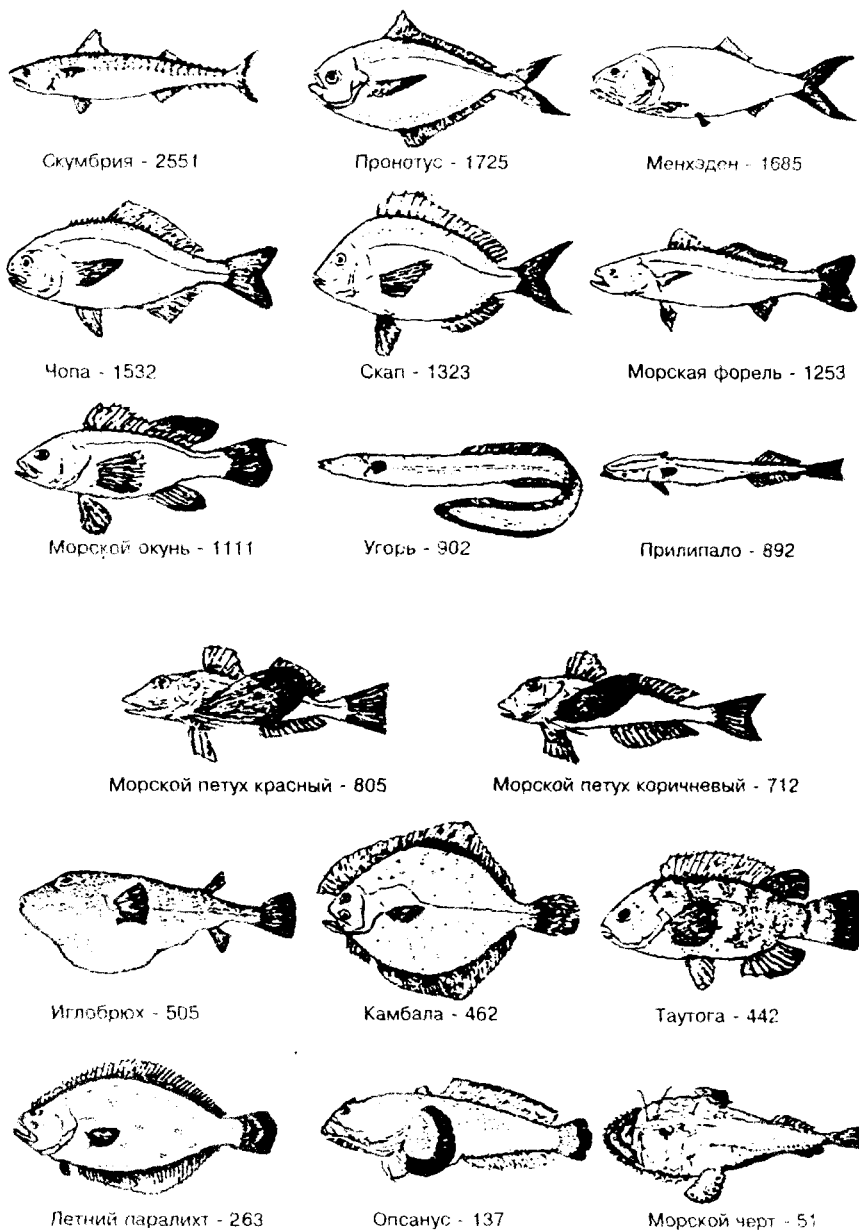


Рис. 6.3. Отличия в величине поверхности жаберного эпителия у разных видов рыб (по К. Шмидт-Нильсену, 1982)

Медиана обозначена сплошной линией жаберной поверхности (условные единицы на 1 г массы тела)

реагируют компенсаторным увеличением частоты дыхательных движений и (или) увеличением объема воды, пропускаемой через жаберный аппарат в единицу времени. При искусственной гипероксии дыхание, напротив, замедляется. Такая реакция имеет довольно общий характер. Она отмечена у разных видов костных и хрящевых рыб, равно как и у круглоротых.

Практически у всех круглоротых и рыб имеется «морфофункциональный резерв» повышения мощности дыхания в виде некоторых «избыточных» газообменных структур. Экспериментально установлено, что в нормальных условиях у рыб функционирует не более 60 % жаберных лепестков. Остальные включаются лишь в условиях наступающей гипоксии или при возрастании потребности в кислороде, например при повышении скорости плавания.

Регуляция дыхания у рыб осуществляется на уровне продолговатого мозга. В расположенном здесь дыхательном центре формируется автономный ритм дыхательных движений, на который накладываются стимулы, вызванные прямым действием динамики концентрации O_2 и CO_2 в крови. Изменения содержания кислорода в среде действует по этим же каналам, т. е. через динамику напряжения его в крови.

Отмечено, что адаптивная гипервентиляция жабр часто сопровождается замедлением сердечного ритма — *брадикардия*. Это, видимо, отражает некоторое снижение уровня метаболизма, а соответственно и потребности в кислороде. Можно полагать, что «борьба за кислород» в условиях его временной недостаточности идет двумя путями: повышением интенсивности работы газообменного аппарата и одновременно некоторым снижением затрат кислорода в организме.

Существенные адаптации к колебаниям содержания кислорода в воде обнаруживаются в системе транспортной функции крови. Способность крови к переносу кислорода лишь в малой степени обеспечивается растворением его в плазме. В подавляющем большинстве случаев в транспорте кислорода принимают участие дыхательные пигменты крови, активно связывающие кислород непрочными связями при внешнем газообмене и отдающие его в тканях, где напряжение этого газа невелико. Участие дыхательных пигментов резко повышает общую кислородную емкость крови (рис. 6.4). Дыхательные пигменты различны у разных таксонов животного царства (табл. 6.3).

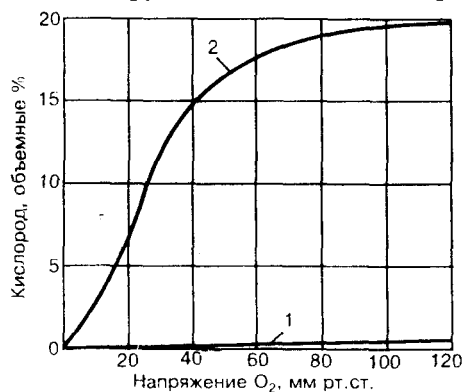


Рис. 6.4. Напряжение кислорода в крови рыб (по R. Hill, 1976):

1 — кислород, растворенный в плазме, 2 — кислород, связанный с гемоглобином

Рыбам, как и всем позвоночным, в качестве дыхательного пигмента свойствен гемоглобин. Известно лишь небольшое число видов (преимущественно антарктические Chaenichthyidae), кровь которых полностью лишена гемоглобина и весь кислород транспортируется только в плазме. Исследование одного из таких видов (ледяная рыба *Chaenoccephala aceratus*) показало, что эти рыбы обитают в хорошо аэрированных холодных водах, ведут довольно пассивный образ жизни и обладают низким уровнем обмена веществ. Для них характерна обильная васкуляризация жабр, повышенная роль кожного газообмена и увеличенная скорость кровотока в жаберных сосудах. При всем этом ледяная рыба, как и другие безгемоглобиновые формы, весьма неустойчива к гипоксии.

Таблица 6.3. Распространенные дыхательные пигменты и примеры животных, у которых они имеются (по К. Шмидт-Нильсен, 1982)

Пигмент	Характеристика	Молекулярная масса, 10 ⁴	У каких животных встречается
Гемоцианин	Железосодержащий белок, находится в растворе	30—900	Моллюски (хитоны, головоногие, переднежаберные, легочные брюхоногие, но не пластинчатожаберные). Членистоногие (крабы, омары). Паукообразные (<i>Limulus</i> , <i>Euscorpius</i>)
Гемоэритрин	Железосодержащий белок непорфириновой структуры, всегда находится внутри клеток	10,8	Сипункулиды (все исследованные виды). Полихеты (<i>Magelona</i>). Приапиды (<i>Halicryptis</i> , <i>Priapulius</i>). Плеченогие (<i>Lingula</i>)
Хлорокруорин	Железосодержащий белок, находится в растворе	275	4 семейства полихет (<i>Sabellidae</i> , <i>Serpulidae</i> , <i>Crorhaemidae</i> , <i>Amphateridae</i>). Одна протестическая группа имеется у морских звезд (<i>Luidia</i> , <i>Astropecten</i>)
Гемоглобин	Железосодержащий белок, находится в растворе или внутри клеток; наиболее широко распространенный пигмент	1,7—300	Позвоночные (почти все, за исключением лептоцефалид — личинки угрей и некоторых антарктических рыб <i>Chaenichthus</i>). Иглокожие (голотурии). Моллюски (<i>Planorbis</i> , <i>Tivela</i>). Членистоногие (насекомые — <i>Chironomus</i> , <i>Gastrophilus</i> , ракообразные — <i>Daphnia</i> , <i>Artemia</i>). Кольчатые черви (<i>Lumbricus</i> , <i>Tubifex</i> , <i>Arenicola</i> , <i>Spirorbis</i> у некоторых видов имеется гемоглобин, у некоторых — хлорокруорин, другие не имеют в крови пигментов; <i>Serpula</i> гемоглобин и хлорокруорин). Нематоды (<i>Ascaris</i>). Плоские черви (паразитические сосальщики). Простейшие (<i>Paramecium</i> , <i>Tetrahymena</i>). Растения (дрожжи, <i>Neurospora</i> , корневые клубеньки бобовых растений — клевер, люцерна)

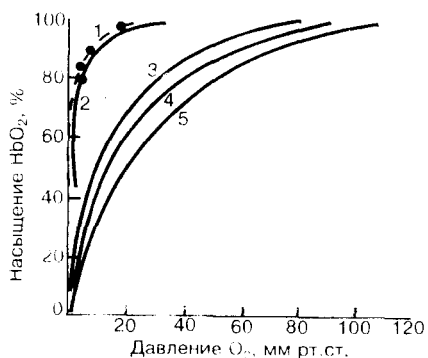


Рис. 6.5. Кривые кислородного равновесия крови у рыб (по Н.С. Строганову, 1962):

1 — угорь, 2 — линь, 3 — карп, 4 — скумбрия, 5 — судак

болическую (рис. 6.5). Это свидетельствует о большем сродстве гемоглобина рыб к кислороду, что вполне соответствует его низкой концентрации в водной среде. На этой кривой в качестве стандартных параметров приняты две точки: *зарядное напряжение* — парциальное давление кислорода (в миллиметрах ртутного столба¹), при котором гемоглобин насыщается на 100 %², и *разрядное напряжение* (или *напряжение полунасыщения*), при котором оксигемоглобин отдает 50 % кислорода тканям.

При повышении сродства гемоглобина к кислороду кривая кислородного равновесия сдвигается влево — насыщение происходит при меньших значениях (P_{O_2}). Этот процесс может зависеть от условий, в которых происходит газообмен, в частности от температуры. Большое значение имеет рН крови: при повышении кислотности кривая сдвигается вправо — *эффект Бора*. Этот эффект имеет значение при газообмене в тканях: именно там в кровь поступает большое количество CO_2 , рН понижается и гемоглобин начинает легче отдавать кислород.

Гематологические особенности рыб довольно отчетливо связаны с экологией отдельных видов, отражая приспособление к кислородному режиму в местах обитания. В частности, у рыб, живущих в дефицитных по кислороду водосмахах, сродство гемоглобина к кислороду, как правило, выше, чем у обитателей быстротекучих вод, или неглубоководных морских рыб, которые не лимитированы количеством кислорода в их естественных местообитаниях (рис. 6.5, табл. 6.4).

¹ 1 мм рт. ст. соответствует 133,3 Па.

² Часто за зарядное напряжение принимают величину P_{95} , т. е. 95 % насыщения.

Способность крови рыб транспортировать кислород в связанном с гемоглобином состоянии зависит от общего количества гемоглобина (соответственно и от числа эритроцитов), а также от его химических свойств, определяющих способность пигмента к насыщению кислородом при определенном парциальном давлении последнего.

Кривая кислородного равновесия крови, показывающая степень насыщения гемоглобина кислородом при различных его парциальных давлениях, у наземных позвоночных обычно имеет сигмовидную форму, а у рыб — чаще гипер-

Таблица 6.4. Зарядное (P_{95}) и разрядное (P_{50}) напряжение кислорода у экологически отличающихся видов рыб, кПа (по Н.С. Строганову, 1962)

Вид	Температура, град. С	P_{95}	P_{50}
Щука	15—17	1,3	0,3—0,4
Кари	15—17	1,3	0,3—0,4
Угорь	15—17	1,3	0,3—0,4
Лещ	16	3,0	0,6
Камбала	16	5,2	1,3
Форель	15—17	9,1	1,5—2,0
Треска	15	9,1	2,4
Скумбрия	20	13,3	2,3

Экология и физиология дыхания тесно взаимосвязаны. Как правило, обитатели хорошо аэрированных водоемов высокоподвижны. При этом оправдано свойственное им более низкое сродство гемоглобина к кислороду: при этом кислород легче отдается тканям. Рыбы из водоемов с низким содержанием кислорода в воде, напротив, обычно ведут малоподвижный образ жизни, чем обеспечивается меньшая потребность в кислороде. Таким видам свойственно более высокое сродство гемоглобина к кислороду, позволяющее извлекать его из воды при малом напряжении; у них же обычно хорошо выражен эффект Бора, облегчающий тканевой газообмен.

Экологическая значимость динамики дыхательных свойств крови прослеживается и в пределах одного вида. Было показано, что личинки миноги *Lampetra fluviatilis* отличаются более высоким сродством гемоглобина к кислороду ($P_{50} = 0,25$ кПа), чем взрослые формы ($P_{50} = 1,43$ кПа). Это объясняется тем, что личинки обитают в грунте в условиях затрудненного доступа кислорода.

В реактивных ответах на гипоксию большую роль играет динамика содержания гемоглобина в крови. Показано, что у дафний концентрация гемоглобина колеблется в пределах 60—150 мг/г, причем наименьшее количество гемоглобина свойственно рачкам, регулярно мигрирующим в поверхностные, богатые кислородом воды (S. Landon, R. Stasiak, 1983). У рыб адаптации такого рода связаны с изменениями числа эритроцитов: при появлении кислородной недостаточности количество их в крови возрастает. Это увеличивает общую кислородную емкость крови, компенсируя замедление скорости диффузии при низкой концентрации кислорода в воде. Показано, что при этом рыбы, испытывающие в естественных условиях дефицит кислорода, резко реагируют на возникновение гипоксии (табл. 6.5).

Воздушное дыхание рыб. В условиях высоковероятного или регулярного (например, сезонного) дефицита кислорода в водоемах у многих видов рыб эволюционно сформировались приспособления к использованию атмосферного воздуха, как дополнительного (а в экстремальных случаях и единственного) источника кислорода. Элементы воздушного дыхания наиболее характерны для обитателей пресных вод

или эстуариев тропической зоны. Донные отложения таких водоемов богаты органическими веществами; разложение их при высокой температуре усиливает недостаток растворенного в воде кислорода.

Таблица 6.5. Динамика числа эритроцитов в норме и при гипоксии у двух видов бычков рода *Cottus* (по J. Starmach, 1970)

Вид	Содержание O ₂ в естественных условиях	Число эритроцитов в 1 мм ³	
		Норма (8,35 мгO ₂ /л)	Гипоксия (2,68 мгO ₂ /л)
<i>C. poecilopus</i>	Нормальное	1 930 000	2 250 000
<i>C. gobio</i>	Пониженное	1 540 000	3 110 000

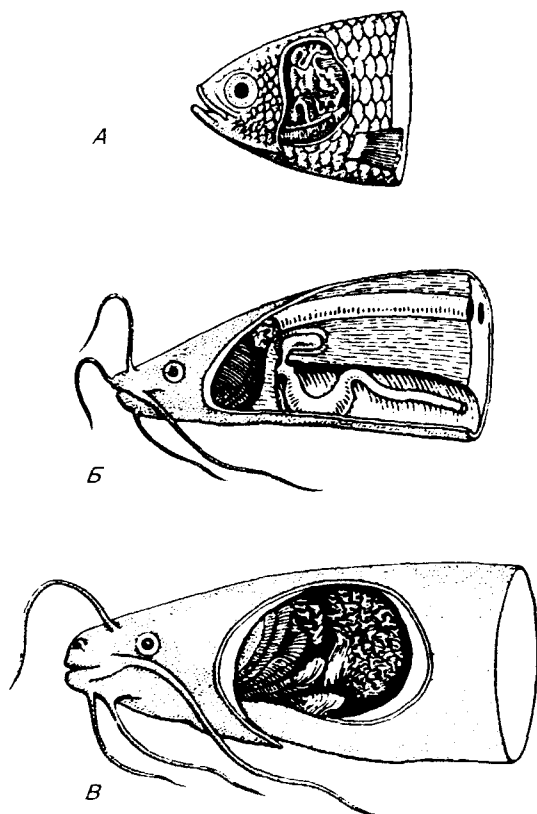


Рис. 6.6 Органы дополнительного воздушного дыхания у рыб. Варианты васкуляризации околожаберной полости: А — рыба-ползун *Anabas*, Б — индийский сом *Saccobranchus*; В — африканский шагающий сом *Clarias* (по J. Young, 1981)

Морфологическая база воздушного дыхания различна, но имеется одно общее свойство, объединяющее все морфологическое разнообразие органов воздушного дыхания: они формируются там, где в связи с теми или иными функциями развилась система многочисленных кровеносных капилляров.

Поэтому у рыб для воздушного дыхания в ряде случаев могут использоваться и жабры; задача состоит в том, чтобы предохранить их поверхность от высыхания. Это связано с изменением типа дыхательных движений. Так, обитающая в пересыхающих болотах Южной Америки рыба *Symbbranchus marmoratus* периодически наполняет околожаберное пространство воздухом, задерживая его там на 12—15 мин. За это время извлекается около 50 % содержащегося в воздухе кислорода. В газообмене

участвуют как жабры, так и густо васкуляризованные стенки околожаберной полости. Такой тип дыхания весьма эффективен: если при водном дыхании насыщение артериальной крови симбранхуса кислородом составляет 50—60 % (жабры у этого вида редуцированы), то при воздушном дыхании оно доходит почти до 100 %. При этом нарастает концентрация CO_2 в крови; избыток ее быстро выводится при возврате к водному дыханию.

У ряда видов наибольшую роль в воздушном дыхании играет слизистая оболочка ротовой и околожаберной полостей. Площадь соприкосновения с заглатываемым воздухом увеличивается образованием многочисленных складок эпителия, формированием дополнительных полостей типа сложных «лабиринтов». Слизистая этих полостей и складок снабжена густой сетью кровеносных капилляров (рис. 6.6). Показано, что имеющий такие органы дыхания шагающий сом *Clarias* может дышать, одновременно используя кислород из воды и из воздуха; при этом из воздуха утилизируется примерно 52 % кислорода, а CO_2 выводится через жабры и кожу. Рыба-ползун *Anabas* при таком же типе дыхательных органов при 25°C до 80 % кислорода получает из воздуха; если закрыть доступ к нему, уровень обмена у рыбы понижается в пять раз.

У ряда видов рыб газообмен с воздухом происходит в различных отделах пищеварительного тракта (рис. 6.7). У выюна *Misgurnus fossilis* и южноамериканского сомика *Hoplosternum thoracatum* эта функция осуществляется в заднем отделе кишечника, где слизистая имеет гладкую поверхность, утонченный эпителий, пронизанный густой сетью капилляров. Многие виды используют для воздушного дыхания плавательный пузырь, в стенке которого располагается хорошо сформированная

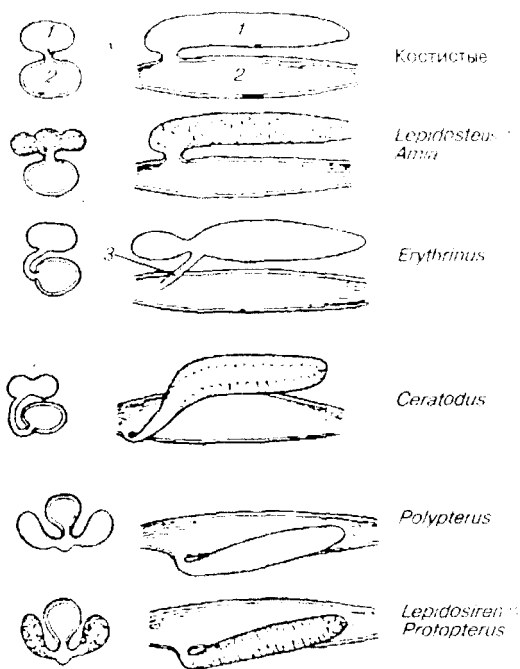


Рис. 6.7. Органы воздушного дыхания рыб. Варианты преобразования плавательного пузыря (по J. Young, 1981):

1 — плавательный пузырь (легкие). 2 — пищеварительный тракт. 3 — воздушный проток

газообменная система сосудов, исходно связанная с регуляцией гидростатической функции, но не менее эффективная при воздушном дыхании.

Классические примеры такого типа газообмена — относящиеся к костным ганоидам ильная рыба *Amia clava* и панцирная щука *Lepidosteus osseus*. У последнего вида путем воздушного дыхания в организм поступает 70—80 % всего кислорода. У амии соотношение водного и воздушного дыхания зависит от температуры: при 10°C кислород извлекается только из воды, при повышении температуры включается воздушное дыхание, и относительная роль его постепенно возрастает, при 30° этим путем обеспечивается около 75 % всего потребляемого кислорода; CO₂ и у этих рыб выводится через жабры.

Хорошо известен своим «наземным» образом жизни илистый прыгун *Periophthalmus*, обитающий в болотистых эстуариях тропической зоны. Эта рыба подолгу находится вне воды, передвигаясь по суше с помощью грудных плавников. Органом воздушного дыхания у нее служит кожа. Эффективность такого способа дыхания столь велика, что при принудительном погружении в воду на длительное время у рыбы появляются признаки асфиксии. Преимущественно через кожу осуществляется дыхание воздухом у обыкновенного угря, способного к длительным перемещениям по суше из одного водоема в другой. Впрочем, у этого вида в воздушном газообмене принимают участие также и жабры, а на начальном этапе адаптации используется запас воздуха в плавательном пузыре. Относительная роль кожи в дыхании резко возрастает при выходе на сушу: в воде через кожу поступает лишь 10 % кислорода, а в воздухе — до 66 % его общего объема.

У нескольких видов рыб на базе выростов кишечника сформировались настоящие легкие, обеспеченные специальным кровоснабжением, идущим от первой пары жаберных артерий (первая стадия формирования малого круга кровообращения). Это африканский многопер *Polypterus* и двоякодышащие рыбы Dipnoi. Многопер обитает в мелких болотистых водоемах тропической Африки. При дефиците кислорода рыбы регулярно всплывают к поверхности и захватывают воздух через брызгальца. При достаточном содержании растворенного кислорода многопер пользуется исключительно жабрами.

Двоякодышащие рыбы очень неоднородны по экологии, а соответственно и по роли воздушного газообмена в общем дыхании. Австралийский *Neoceratodus forsteri* обитает в медленно текущих реках и других проточных водоемах, почти не испытывая дефицита кислорода. Дыхание у этого вида совершается практически только через жабры. При искусственно созданном исключительно воздушном дыхании насыщение крови кислородом падает до 15—20 %. Этот вид, практически не подверженный естественной гипоксии, использует воздушное дыхание лишь как дополнительное при повышенной активности.

Африканские *Protopterus* и американский *Lepidisisiren paradoxa* заселяют стоячие водоемы, подверженные регулярному пересыханию. Эти

виды регулярно сталкиваются с недостатком кислорода в воде, а во время засухи вынуждены полностью переходить на воздушное дыхание. Это сопровождается впадением в состояние оцепенения, при котором рыба, заключенная в «кокон» из подсохшей грязи и слизи, резко снижает уровень обмена. Роль воздушного дыхания у этих видов существенна. В эксперименте при содержании в воде с доступом к воздуху и протоптерус и лепидосирен большую часть поступающего в организм кислорода получали легочным путем, а CO_2 выводили как через легкие,

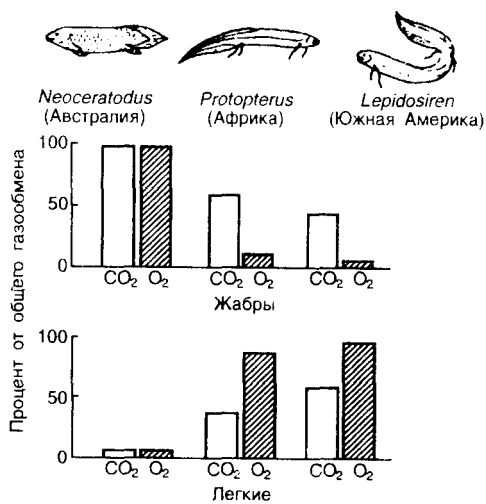


Рис. 6.8. Относительная роль жабр и легких в дыхании двоякодышащих рыб (по К.Шмидт-Нильсену, 1982)

так и через жабры (рис. 6.8). При искусственном чисто воздушном дыхании насыщение артериальной крови кислородом достигало 90%. Показано, что интенсификация воздушного дыхания стимулируется снижением концентрации кислорода в воде. Во время «спячки» усиливается и транспортная функция крови. Опыты с *Protopterus aethiopicus* и *P. amphibius* показали, что в состоянии оцепенения у рыб почти вдвое увеличивается число эритроцитов, содержание гемоглобина и средство его к кислороду. В результате примерно на 50% возрастает общая кислородная емкость крови.

6.2. ГАЗООБМЕН В ВОЗДУШНОЙ СРЕДЕ

Обитатели воздушной среды не лимитированы количеством кислорода в составе воздуха: O_2 составляет в нем 20,95%. Соответственно велико и его парциальное давление. На уровне моря в условиях сухого воздуха эта величина равна 159,2 мм рт. ст. (21,2 кПа). Практически парциальное давление O_2 ниже, так как в воздухе всегда содержатся водяные пары, но оно все же остается достаточным для эффективного газообмена на поверхности дыхательных органов.

Фактором, лимитирующим газообмен в воздушной среде, является *сухость воздуха*. Процесс непосредственного обмена газов между кровью и внешней средой у наземных животных в принципе не отличается от водного типа: в кровь поступает кислород, предварительно растворенный в пленке воды, покрывающей поверхность ды-

хательного эпителия. Как и у водных организмов, диффузия идет по градиенту концентрации O_2 и CO_2 в крови и в этой водной пленке. Поэтому важнейшее биологическое условие осуществления устойчивого газообмена в воздушной среде заключается в *поддержании дыхательной поверхности во влажном состоянии*. Это определило принципиальные пути эволюции органов воздушного дыхания, что особенно ярко выражено у позвоночных животных и насекомых.

Принципы воздушного дыхания. Морфологические принципы газообмена в воздушной среде основываются на том, что поверхность газообмена размещается внутри тела и не граничит непосредственно с окружающим воздухом. Большое число слизистых клеток поддерживает в дыхательной полости высокую влажность. Пути, связывающие органы дыхания с окружающим воздухом, также снабжены слизистым эпителием, что способствует увлажнению воздуха, поступающего в эти органы.

У позвоночных эта система представлена в виде расположенных в грудной полости легких, соединенных с наружной средой воздухоносными путями (трахея, бронхи). Внутренняя поверхность этих путей выстлана слизистым эпителием. У беспозвоночных конкретные структуры органов воздушного дыхания довольно разнообразны, но во всех случаях выдерживается принцип удаления газообменной поверхности от соприкосновения с наружной средой и увлажнения воздуха, поступающего к месту газообмена.

Примеров такого типа воздушного дыхания можно привести много. Так, у переднежаберных моллюсков *Prosobranchia* функции дыхательной поверхности выполняет потолочная стенка мантийной полости, пронизанная кровеносными сосудами. Аналогично, но более сложно устроена мантийная полость легочных моллюсков (*Pulmonata*). У высших раков жабры расположены в замкнутом пространстве, что замедляет высыхание дыхательного эпителия и открывает возможность некоторым видам использовать атмосферный воздух. У специализированного в этом отношении вида — пальмового вора *Bigus latro* — собственно жабры редуцированы и функционально замещены кожными складками. Этот вид во взрослом состоянии живет на суше и способен переносить высокую инсоляцию. Преобразованные в органы воздушного дыхания жабры мокриц и хелицировых также расположены в мешковидных полостях, практически изолированных от внешней среды.

У насекомых и других трахейнодышащих животных дыхательная система развивалась в связи с газообменной функцией покровов. Становление воздушного дыхания шло через этап обитания в почве, где опасность высыхания устраняется высокой влажностью субстрата. При переходе к жизни на суше дыхательная поверхность увеличивалась путем впячивания проницаемых участков покровов внутрь тела (М.С. Гиляров, 1970). Эти впячивания эпидермиса образуют трубки — *трахеи*, покрытые тонкой кутикулой, которая образует складки спи-

ральной формы, сохраняющие трубчатую структуру трахей. Конечные, наиболее тонкие участки трахей — *трахеолы* — заканчиваются слепо и представляют собой непосредственные газообменные поверхности. Диаметр их около 1 мкм в начале и порядка 0,1—0,2 мкм в конечных участках.

Крупные трахеи соединяются между собой, образуя общую систему взаимосвязанных трубочек. У некоторых видов расширенные участки могут образовывать воздушные мешки, способные прокачивать воздух через трахейную систему (в ряде случаев однонаправленно). Это активизирует дыхание.

У неактивных насекомых конечные участки трахеол заполнены жидкостью. При мускульной нагрузке или при недостатке кислорода количество жидкости в трахеолах уменьшается и заполняющий эти трубочки воздух продвигается глубже внутрь организма. Это увеличивает поверхность соприкосновения воздуха с клетками; механизм такого типа регуляции газообмена изучен слабо. Движения дыхалец (их открывание и закрывание) обычно нерегулярны; основной механизм поступления воздуха в систему трахей — диффузия, скорость которой в воздушной среде в 300 тыс. раз выше, чем в воде.

У большинства других наземных животных механизм дыхания представлен чередующимися фазами вдоха и выдоха. Такой тип дыхания, по-видимому, также связан с задачей сохранения влажности в дыхательной системе: однонаправленный поток сухого воздуха неминуемо приводил бы к подсыханию дыхательного эпителия и нарушению газообмена.

Как и при водном дыхании, принципиальные пути интенсификации газообмена, а вместе с тем и общего уровня метаболизма связаны с увеличением дыхательной поверхности и с активизацией вентиляции легких. У первых наземных позвоночных — амфибий — эта сторона дыхательных адаптаций развита еще слабо. Легкие представляют собой небольшие мешкообразные органы с гладкими или слегка ячеистыми внутренними стенками. Соответственно суммарная дыхательная поверхность их невелика: у лягушки, например, около $0,25 \text{ м}^2/\text{кг}$ (для сравнения: у мыши — порядка $5 \text{ м}^2/\text{кг}$). Недостаточность легочной поверхности частично компенсируется хорошо развитым кожным дыханием, но это ограничивает распространение амфибий влажными биотопами.

Относительная роль кожи и легких в газообмене зависит от экологии вида. Так, у прудовой лягушки *Rana esculenta* поступление кислорода через кожу и легкие почти одинаково (соответственно 51,2 и 48,8 %), а у более наземной *R. fusca* роль легких значительно выше (около 70 %). Выделение CO_2 в обоих случаях идет преимущественно через кожу.

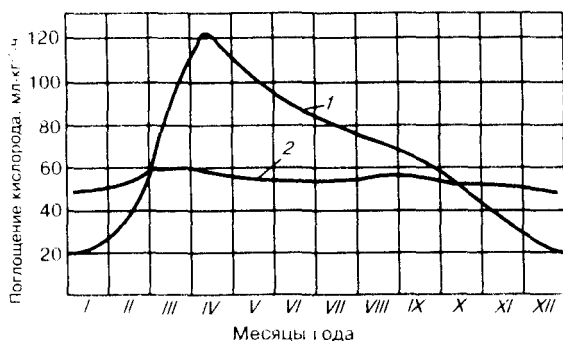


Рис. 6.9. Сезонная динамика легочного (1) и кожного (2) дыхания у лягушки (по К. Шмидт-Нильсену, 1982)

Обще, легочное дыхание у амфибий более лабильно. В частности, сезонные изменения интенсивности газообмена у лягушек определяются в первую очередь динамикой легочного дыхания, тогда как кожное остается практически неизменным в течение года. При этом легочное дыхание активизируется в теплое время года, преобладая в это время над кожным; в холодные сезоны основное значение имеет кожное дыхание (рис. 6.9).

Дыхательные движения амфибий представляют собой довольно простую и не очень мощную систему всасывания воздуха в ротовую полость (где он перемешивается с вышедшей из легких смесью газов) и последующего нагнетания его в легкие. Вытеснение воздуха из легких определяется их эластичностью. Общая эффективность дыхания невелика; уровень метаболизма амфибий в 5—10 раз ниже, чем у пресмыкающихся.

Начиная с рептилий, прослеживается отчетливая линия эволюции на повышение эффективности воздушного дыхания. Мощность дыхательных движений определяется формированием грудной клетки; активные изменения ее объема формируют энергичные движения вдоха и выдоха и эффективную вентиляцию легких. У млекопитающих в механизме дыхания участвует и диафрагма.

Внутреннее строение легких усложняется. У рептилий оно довольно широко варьирует в пределах класса, в общем демонстрируя постепенное усложнение внутренней структуры, увеличивающее суммарную поверхность дыхательного эпителия. У млекопитающих легкие имеют альвеолярное строение. Тонкостенные пузырьки-альвеолы, оплетенные кровеносными капиллярами, представляют собой структурную единицу газообмена. Их большое число определяет резкое увеличение общей дыхательной поверхности, во много раз превосходящей поверхность тела. Легочная масса включает помимо альвеол также и подво-

У хвостатых амфибий кожа представляет собой основной орган дыхания как на воздухе, так и (у вторично перешедших к водному образу жизни форм) в воде. Легкие и ротоглоточная область имеют в дыхании дополнительное значение, преимущественно — в условиях, когда кожное дыхание затруднено. Во-

дящие пути (bronхи, бронхиолы). Объем этих структур, в которых задерживается часть отработанного воздуха, образует так называемое *мертвое пространство*. Вдыхаемый воздух смешивается с воздухом мертвого пространства, поэтому воздух в альвеолах по соотношению газов отличается от атмосферного: у человека в альвеолярном воздухе содержится около 15 % кислорода и 5 % CO_2 .

Строение дыхательной системы птиц во многом отличается от других наземных позвоночных. Легкие птиц не эластичны и состоят из системы тонких воздухоносных трубочек — *парабронхов*, сообщающихся через более крупные мезобронхи с воздушными мешками. Количество проходящего через легкие воздуха определяется объемом воздушных мешков, пять пар которых функционально подразделяются на две группы: передние и задние. Связь их с легкими морфологически организована таким образом, что открывается возможность движения воздуха по парабронхам в одном направлении (от задних воздушных мешков к передним) как при вдохе, так и при выдохе. Дыхательный акт, как и у всех амниот, происходит с участием подвижных ребер и грудины.

При вдохе наружный воздух поступает в задние воздушные мешки (и частично в заднюю часть легких). Передние мешки при этом заполняются воздухом из системы парабронхов, т. е. из собственно легких (вдыхаемый воздух в эту группу мешков не попадает). *При выдохе* воздушные мешки сжимаются и воздух из задних мешков выталкивается в систему парабронхов (в легкие), а из передних — в бронхи, трахею и через нее наружу (рис. 6.10). В этой системе нет каких-либо клапанов; направление потока воздуха по различным путям определяется относительной ориентацией входных отверстий разных воздухоносных путей, степенью их кривизны, а также изменениями диаметра при вдохе и выдохе.

Площадь соприкосновения воздуха со стенками парабронхов определяется их большим числом и тем, что от центрального канала парабронха отходят еще более тонкие каналцы, делящиеся на воздухоносные капилляры диаметром 3—10 мкм. Вся эта система тонких трубочек оплетена кровеносными капиллярами. Комплекс кровеносных и воздухоносных капилляров, образующих вокруг пара-

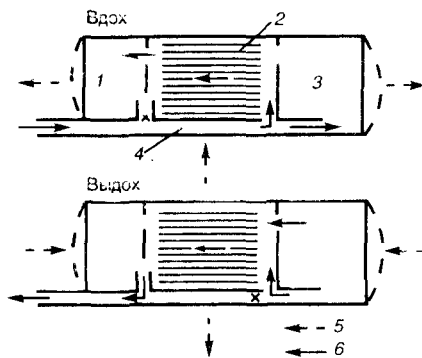


Рис. 6.10 Схема движения воздуха в дыхательной системе птиц (по К. Шмидт-Нильсену, 1976):

1 — передние воздушные мешки, 2 — легкие (парабронхи), 3 — задние воздушные мешки, 4 — мезобронх, 5 — направление движения легочного апоневроза (расширение или сжатие воздушных мешков), 6 — ток воздуха; крестиками отмечены пути, по которым воздух в данной части цикла не идет

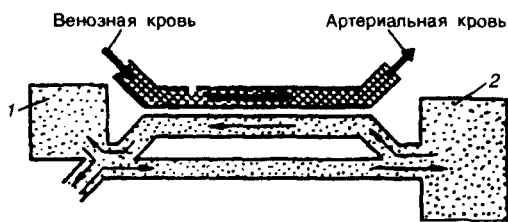


Рис. 6.11. Схема противоточного газообмена в легких птиц (по К. Шмидт-Нильсену, 1976):

1 — передние воздушные мешки, 2 — задние воздушные мешки

бронхов сеть толщиной 50—200 мкм, представляет собой аппарат газообмена. Суммарная поверхность его достаточно велика: у курицы, например, она составляет около $2,5 \text{ м}^2$ (около $1,1 \text{ м}^2/\text{кг}$); относительно меньшая, чем у млекопитающих, поверхность газообмена компенсируется более интенсивным извлечением кислорода.

Однонаправленный поток воздуха через газообменные структуры открывает возможность реализации принципа противотока в процессе газообмена в легких птиц (рис. 6.11). Воздух, поступающий в легкие из задних мешков, движется по парабронхам по направлению к передним мешкам, а кровь по капиллярам, контактирующим с парабронхами, — в обратном направлении. По мере прохождения по системе парабронхов воздух постепенно теряет O_2 и получает CO_2 из крови. При этом на всем протяжении этого пути воздух контактирует с кровью, имеющей более низкое парциальное давление O_2 и более высокое CO_2 . Поэтому процесс встречной диффузии не прекращается и даже не замедляется на всем протяжении контакта воздухоносных и кровеносных сосудов. При таком типе газообмена ведущее значение имеет не величина парциального давления кислорода, а сохранение разницы давлений его в воздухе и в крови.

В этом — качественное отличие аппарата газообмена у птиц по сравнению со всеми другими наземными позвоночными. В легких последних диффузия газов происходит лишь до момента выравнивания парциальных давлений в дыхательной системе и в крови. В результате концентрация O_2 и CO_2 в артериальной крови всегда такая же, как в выдыхаемом воздухе. У птиц же содержание CO_2 в артериальной крови поддерживается на уровне, более низком, чем в выдыхаемом воздухе, а напряжение кислорода, напротив, выше.

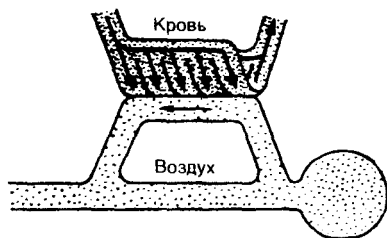


Рис. 6.12. Схема перекрестного газообмена в легких птиц (по P. Scheid, J. Piiper, 1972)

Специальные эксперименты показали, что реально в дыхательной системе птиц осуществляется принцип не противоточного, а перекрестного газообмена: по всей длине парабронха он пересекается оплетающими его кровеносными капиллярами (рис. 6.12). Но сути дела это не меняет: и в этом случае поддержива-

ется постоянный градиент напряжения кислорода в воздухе и в крови. В результате птицы извлекают кислород более эффективно, чем млекопитающие.

Биологически своеобразие дыхания птиц можно рассматривать как приспособление к полету на большой высоте. Хорошая приспособленность их к снижению парциального давления кислорода была эффективно продемонстрирована экспериментами в барокамере, где птиц (домовый воробей, волнистый попугайчик) и белых мышей «поднимали» до условий, соответствующих высоте 6100 м (абсолютное давление около 350 мм рт. ст., или 46,5 кПа, парциальное давление O_2 — 73 мм рт. ст., или 9,7 кПа). В этих условиях при температуре 5°C через 1 ч после начала опыта воробьи увеличили потребление кислорода по сравнению с основным обменом в два раза и сохранили способность к короткому активному полету. Лишь на «высоте» 7620 м они почти не могли летать, а на «высоте» 9140 м — даже стоять. Неакклиматизированные волнистые попугайчики также сохранили способность к активному полету на «высоте» 6100 м. Мыши в этих опытах становились вялыми уже на «высоте» 3700 м, а при «подъеме» до 6100 м впадали в коматозное состояние (V. Tucker, 1968, 1972).

Поскольку воробьи и мыши имеют сопоставимые размеры тела и почти одинаковый уровень основного обмена, а их кровь сходна по величине кислородной емкости, неодинаковая реакция на низкое давление объясняется только разницей в принципах строения и функционирования легких. Подсчитано, что если бы газообмен у птиц, как у млекопитающих, был ограничен выравниванием парциальных давлений кислорода воздуха и крови, то степень насыщения кислородом артериальной крови воробья на высоте 6100 м должна быть 24 %. Эти же данные, рассчитанные на основе принципа противоточного газообмена, дают показатель насыщения 80 %, что уже близко к нормальному.

Таким образом, именно однонаправленный и непрерывный поток воздуха в легких при перекрестном типе газообмена определяет свойственную птицам способность даже при низком парциальном давлении извлекать из воздуха такое количество кислорода, которое обеспечивает поддержание нормальных (или близких к норме) функций организма.

Приспособления к гипоксии. Благодаря высокому постоянству газового состава атмосферного воздуха обитатели наземной среды не лимитированы по количеству кислорода. Лишь в некоторых специфических условиях газообмен может быть ограничен некоторым недостатком кислорода и сниженным парциальным давлением этого газа. Так, например, накопление в закрытых убежищах типа нор, дупел и т. п. значительного количества CO_2 ведет к снижению парциального давления кислорода и затруднению газообмена. Полевые исследования показали, например, что в подземных ходах кротов и гоферов *Thomomys bottae* содержание CO_2 колеблется в среднем от 0,3 до 3,8 % (максимум

5,5), а кислорода — в пределах 15—20 %. В более глубоких норах калифорнийских сусликов содержание CO_2 и O_2 составляет соответственно 2,4—2,9 и 17—19 %, в норах кроликов — 6—8 и 13—14 %.

Аналогичная картина наблюдается в дуплах деревьев. Показано, например, что в дуплах, занятых поползнем, зеленым дятлом, гаичкой, в период насиживания яиц содержалось меньше 20 % O_2 и до 0,7 % CO_2 . После вылупления птенцов состав воздуха менялся еще сильнее: в дупле поползня к концу гнездового периода содержание O_2 снизилось до 17—19%, а концентрация CO_2 возросла до 2—4%.

Неблагоприятные условия газового режима складываются зимой под толщей снега. По данным Н.В. Башениной (1956), при высоте снежного покрова 45—80 см содержание CO_2 в приземном слое воздуха составляло 2,8—4,0 %. Высокоствельные травы и кустарники улучшают газовый режим, действуя как воздухопроводы; зимние поселения полевков сосредоточены главным образом в местах с такой растительностью.

Животные, обитающие в условиях некоторого недостатка и пониженного парциального давления кислорода, обладают определенными *адаптациями*. Показано, что млекопитающие, обитающие в подземных убежищах, легче переносят некоторый избыток CO_2 (*гиперкапния*) и недостаток O_2 , чем виды, не сталкивающиеся с такими условиями в природе. Адаптивные механизмы в первую очередь связаны с улучшением дыхательных свойств крови, в частности с увеличением сродства гемоглобина к кислороду.

Сходный тип адаптации обнаружен у ведущих подземный образ жизни земноводных — червяг. Кроме того, большинство норников и землероев характеризуется несколько сниженным уровнем метаболизма, что уменьшает потребность в кислороде. Им же свойственна большая толерантность дыхательного центра к накоплению CO_2 в крови. Такие свойства наиболее выражены в период спячки. Интересно, что у ежей аналогичные реакции наблюдаются при кратковременном «оборонительном» скручивании тела.

Наиболее распространенная естественная ситуация, влияющая на эффективность газообмена, — это обитание в высокогорье, где в связи со снижением общего атмосферного давления понижено и парциальное давление кислорода. *Высотные адаптации* наиболее хорошо изучены у млекопитающих. Для них описано несколько типов приспособительных реакций газообмена в условиях сниженного парциального давления кислорода. З.И. Барбашова (1960) разделяет эти реакции на две группы: «борьба за кислород» и адаптации к гипоксии.

Под *адаптациями к гипоксии* понимаются реакции, протекающие на тканевом уровне и обеспечивающие устойчивость к недостаточному снабжению тканей кислородом. Сюда относится неспецифическая реакция повышения тканевой устойчивости к гипоксии, а также усиление анаэробного гликолиза, позволяющего осуществлять энергетические процессы при недостаточном поступлении кислорода к тканям.

«Борьба за кислород» содержит ряд компенсаторных реакций, направленных на поддержание нормального снабжения тканей кислородом в условиях затрудненного поступления его в кровь. Реакции эти осуществляются на разных уровнях и с разной скоростью.

Наиболее быстро в ответ на первые признаки гипоксии включается механизм учащения дыхания и сердцебиения. Эти реакции компенсируют недостаточное поступление кислорода в кровь усилением легочной вентиляции и циркуляции крови в организме. Такие реакции возникают в условиях быстрого направленного уменьшения парциального давления кислорода при подъеме в горы. Параллельно этим реакциям нередко наблюдается повышение общей кислородной емкости крови путем увеличения числа эритроцитов, а соответственно и количества гемоглобина (табл. 6.6). Этот процесс особенно заметен после некоторого периода акклиматизации (табл. 6.7). При «экстренной» адаптации увеличение числа эритроцитов идет путем мобилизации их из кровяных депо. В наиболее острых случаях при экстренном выбросе эритроцитов в кровь захватываются даже не вполне зрелые (у млекопитающих — содержащие ядра) клетки.

Т а б л и ц а 6.6. Динамика параметров красной крови человека при подъеме в горы (по Н.А. Россолевскому, 1951)

Высота над уровнем моря, м	0	2810	3660	4700	5340	6140
Число эритроцитов, млн/мм ³	5,0	5,29	5,49	5,86	5,71	5,85
Объем эритроцитов, %	44,36	49,01	49,40	52,66	53,61	53,91
Кислородная емкость крови, объемные %	19,9	22,0	23,0	24,2	24,4	25,0

Т а б л и ц а 6.7. Динамика параметров красной крови при акклиматизации человека в горах (по Н.А. Россолевскому, 1951)

Показатели	До подъема	Дни акклиматизации				
		9	15	22	28	32
Эритроциты, млн/мм ³	4,7	4,95	5,11	5,45	5,64	5,57
Гемоглобин, %	80,5	86,7	91,2	94,9	101,7	101,4

При более стабильном существовании в условиях высотной гипоксии «срочные» реакции типа гипервентиляции и тахикардии сменяются более устойчивыми. Среди них отмечается и повышенное содержание эритроцитов и гемоглобина в крови, но в этом случае увеличение числа эритроцитов определяется уже не использованием депонированных клеток, а общей перестройкой системы эритропоэза. В результате горные виды (и горные подвиды и популяции широко распространенных видов) нередко характеризуются повышенными параметрами красной крови по сравнению с близкими формами,

обитающими на малых высотах. Так, у горного подвида лесной мыши *Apodemus sylvaticus ciscaucasicus* содержание гемоглобина на 6,3 %, а количество эритроцитов на 12 % превышает те же показатели у равнинных форм (Н.И. Калабухов, 1935). У хомячков *Peromyscus maniculatus*, живущих на различных высотах, высокогорные популяции также отличаются увеличением числа эритроцитов и показателя гематокрита¹, что влечет за собой и увеличение кислородной емкости крови.

Аналогичные сдвиги гематологических показателей обнаружены и у ящериц рода *Sceloporus*, *Liolaemus*, *Urosaurus*, обитающих в горах. В то же время у горных форм отмечена повышенная устойчивость к сниженному парциальному давлению O_2 . В опытах с пустынной игуаной содержание при давлении, соответствующем высоте 5500 м, вызвало повышение концентрации гемоглобина на 19 %, гематокрита на 22 и числа эритроцитов на 21 %.

В случаях более стабильного приспособления к высокогорью повышение кислородной емкости может и не сопровождаться увеличением стандартных показателей красной крови. Так, у горного подвида малого суслика *Citellus pygmaeus musicus* число эритроцитов в 1 мл и количество гемоглобина не отличаются от тех же показателей у равнинного подвида *C. p. planicola*. Однако общий объем крови на единицу массы у горного подвида выше, соответственно более высоко и суммарное содержание эритроцитов и гемоглобина. Для горного подвида характерно также более мощное развитие миокарда, что явно связано с усилением нагрузки на сердце в связи с большим объемом крови. Увеличение размеров сердца нередко рассматривают как характерную черту горных форм, что в значительной степени обусловлено устойчивым усилением сердечной функции в условиях горной гипоксии.

Наиболее стабильные приспособления, повышающие дыхательные свойства крови, связаны со структурными изменениями гемоглобина, приводящими к увеличению его сродства к кислороду. Так, у видов и подвидов, постоянно обитающих в горах, кривая кислородного равновесия крови сдвинута влево, что свидетельствует о способности гемоглобина насыщаться кислородом при меньшем парциальном давлении. В частности, уже упоминавшийся горный подвид малого суслика отличается от равнинного по составу гемоглобина. У лам, обитающих в высокогорьях Южной Америки, этот эффект выражен еще более отчетливо (рис. 6.13). Наибольшее сродство гемоглобина к кислороду наблюдается у викуны: $P_{50} = 17,6$ мм рт. ст. (у ламы и альпаки — 20,3). Это сочетается у них с высокой насыщенностью крови эритроцитами (от 11,6 млн/мм³ у ламы до 14,5 у альпаки); при этом эритроциты мелкие, что характерно для всех мозолоногих. Насыщенность артериальной крови кислородом у высокогорных мозолоногих даже на высоте

¹ Гематокрит — суммарный объем эритроцитов в 100 см³ крови.

более 3000 м остается выше 92 %. Характерно, что специальных адаптаций на уровне сердечной деятельности и внешнего дыхания у этих животных нет, хотя сердечный индекс повышен.

Эффективная устойчивая высотная адаптация обязательно сочетается с приспособлениями на тканевом уровне, направленными на использование кислорода при пониженном напряжении его в крови. Эти адаптации связаны с изменением активности ферментных систем, а также с увеличением количества тканевого дыхательного пигмента миоглобина, что характерно для многих горных животных. Миоглобин обладает значительно большим, чем гемоглобин, сродством к кислороду и служит для запасаания его в мышцах, где он легко отбирает кислород из крови и передает системе окислительных ферментов ткани.

Относительная роль каждого из перечисленных приспособлений к гипоксии широко варьирует у разных видов животных. Их интегрированный эффект проявляется в повышенной устойчивости обитателей высокогорья к низкому парциальному давлению кислорода. Анализ реакции 14 видов высокогорных грызунов показал, что критический порог снижения парциального давления кислорода у них колеблется в пределах 54—74 мм рт. ст. (7,2—9,8 кПа). У близких форм, распространенных на малых высотах, этот же показатель составляет 68—122 мм (9,0—16,2 кПа).

У птиц столь отчетливых высотных адаптаций не обнаруживается. Колебания параметров красной крови, показывая подчас отличия высокогорных видов и популяций, количественно укладываются в рамки функциональных ответов на погодные условия, мышечную нагрузку и т. п. Видимо, высокая эффективность утилизации кислорода, основанная на морфофизиологической специфике системы газообмена этого класса, уменьшает потребность в более частных адаптациях. Экспериментально удавалось у птиц (почти исключительно домашних), подвергнутых хронической гипоксии, получить адекватные сдвиги показателей красной крови, ее общего объема, pH и напряжения газов в крови. В некоторых случаях у высокогорных видов птиц зарегистрированы увеличенные индексы сердца и легких.

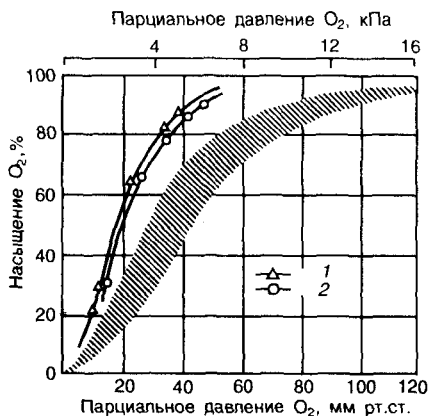


Рис. 6.13. Кривые кислородного равновесия у лам и равнинных млекопитающих (по F. Hall et al., 1936)

Заштрихованная зона соответствует вариациям у различных видов равнинных млекопитающих; 1 — викунья, 2 — лама

6.3. ГАЗООБМЕН У НЫРЯЮЩИХ ЖИВОТНЫХ

Своеобразные условия газообмена складываются у наземных животных, вторично перешедших к водному (и околководному) образу жизни и экологически связанных с регулярным нырянием либо (как многие птицы) погружением головы в воду. У дышащих трахеями водных насекомых и паукообразных характер дыхания при нахождении под водой принципиально не меняется: они по-прежнему дышат воздухом, пузырьки которого задерживаются между волосками тела. При этом нередко возникают «воздушные жабры», в которых постоянно идет газообмен воздуха в пузырьке с окружающей водой. Этот процесс компенсирует уменьшение кислорода в пузырьке за счет дыхания. Водные личинки некоторых насекомых (например, стрекоз) обладают «водными жабрами», представляющими собой систему замкнутых трахей, контактирующих с водной средой; и в этом случае дыхание идет с помощью трахей.

Среди позвоночных все вторично-водные виды имеют легочный тип дыхания. Внешний газообмен у них проходит в нормальных условиях, однако во время пребывания под водой легочное дыхание прекращается, и на тканевом уровне постепенно развивается состояние асфиксической гипоксии. У наиболее специализированных ныряльщиков остановка дыхания может быть довольно длительной, но у подавляющего большинства видов продолжительность пребывания под водой измеряется минутами.

Среди рептилий наибольшая (более 1 ч) длительность нахождения под водой зарегистрирована у водных черепах и морских змей. Так, у бородавчатых змей *Acrochordus granulatus* время естественного занырявания доходит почти до 2 ч, а тихоокеанская зеленая черепаха *Chelonia mydas* выдерживает погружение до 5 ч. У других водных рептилий продолжительность активных погружений обычно не превышает 20—25 мин. Время пребывания под водой резко увеличивается при спячке.

Отметим, что у водных рептилий в дополнение к легочному дыханию хорошо выражено и водное с помощью сосудистых сплетений в коже, а также в слизистых оболочках ротовой и анальной полостей. Соответственно этому, как показано для водной змеи *Acrochordus granulatus*, во время продолжительного (более 30 мин) ныряния кровь передвигается только по системным сосудам, минуя легкие; при воздушном дыхании восстанавливается нормальный кровоток.

Лабораторные эксперименты с триониксом *Trionyx sinensis* показали, что в погруженном состоянии организм этой черепахи около 70 % кислорода получает через сосуды глотки и около 30 % — через кожу.

Среди млекопитающих наиболее длительное пребывание под водой характерно для настоящих вторично-водных форм — китообразных и ластоногих. Продолжительность погружений у ряда видов китов колеблется от 30 мин (финвал *Balaenoptera physalis*) до 2 ч (бутылконос

Hyperodon ampulatus). Дельфины совершают длительные серии довольно коротких ныряний; у косатки, например, продолжительность отдельного заныривания обычно не превышает 4—5 мин. Ластоногие чаще находятся под водой 15—30 мин (тюлень Уэддела — до 45 мин). Полуводные млекопитающие выдерживают пребывание под водой не более 15 мин (ондатра, бобр); бегемоты, ламантины, дюгоны, хотя и проводят в водоемах весьма длительное время, в полностью погруженном состоянии могут вынести лишь несколько (обычно тоже не более 10—15) минут.

Птицы по длительности погружения в большинстве случаев уступают водным млекопитающим. Ныряние буревестников, некоторых утиных, оляпки длится примерно до 15 с, у других утиных, а также у гагар и поганок до 30—40 с. При насильственном погружении в воду (хотя бы только головы) тупик способен задержать дыхание до 4 мин, а чиски и кайры — до 12 мин. Пингвины (*Pygoscelis papua*, *P. adeliae*, *Eudiptes chrisolophus*) при свободном нырянии на глубину до 20 м находятся под водой 3—7 мин; императорский пингвин *Aptenodytes forsteri* — до 18 мин. Последний вид чередует глубокие (100—200 м, максимум 305) и мелкие (около 25 м) ныряния длительностью соответственно 4—6 и 1—2,5 мин.

Ныряние вызывает довольно быстрое уменьшение содержания кислорода и нарастание концентрации CO₂ в крови. Устойчивость ныряющих животных к такой функциональной гипоксии и гиперкапнии определяется рядом физиологических адаптаций, направленных, с одной стороны, на увеличение запасов кислорода в организме перед нырянием, а с другой — на более экономное расходование этих запасов во время вынужденной остановки дыхания.

Запасание O₂ перед нырянием. Запасы кислорода обычно связывают с накоплением его в крови и мышцах, поскольку объем его в легких относительно невелик. Многие ныряющие животные уходят в воду на выдохе, что более выгодно, так как снижает плавучесть и затраты энергии на погружение. Для глубоко ныряющих животных это, кроме того, препятствует возникновению «кессонной болезни». У финвала, например, объем легких составляет лишь 3% от объема тела, а у бутылконоса — даже 1%. У человека этот показатель составляет 7%. Инструментальные наблюдения показали, что тюлени (*Halichoerus grypus*, *Phoca vitulina*, *Mirounga angustirostris*, *Leptonychotes weddellii*) ныряют при заполнении легких на 60—20% от их общего объема.

В результате относительная роль кислорода воздуха, заполняющего легкие, в общем его запасании на время погружения оказывается второстепенной (табл. 6.8). У обыкновенного тюленя из общего запаса кислорода в организме (40 мл/кг) только 14 мл/кг приходится на долю легких, тогда как у человека и собаки соотношение обратное — только 10 мл/кг приходится на нелегочные запасы.

Утки и, видимо, большинство других птиц также ныряют на выдохе. Только для пингвинов (*Pygoscelis adeliae*, *P. papua*) доказано ныряние на вдохе; при кратковременности погружения, свойственной этим видам, такая ситуация не грозит им опасным насыщением крови инертными газами. В то же время экспериментально показано, что запас воздуха в дыхательной системе позволяет этим птицам продолжать легочный газообмен во время ныряния.

Таблица 6.8. Кислородные запасы в организме ныряющих животных и человека, см³ (по G. Huges, 1963; Schmidt-Nielsen, 1975)

Показатели	Бутылконос, ~1400 кг	Гулень, ~29 кг	Аллигатор, ~3 кг	Чистик, ~1 кг	Человек, ~70 кг
Легкие	6000	50	51	40	800
Кровь	45 000	1100	8	18	1000
Мышцы	54 000	270	1	8	240
Тканевые жидкости	—	100	—	4	200
Общий запас O ₂	105 000	1520	60	70	2240
O ₂ на кг массы	75	52	20	70	32
Продолжительность ныряния, мин	120	15	15	1—2	—

Существенно большее значение имеет для ныряющих животных запасание кислорода в крови (табл. 6.8). Эффективность этого пути определяется общим количеством крови, содержанием гемоглобина, числом и суммарной поверхностью эритроцитов и некоторыми другими гематологическими параметрами, в совокупности определяющими кислородную емкость крови. Отмечено, что эти параметры у хорошо ныряющих животных (китообразные, ластоногие) несколько выше, чем у ненаыряющих. Подобное прослеживается и в ряду ныряющих животных: исследование трех видов дельфинов показало, что общее содержание кислорода в крови высокоактивной и глубоко ныряющей пелагической белокрылой морской свиньи *Phocaenoides dalli* почти в три раза выше, чем у прибрежной афалины *Tursiops truncatus*, и на 70 % больше, чем у пелагического полосатого дельфина *Lagenorhynchus obliquidens*, отличающегося меньшей активностью.

Сходная картина обнаруживается и у птиц: параметры красной крови у ныряющих форм обычно несколько выше, чем у не ныряющих. Как показали исследования лаборатории П.А. Коржуева, общий объем крови у хохлатых пингвинов в среднем составляет 14,3 % от массы тела, у хохлатой чернети — 14,6, у красноголового нырка — 15,6, у гаги — 16—17 %, у других водоплавающих птиц — около 13 %, а у наземных — в среднем около 6 % от массы тела. Концентрация гемоглобина у пингвинов колеблется в пределах 17—20 %, у тупика и кайры этот показатель составляет соответственно 18 и 19,4 %, а у наземных видов он существенно ниже: у степного орла — 12,6 %, у домового воробья — 10,8, у неясги — 7,7 %.

В результате у птиц-ныряльщиков несколько выше может быть и общая кислородная емкость крови: у пингвинов порядка 20 %, у чистиковых — 20—26, у домашней утки — около 17, тогда как у кур — 11,2 об. %; в то же время у голубя кислородная емкость крови составляет 21,2 об. %, что связано с активным полетом.

По признаку сродства гемоглобина к кислороду ныряющие животные в большинстве случаев существенно не отличаются от неныряющих. Поскольку дыхание у всех этих животных происходит при нормальном давлении, повышение степени сродства не имело бы смысла; при разрядке оксигемоглобина в тканях высокое сродство к кислороду лишь затрудняло бы этот процесс. Относительно высокое сродство гемоглобина к кислороду обнаружено у пингвинов, хотя и у них величина разрядного напряжения ($P_{50} = 28,8—34,4$ мм рт. ст., или 3,8—4,6 кПа) сопоставима с этим же показателем у столь хорошего летуна, как голубь (29,5 мм рт. ст., или 3,9 кПа). Не исключено, что высокое сродство гемоглобина к кислороду выполняет у пингвинов особую функцию, ускоряя реоксигенацию крови при коротких появлениях кормящихся птиц на поверхности, а снабжение тканей кислородом облегчается относительно высоким эффектом Бора.

Специальную функциональную направленность имеет запасание кислорода в мышцах путем связывания его с *миоглобином* (табл. 6.8). Количество миоглобина в мускулатуре ныряющих животных может быть очень большим. Так, у хохлатого пингвина концентрация миоглобина в грудных мышцах составляет в среднем 3700 мг%, а общая обеспеченность организма достигает 10,4 г миоглобина на 1 кг массы тела. У пингвина Адели концентрация миоглобина 2800—3200 мг%, у антарктического пингвина — 4200—4600 мг%, а у наземных птиц — порядка 300—400 мг%.

И в этом случае важную роль играют экологические особенности разных видов. Установлено, что содержание миоглобина в мышцах дельфина (морская свинья) значительно выше, чем у малоподвижных ламантинов; исключение составляют жевательные мышцы, которые у дюгоня активно работают при погружении животного в воду. При сравнении утки, лысухи и поганки оказалось, что концентрация миоглобина в сердечной мышце выше всего у хорошо ныряющей поганки; у всех трех видов содержание миоглобина было выше в левом желудочке, чем в правом, что явно связано с различной нагрузкой.

Как уже говорилось, миоглобин обладает сродством к кислороду, значительно (примерно в 10 раз) большим, чем гемоглобин. Поэтому при обычных условиях он легко насыщается кислородом, транспортируемым кровью, а в период погружения, когда приток кислорода с кровью уменьшается или прекращается совсем, отдает ранее связанный кислород ткани, окислительная ферментная система которой способна насыщаться кислородом при малых величинах его парциального давления.

Регуляция расхода кислородных запасов. Как показывают расчеты, общий запас кислорода в легких, крови и мышцах не в состоянии обеспечить продолжительную остановку дыхания, свойственную ныряющим животным, если он расходуется с такой же скоростью, как и при свободном дыхании. У пингвинов запас кислорода перед погружением обеспечивает существование даже на уровне метаболизма покоя в течение всего 3 мин, тогда как длительность естественной задержки дыхания при нырянии доходит до 5—7 мин. Тюлени находятся под водой примерно втрое дольше, чем «позволяют» расчетные данные; примерно таково же соотношение расчетных и реальных величин у китов. Все это свидетельствует о том, что расход кислорода в организме во время ныряния существенно ниже, чем при нормальном

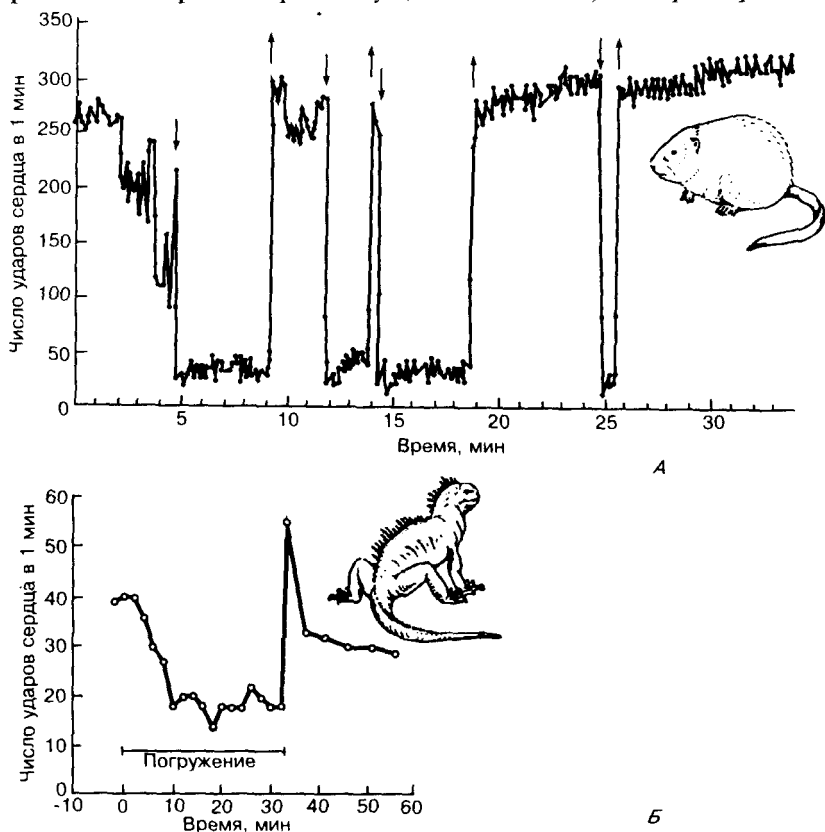


Рис. 6.14. Изменение сердечного ритма при нырянии: А — ондатра *Ondatra zibetica* (по В.Е. Соколову и др., 1982); Б — морская игуана *Amblyrhynchus cristatus* (по G. Bartholomew, R. Lasiewski, 1965)

Стрелками отмечены моменты погружения и всплытия

дыхании. Система приспособлений, определяющих этот эффект, имеет очень важное значение для всех ныряющих животных. В их основе лежат изменения общего уровня метаболизма и сердечно-сосудистой деятельности.

Одно из наиболее заметных приспособлений к нырянию — замедление сердечного ритма — брадикардия, возникающая с момента погружения в воду. Эта реакция зафиксирована практически у всех исследованных видов ныряющих животных, включая рептилий (рис. 6.14, 6.15).

В опытах с тюленями и морскими львами, обученными нырять с прикрепленными на теле датчиками, было установлено, что при произвольном нырянии частота пульса сначала быстрая, а затем медленная. Так, у обыкновенного тюленя *Phoca vitulina* при плавании на поверхности сердечный ритм достигал 137 уд/1 мин, а при погружении снижался до 50 уд/мин. У других видов снижение ритма было еще больше — до 20 уд/мин; у тех же животных при насильственном погружении пульс очень быстро (за 2—3 с) падал до 8 уд/мин. Радиотелеметрическая запись ЭКГ свободно плавающего горбача *Megaptera nobaeanglie* показала, что при нырянии на глубину 80 м частота пульса снижалась вдвое.

Аналогичные данные получены и на птицах. Телеметрические наблюдения за свободно ныряющими красноголовыми нырками и хохлатыми чернетями показали, что перед самым погружением развивалось учащение пульса и дыхания. В момент погружения возникала выраженная брадикардия, после чего частота пульса постепенно повышалась до исходной величины; затем следовало всплытие.

Степень замедления сердечного ритма у разных видов неодинакова. У дельфинов при кратковременных произвольных заныряваниях частота пульса сокращалась вдвое, у тюленя Уэддела (насильственное погружение) — в три раза, у морского слона (опыты с погружением головы) — в 4—6 раз; у каланов погружение в воду замедляет сердечный ритм в 2—8 раз. Телеметрические наблюдения за пингвинами показа-

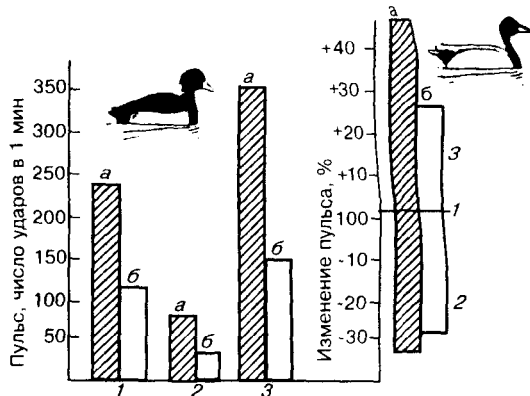


Рис. 6.15. Изменение сердечного ритма у хохлатой чернети *Aythya fuligula* (а) и кряквы *Anas platyrhynchos* (б) при нырянии (по В.П. Галанцеву, 1977):

1 — перед погружением, 2 — под водой на 30-й секунде, 3 — после подъема на поверхность

ли, что у пингвина Адели частота пульса под водой составляла 25 % от исходного (на поверхности) уровня, а у антарктического пингвина — 70 %. Как указывалось, пингвины ныряют на вдохе и, по-видимому, у них в погруженном состоянии продолжается газообмен в легких.

Показано, что частота пульса меняется даже у одной особи в зависимости от характера ныряния: у тюленя Уэддела глубокая брадикардия выражена лишь при длительных погружениях, а при кратковременных ныряниях пульс изменялся слабо.

Эффект брадикардии влечет за собой некоторое снижение уровня метаболизма. Так, обыкновенный тюлень, в спокойном состоянии расходующий около 200 мл O_2 /мин, при нырянии затрачивает всего 50 мл/мин. Экономное расходование энергии при нырянии характерно и для китообразных: потребление O_2 и расход энергии у горбача уменьшаются с глубиной ныряния.

Характерно, что брадикардия развивается очень быстро, задолго до появления кислородной недостаточности. Осуществляется эта реакция рефлекторно, под влиянием сигналов со специфических рецепторов и в результате ощущения влаги в зоне ноздрей и некоторых других частей головы. В опытах с различными млекопитающими и птицами смачивание лицевой части головы или только ноздрей стимулировало брадикардию даже без последующего погружения.

Ныряющим животным свойственна сниженная чувствительность дыхательного центра головного мозга к повышению накопления CO_2 в крови. К тому же многие из них временно депонируют венозную кровь в различного рода расширениях венозных сосудов. Это способствует продлению времени нахождения под водой, поднимая порог концентрации CO_2 , вызывающий произвольный вдох.

Чрезвычайно существенно приспособление к экономному расходованию кислорода в виде *изменения характера циркуляции крови* в организме. Еще в 1940 г. П. Шоландер (P. Scholander), обнаружил, что в течение длительного ныряния содержание молочной кислоты¹ в крови тюленей, уток и пингвинов повышается всего в 2—3 раза, но в момент всплытия концентрация ее в 10 раз превышает исходный (до ныряния) уровень. Он предположил, что образующаяся в мышцах при гликолизе молочная кислота не поступает в кровяное русло из-за ограничения кровоснабжения мышц во время ныряния. При всплытии циркуляция в мышцах восстанавливается, и молочная кислота в больших количествах поступает в общее кровяное русло. Последующие наблюдения подтвердили эту гипотезу. В частности, с помощью ангиографии было показано, что во время ныряния у тюленей периферические кровеносные сосуды сжимаются, и кровоток в них прекращается (или сильно замедляется). В результате основная масса

¹ Молочная кислота — конечный продукт гликолиза — расщепления углеводов без участия кислорода.

мускулатуры практически полностью отключается от снабжения кислородом крови.

В опытах К. Иогансена (К. Johansen, 1964) погруженным в воду уткам в момент появления брадикардии вводили радиоактивный изотоп ^{86}Rb . Через 2 мин уток забивали и исследовали распределение изотопа в тканях, что было надежным показателем уровня кровотока в них. Было установлено, что во время ныряния резко уменьшается (вплоть до полного прекращения) снабжение кровью большей части мускулатуры (кроме мышц головы и пищевода), кишечника, кожи, почек, поджелудочной железы. Мозг и сердечная мышца снабжались кислородом нормально, а в щитовидной железе и надпочечниках отмечено несколько повышенное кровоснабжение.

Это подтверждается и более современными исследованиями на живых птицах: синхронно с развитием брадикардии у утки резко снижается кровоснабжение брюшного отдела и ног, а также уменьшается масса циркулирующих эритроцитов (M. Heieis, D. Jones, 1988). По-видимому, подобное перераспределение потоков крови имеет место и у ныряющих рептилий. В опытах с черепахой *Chrysemys scripta* в условиях аноксии (содержание в атмосфере азота) было показано уменьшение кровотока в пищеварительном тракте и почках и увеличение снабжения кровью головного мозга. В скелетных мышцах и сердце кровообращение практически не менялось (D. Davies, 1989).

Как и брадикардия, реакция перераспределения кровотока выражена неединообразно. У пингинов, например, при нырянии продолжается циркуляция крови в мускулатуре, хотя и сниженная. Сохранение внутримышечной циркуляции отмечено и у дельфинов афалин, совершающих короткие (около 1,5 мин) заныривания. Вероятно, этот тип адаптации используется лишь при длительных погружениях.

Принцип сердечно-сосудистых адаптаций в виде брадикардии и перераспределения токов крови оказывается *общим* для всех ныряющих позвоночных животных. Отключение от участия в циркуляции ряда сосудов обеспечивает поддержание нормального, несмотря на брадикардию, артериального давления, а также подачу запасенного в крови кислорода к органам, активно работающим в погруженном состоянии. Остальные органы (в первую очередь туловищная мускулатура) используют кислород, запасенный в виде оксимиоглобина, а израсходовав его, переключаются на анаэробные процессы, о чем и свидетельствует повышение уровня молочной кислоты как в самих мышцах, так и (после всплытия) в крови. Биологическая значимость перераспределения кровотока при нырянии подтверждается тем, что в опытах с тюленями выключение сфинктора задней полый вены вело к гибели животных уже после 4-минутного пребывания под водой.

Комплекс адаптивных реакций ныряющих животных контролируется центральной нервной системой на уровне продолговатого мозга.

Глава 7

СВЕТ

Свет как экологический фактор имеет важнейшее значение уже потому, что является источником энергии для процессов фотосинтеза, т. е. участвует в образовании органических веществ из неорганических составляющих. Он играет большую и разнообразную роль в различных жизненных процессах у животных, что определяется его физическими свойствами.

Строго говоря, в экологии под термином «свет» подразумевается весь диапазон солнечного излучения, представляющий собой поток энергии в пределах длин волн от 0,05 до 3000 нм¹ и более. Этот поток радиации распадается на несколько областей, отличающихся физическими свойствами и экологическим значением для живых организмов. Границы этих областей не четки; в общем виде их можно представить следующим образом:

< 150 нм — зона *ионизирующей радиации*;

150—400 нм — *ультрафиолетовая радиация (УФ)*;

400—800 нм — *видимый свет* (границы отличаются для разных организмов);

800—1000 нм — *инфракрасная радиация (ИК)*.

За пределами зоны ИК-радиации располагается область так называемой *дальней инфракрасной радиации* — мощного фактора теплового режима среды. ИК-радиация в основном несет тепловую энергию, и биологическое ее действие связано с процессами, рассмотренными в гл. 4.

7.1. БИОЛОГИЧЕСКОЕ ДЕЙСТВИЕ РАЗЛИЧНЫХ УЧАСТКОВ СПЕКТРА СОЛНЕЧНОГО ИЗЛУЧЕНИЯ

Не вся солнечная радиация достигает поверхности Земли. За пределами атмосферы перпендикулярная к солнечным лучам поверхность получает энергию порядка 2,00 кал/см² · мин (1,39 · 10³ Дж/м² · с). Эта величина называется *солнечной постоянной*; она слегка варьирует по сезонам года в соответствии с изменением удаления Земли от Солнца.

При прохождении через атмосферу часть солнечной радиации рассеивается молекулами газов воздуха и водяными парами, часть отражается от облаков. Этот процесс связан и с изменением качественного состава радиации. В частности, наиболее коротковолновая часть спектра (с длиной волны примерно до 300 нм) отражается озоновым экраном. Установлено, что изменение концентрации озона

¹ 1 нм (нанометр) = 10⁻⁶ мм.

на 10 % вызывает изменение уровня УФ-излучения в тропосфере в 1,5—2 раза. На уровне Земли эти колебания меньше за счет рассеивания излучения газообразными и пылевидными примесями в атмосфере.

Ионизирующее излучение. Это излучение включает космические лучи, а также естественную и искусственную радиоактивность. На поверхности Земли эта форма воздействия на организмы связана главным образом с естественным радиоактивным фоном, а в наше время — и с его резкими возрастаниями техногенного происхождения.

Биологическое действие радиации осуществляется, в основном, на субклеточном уровне (ядра, митохондрии, микросомы). Установлена зависимость этого действия от дозы облучения: при малых дозировках повреждающий эффект может сменяться стимулирующим. Известно влияние ионизирующей радиации на генетический аппарат (мутагенный эффект). Экологический аспект действия этой части спектра остается практически не изученным.

Ультрафиолетовые лучи. Наиболее коротковолновая (200—280 нм) зона этой части спектра («ультрафиолет С») активно поглощается кожей; по опасности УФ-С близок к X-лучам, но практически полностью поглощается озоновым экраном. Следующая зона — УФ-В, с длиной волны 280—320 нм — наиболее опасная часть спектра УФ, обладающая канцерогенным действием. Механизм этого действия неизвестен; предполагают влияние через нарушение молекулы ДНК. Кроме того, эти лучи инактивируют в коже клетки Лангерганса, отвечающие за ее иммунитет, а также активируют некоторые микроорганизмы. Последнее свойственно только этой части спектра УФ; в других длинах волн УФ губителен для микробов. Большая часть зоны УФ-В также поглощается озоновым экраном; до поверхности Земли доходят лишь УФ-лучи с длиной волны примерно от 300 нм. Эта часть спектра обладает большой энергией и оказывает на живые организмы главным образом химическое действие. В частности, УФ-лучи стимулируют процессы клеточного синтеза. Показано, что облучение ультрафиолетом повышает продуктивность молодняка сельскохозяйственных животных.

Под действием этих лучей в организме синтезируется витамин D, регулирующий обмен Са и Р, а соответственно нормальный рост и развитие скелета. Особенно велико значение этого витамина для растущего молодняка. Поэтому многие млекопитающие, выводящие детенышей в норах, регулярно (чаще — по утрам) выносят их на освещенные солнцем места вблизи норы. Так поступают, например, лисицы и барсуки. «Солнечное купанье» свойственно и многим птицам; основная роль этой формы поведения — нормализация обмена, синтез витамина D и регуляция продукции меланина. У водоплавающих птиц витамин D синтезируется на основе жирного секрета копчиковых желез, которым они смазывают свое оперение; соскабливая

затем при чистке пера слой жира, птицы заглатывают его и таким образом обеспечивают себя витамином.

Действие УФ зависит от дозы: слишком сильное облучение вредно для организма. Особенно неустойчивы к коротковолновой радиации активно делящиеся клетки. Как приспособление к экранированию организма от передозировки УФ у многих видов формируются темные пигменты, поглощающие эти лучи. Такова природа загара у человека. У лягушек и некоторых других амфибий откладываемые на поверхности воды икринки имеют пигментированный анимальный (верхний) полюс. То же свойственно ряду видов рыб. У многих рептилий и грызунов, обитающих в условиях высокой инсоляции, пигментирована брыжейка, причем на тем большей поверхности, чем выше уровень облучения в свойственных виду местах обитания. В первую очередь таким путем экранируются гонады; у пустынных грызунов отмечена пигментация мошонки. У сусликов обнаружены пигментированные мозговые оболочки.

Определенное значение УФ-радиация имеет и в гидросфере, проникая на глубину до 65 м. Показано, например, что в Антарктике обитающих на льду водоросли летом встречаются в нижней части ледового слоя, а фитопланктон — под слоем льда в затененных участках. Это связывают с разрушением хлорофилла «а» и «с» действием УФ-лучей. Нарушение фотосинтеза снижает потребление CO_2 , что сказывается на балансе углерода между океаном и атмосферой.

Ультрафиолетовая радиация составляет около 5—10 % суммарной радиации, достигающей поверхности Земли.

Видимый свет. Эта часть спектра составляет порядка 40—50 % солнечной энергии, достигающей Земли. Для животных видимая часть спектра связана прежде всего с ориентированием в окружающей среде. Зрительная ориентация свойственна большинству дневных животных и используется как источник сложной информации о внешних условиях. Эффективность восприятия зрительных сигналов очень различна: от простых светочувствительных клеток, в которых световые воздействия на зрительные пигменты фотохимически трансформируются в нервный импульс, до сложно устроенных глаз, способных к восприятию объемных образов в цветовом варианте. У ряда птиц зрительное восприятие распространяется на часть ультрафиолетовой зоны спектра; это доказано более, чем для 30 видов (D. Burkhard, 1990). Многие животные воспринимают как видимый свет ближнюю область ИК-излучения.

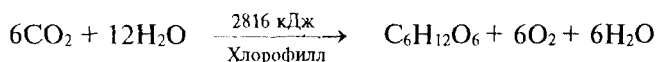
Впрочем, и многие ночные виды ориентируются с участием органов зрения, поскольку абсолютная темнота в сфере обитания животных встречается редко. Ослабление интенсивности света вызывает адаптивные перестройки органов зрения (совы, козодои, некоторые ночные млекопитающие).

Обитание в условиях полной темноты, как правило, связано с редуциацией органов зрения. Это, в частности, свойственно видам, обитающим в пещерах, а также многим почвенным животным. Впрочем, у последних нередко светочувствительные органы, хотя и в редуцированном виде, все же сохраняются и используются для получения информации о выходе на освещенную поверхность.

В океане интенсивность освещения падает с глубиной. Параллельно изменяется и спектральный состав света: глубже всего проникает его коротковолновая часть — синие и голубые лучи. Освещенность на мелководье мало отличается от суши, и обитающие здесь рыбы имеют в сетчатке большой процент колбочек, чувствительных к красному цвету. У рыб, обитающих в зеленой воде прибрежной зоны, таких колбочек нет; отсутствуют у них и оранжево-чувствительные клетки. Среди глубоководных рыб большинство имеют в сетчатке лишь один тип палочек, чувствительных к синему цвету.

Известно, что на глубине 800—950 м интенсивность света составляет около 1 % полуденного освещения на поверхности. Этого еще достаточно для светоощущения: порог зрительной чувствительности некоторых организмов приближается к 10^{-10} полуденного освещения. Дальнейшее увеличение глубины связано у одних видов с редуциацией органов зрения, а у других — с развитием гипертрофированных глаз, способных воспринимать очень слабый свет. Последнее в значительной степени определяется наличием на больших глубинах светящихся организмов. Некоторые из них способны создавать освещение порядка 10^{-2} мкВт/см², что выше порога световой чувствительности животных. Свечение голубое (длина волны 400—500 нм), что соответствует «настройке» органов зрения глубоководных животных. Биологическое свечение используют и рыбы, образуя симбиотические связи со светящимися микроорганизмами и формируя специальные органы, свет которых используется для подманивания добычи, взаимного опознавания, различения полов и т. п.

Свет как фактор фотосинтеза. В процессе фотосинтеза свет выступает как источник энергии, которая используется пигментной системой (хлорофилл, в некоторых случаях — его аналоги). В результате происходит расщепление молекулы воды с выделением газообразного кислорода, а энергия, полученная фотохимической системой, утилизируется для преобразования диоксида углерода в углеводы:



Способность использовать лучистую энергию у хлорофилла и у зрительных пигментов животных очень близка; поэтому в спектре солнечного излучения область *фотосинтетически активной радиации* (ФАР) практически совпадает с диапазоном видимой части спектра с

длиной волны порядка 400—700 нм. Некоторые бактерии, имеющие бактериохлорофиллы, способны поглощать свет в длинноволновой части спектра (максимум в области 800—1000 нм).

Зеленый лист поглощает в среднем 75 % падающей на него лучистой энергии. Но коэффициент использования ее на фотосинтез невысок: около 10 % при низкой освещенности и лишь 1—2 % — при высокой. Остальная энергия переходит в тепловую, которая затрачивается на транспирацию и другие процессы.

Наиболее важные внешние факторы, влияющие на уровень фотосинтеза, — температура, свет, диоксид углерода и кислород. На уровне самого растения на этот процесс влияют содержание хлорофилла и воды, особенности анатомии листа, концентрация ферментов.

Зависимость фотосинтеза от температуры характеризуется кривой, на которой выделяются точки (зоны) минимума, оптимума и максимума. Минимальная температура, при которой возможен фотосинтез, видоспецифична и отражает приспособленность вида к температурным условиям среды. У многих видов она совпадает с температурой заморзания тканевых жидкостей (—1, —2°C), но у наиболее холодостойких форм опускается до —5... —7°C. Максимальная температура фотосинтеза в среднем на 10—12°C ниже точки тепловой смерти. Температурный максимум фотосинтеза выше у южных растений. Оптимальной температурной зоной для фотосинтеза принято считать тепловые условия, при которых фотосинтез достигает 90 % своей максимальной величины; эта зона зависит от освещенности: повышается при ее увеличении и снижается в условиях затенения. Поэтому при низкой освещенности фотосинтез идет активнее при более низких температурах, а при высокой (более 3000 лк) интенсивность этого процесса увеличивается с повышением температуры.

Освещенность в своем влиянии на фотосинтез характеризуется так называемой *кривой насыщения*: вначале с повышением освещенности кривая потребления CO₂ резко идет вверх, затем — по достижении определенного порога освещенности — нарастание фотосинтеза снижается, кривая приобретает форму гиперболы. В этой зависимости хорошо прослеживаются закономерности экологического плана: у тенелюбивых растений насыщение наступает при меньшей освещенности, чем у светолюбивых. В темноте кривые ассимиляции переходят за нулевой уровень: выделение CO₂ при дыхании не компенсируется его потреблением для фотосинтеза. Минимальное освещение, при котором поглощение диоксида углерода для фотосинтеза равно выделению его при дыхании, называют *точкой компенсации*; у светолюбивых растений она располагается выше, чем у тенелюбивых. Кроме того, положение этой точки зависит от концентрации CO₂ и от температуры.

Диоксид углерода в процессе фотосинтеза выступает как ресурс для синтеза углеводов. Норма содержания CO₂ в атмосфере составляет

0,57 мг/л. Повышение концентрации ведет к усилению фотосинтеза, но лишь до известных пределов; при концентрации 5—10 % (против нормальной — 0,03 %) фотосинтез ингибируется. В сочетании с реакцией на другие факторы колебания концентрации CO_2 определяют поддержание нормального уровня фотосинтеза в разнообразных природных условиях. Такие колебания обусловлены суточным ритмом фотосинтеза, закономерными изменениями интенсивности почвенного дыхания и некоторыми другими факторами. Например, суточные колебания CO_2 в густых растительных сообществах могут достигать 25 % от средних величин.

Вода, тоже участвующая в процессе фотосинтеза, редко его лимитирует. Непрямым путем, однако, недостаток воды (в частности, сезонный) может быть ограничителем. Например, в западной Австралии некоторые виды растений во время засухи снижают фотосинтез на $\frac{2}{3}$ по сравнению с весенним периодом (В. Collier et al., 1974).

7.2. СВЕТ И БИОЛОГИЧЕСКИЕ РИТМЫ

Специфическое значение светового фактора заключается в том, что закономерная динамика условий освещения играет важную роль в регуляции периодических явлений в жизни представителей органического мира. С самого возникновения жизни на нашей планете она осуществлялась в условиях *ритмически меняющейся среды*. Закономерная смена дня и ночи, регулярно повторяющиеся сезонные изменения комплекса факторов — все это требовало приспособления со стороны живых организмов. Наиболее кардинальная форма такого приспособления выражается в эволюционном становлении соизмеримости и согласования ритмов биологической активности различных живых форм с масштабами суточной и сезонной циклики комплекса условий среды. Адаптивный смысл этого явления заключается в том, что на его основе открылась возможность совмещения различных форм жизнедеятельности организма с периодом наиболее благоприятных для их осуществления внешних условий¹. Ритмичность общих проявлений жизнедеятельности и отдельных ее форм свойственна всем живым существам. В основе ее лежит специфика биохимических и физиологических реакций, составляющих сущность жизни и имеющих ритмичный характер. Длительность ритмов отдельных процессов, идущих на суборганизменном уровне, очень различна: от долей секунды (например, активность нейрона) до нескольких часов (секреторная деятель-

¹ Аналогичным образом в эволюции ряда видов формировались ритмы с иной периодичностью — например, лунные или приливно-отливные. Современные, в том числе и экспериментальные исследования показывают, что принципиальные механизмы регуляции таких ритмов сходны с механизмами, определяющими сезонную и суточную ритмику активности.

ность желез) и даже болес. Функционирование целого организма основано на интеграции отдельных суборганизменных ритмов и согласовании их с меняющимися во времени условиями среды.

«Двойственный» характер происхождения адаптивных циклов (химико-биологическая природа первичных ритмов и зависимость их от периодических изменений условий среды) отчетливо отражается на физиологических механизмах, регулирующих суточную и сезонную периодичность жизнедеятельности организмов. По современным представлениям в основе периодических процессов лежит внутренняя (эндогенная) программа, на которую воздействует сложный комплекс внешних условий. Одни из них прямо модифицируют эндогенную программу в соответствии с конкретной экологической ситуацией, другие выступают в качестве «датчиков времени», способствуя синхронизации эндогенных циклов с ходом закономерных (суточных, сезонных) изменений внешних условий. Одновременно, задавая общую «точку отсчета», эти факторы синхронизируют циклы суборганизменных процессов на уровне целого организма и циклы биологической активности отдельных особей на уровне всей популяции. Этим обеспечивается единство физиологического состояния и проявления определенных форм деятельности всеми особями, населяющими общие места обитания.

В качестве таких датчиков времени могут выступать многие периодически меняющиеся факторы среды. Но в эволюции большинства групп живых организмов основное синхронизирующее значение закрепилось за закономерными изменениями светового режима — *фотопериодическая регуляция*. Свет представляет собой первично-периодический фактор: закономерная смена дня и ночи, как и сезонные изменения длины светлой части суток, происходят с жесткой ритмичностью, которая определяется астрономическими процессами и на проявления которой не могут повлиять условия и процессы, осуществляющиеся на Земле. Поэтому *фотопериод*¹ наиболее устойчив в своей динамике, автономен и не подвержен другим влияниям. Только на экваторе, где продолжительность дня и ночи не изменяется по сезонам, и в некоторых особых условиях (глубины моря, пещеры, непрерывный полярный день) ведущее значение в регуляции биологических ритмов приобретают другие факторы.

Суточные ритмы. *Суточная периодичность* свойственна большинству видов растений и животных. Имеются формы с дневной или ночной активностью; у некоторых видов вспышки активности проявляются спонтанно, независимо от времени суток, некоторым животным при-

¹ Фотопериодом называют соотношение светлой и темной частей суток; в более специальном смысле этот термин используют для обозначения длины дня («короткий» или «длинный» фотопериод).

сущее проявление активности в сумеречное время. Время открытия и закрытия цветков у высших растений, начала или окончания бодрствования (или, наоборот, сна) у животных видоспецифично и отличается большим постоянством в своем соотношении с суточным ходом освещенности.

Формирование видового стереотипа активности — сложный процесс, отражающий приспособление ко многим факторам среды; при этом условия освещения далеко не всегда имеют прямое отношение к этому процессу. Лишь у форм с ведущим значением зрительной рецепции (например, птицы) дневной тип активности прямо связан со светом как фактором видимости. Но даже и в этом случае такие условия, как пищевая конкуренция или специализация в питании, приводили к появлению отдельных форм с ночной активностью. Так же и у растений, функционально связанных со светлым периодом дня в своей продукционной (фотосинтез) функции, специализация к специфическим опылителям эволюционно формировала виды с ночным цветением.

Общий характер активности животных в большинстве случаев определяется такими условиями, как тип питания, взаимоотношения с хищниками и конкурентами, суточные изменения комплекса абиотических факторов и т. п. Так, суточная активность пойкилотермных животных во многом определяется режимом температуры среды; у амфибий — сочетанием температуры и влажности. Среди грызунов виды, поедающие грубые, богатые клетчаткой корма, отличаются, как правило, круглосуточной активностью. Семяноядные же формы, употребляющие более концентрированную пищу, имеют возможность приурочить время ее добывания к ночному периоду, когда слабее пресс хищников. Особенно ярко это выражено у обитателей открытых пространств степей и пустынь.

Экспериментально установлено, что сумеречно-ночной тип активности куньей акулы *Mustelus canis* прямо связан с аналогичным типом активности ее главной пищи — ракообразных. При исследовании 14 видов актиний коралловых рифов Карибского моря установлено, что характер активности зависит от их связи с симбиотическими зооксантеллами: виды, лишенные зооксантелл, расправлены ночью и сокращаются днем, а виды, содержащие зооксантеллы в щупальцах и ротовом диске, расправлены днем и сокращаются ночью. Актинии, у которых зооксантеллы расположены в добавочных структурах, днем расправляют эти структуры и сокращают ловчие щупальца, а ночью — наоборот (К. Sebens, К. Riemer, 1977).

Циклические изменения общего уровня жизнедеятельности на протяжении суток связаны с соответствующими ритмами физиологических процессов. Активный период характеризуется большими энергос затратами и соответственно повышенной активностью комплекса

физиологических реакций. Но суточные колебания метаболизма не есть только прямое следствие повышения общей активности: показаны закономерные суточные изменения уровня обмена покоя. В связи с динамикой обмена веществ регистрируются и суточные ритмы температуры тела, в том числе и у гомойотермных животных.

Режим освещения выступает в роли сигнального фактора, который определяет время начала и окончания активности. У дневных животных утреннее нарастание освещенности по достижении определенно-го порога стимулирует начало активной деятельности. По отношению к птицам известный орнитолог А.Н. Промптов (1940) назвал эту пороговую освещенность *пробуждающей яркостью* и установил конкретные ее величины для ряда видов. Вечером, по мере снижения освещенности, реакция на ее величину идет примерно в обратном порядке: птицы, начавшие активность раньше, заканчивают ее позднее.

У ночных видов начало активности коррелирует с определенной степенью снижения освещенности, а утреннее повышение ее определяет окончание активного периода. Так, малые подковоносы (наблюдения в июле) вылетали на охоту при освещенности 20—150 лк, примерно через 30—40 мин после заката. При этом отмечено, что в субальпийском поясе они вылетают несколько позднее — по-видимому, в связи с большей освещенностью открытых горных ландшафтов. У летяг также обнаружена тесная связь между временем выхода из гнезда и заходом солнца; начало их активности стимулируется определенным уровнем освещенности в узком диапазоне сумерек. У сипухи и ушастой совы максимальная активность отмечается при освещенности, характерной для полнолуния (0,4 лк), а у домового сыча — в предзакатные часы (150 лк).

В связи с сезонными изменениями длины дня у многих видов сдвигается и время активности. У птиц, зимующих в умеренных широтах, в зимнее время активность начинается (относительно времени восхода солнца) раньше, чем летом. Видимо, реакция птиц на освещенность («пробуждающая яркость») в течение года не остается постоянной. Биологически это легко объясняется необходимостью компенсации высоких энергозатрат в условиях короткого зимнего дня.

Пороговые величины освещенности определяют время начала и окончания активности. На протяжении активной части суток интенсивность деятельности животных обычно имеет пульсирующий, фазовый характер. Так, воробьиные птицы в период размножения наиболее активны в утренние часы; затем их активность снижается и вновь повышается вечером. То же характерно для многих ночных видов: серая неясыть, например, наиболее активна в начале и конце ночи (иногда проявляется третий пик, в ее середине). Неравномерное проявление активности, при котором периоды питания, перемещения в пространстве и других форм деятельности перемежаются фазами отдыха, свой-

ственно очень многим видам животных. Это может быть связано с темпами накопления и расходования энергетических ресурсов, приспособлением к действию неблагоприятных факторов (например, перерыв активности в жаркое время суток) и т. п. Сезонные изменения комплекса факторов могут приводить к соответствующим модификациям типа активности (рис. 7.1).

Циркадианные ритмы.

Сигнальная, синхронизирующая роль фотопериода отчетливо проявляется в условиях эксперимента, когда на фоне неизменной освещенности (чаще всего — при содержании в темноте) у подопытных организмов проявляется суточный ритм, свойственный данному виду в естественной обстановке. Это явление было впервые обнаружено и описано еще в XVIII в. в опытах с растениями, которые в норме опускают листья или складывают их на ночь и расправляют днем¹. После помещения в полную темноту эти растения сохраняли суточный ритм движения листьев.

В начале XIX в. О. Декандоль повторил эти опыты с *Mimosa pudica* в условиях содержания при постоянном «дне» и получил тот же результат. Однако более тщательный анализ данных длительных опытов показал, что «свободный ход» цикла складывания и распрямления листьев составлял не точно сутки, а несколько меньше — порядка 22—22,5 ч. Этот же автор, инвертируя в опыте время «дня» и «ночи», добился перестройки ритма в соответствии с заданным циклом света и темноты. Таким образом, уже к началу нашего века были показаны

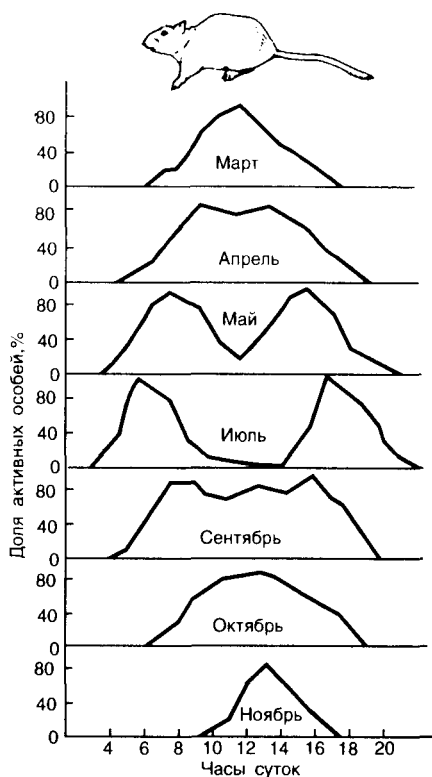


Рис. 7.1. Сезонная смена типа суточной активности у больших песчанок *Rhombomys opimus* (по М.В. Шеханову, 1952)

¹ Первые из этих опытов проведены в 1729 г., когда еще не существовало системы Линнея; поэтому трудно точно назвать вид подопытного растения.

два фундаментальных принципа современной концепции механизмов суточной ритмики: наличие эндогенной программы с периодом около суток и возможность влияния условий освещения (фотопериода) на реализацию этой программы.

В настоящее время эти принципы получили подтверждение в многочисленных экспериментах с животными разных таксонов — от простейших до птиц и млекопитающих. Показано, что в основе суточных ритмов жизнедеятельности лежат *наследственно закрепленные эндогенные циклы* физиологических процессов с периодом, близким к 24 ч. Циклические процессы такого рода получили название *циркадианных* (циркадных)¹ ритмов (F. Hallenberg et al., 1959).

В наиболее «чистом» виде циркадианные ритмы выявляются лишь при содержании животных в строго постоянных условиях, т. е. без контроля со стороны меняющихся факторов среды. Выявленные таким образом, они показывают высокую степень автономности. В то же время эти свободно текущие эндогенные ритмы легко синхронизируются какими-либо внешними датчиками времени (изменения освещенности, температуры и т. п.).

Характерная особенность циркадианных ритмов — некоторое несовпадение их периода с полными астрономическими сутками. В частности, опыты с птицами показали, что при содержании дневных видов в темноте или в условиях очень слабого постоянного освещения суточный цикл активности и уровня метаболизма сохраняется длительное (до 2—3 мес) время, но период колебаний несколько отличается от 24 ч. В результате активность постепенно смещается на иные, нежели в нормальных условиях, часы суток. Аналогичные данные получены в опытах с другими животными.

Определенное влияние на характер циркадианных ритмов оказывают различные условия освещения. Согласно *правилу Ашоффа*, увеличение интенсивности непрерывного освещения вызывает у ночных видов уменьшение общей активности, некоторое удлинение цикла и укорочение его активной части; при уменьшении освещенности наблюдаются сдвиги противоположного характера. Дневные животные соответственно демонстрируют обратные реакции (Ю. Ашофф, 1964).

Считают, что несовпадение циркадианного ритма с длительностью астрономических суток открывает возможность сдвига ритмов активности в порядке их синхронизации с естественной сменой условий в каждом конкретном районе в разные периоды года. Ведущую роль в этом процессе играют внешние датчики времени, влияние которых способствует совмещению активного периода с наиболее благоприятным временем суток, синхронизации ритмов различных процессов на уровне целого организма, а также деятельности всех особей данной

¹ От лат. *circa* — около и *dies* — день.

популяции. На этом основании внешние факторы, выступающие в качестве датчиков времени, часто называют *факторами-синхронизаторами*.

Существует и иная точка зрения, согласно которой несовпадение эндогенного ритма с астрономическими сутками рассматривают как артефакт, вызванный неестественностью условий эксперимента (темнота, неизменность воздействующих факторов). В опытах с насекомыми показано, что при свободном выборе света и темноты животные демонстрируют ритм, равный 24 ч. Эти данные трактуются как полное совпадение эндогенного ритма с астрономическими сутками. Возможность адаптивного смещения ритмов в этом случае определяется тем, что в суточном цикле есть некоторый промежуток времени, когда организм проявляет чувствительность к внешним датчикам времени и может под их влиянием «сдвинуть» время смены активной и неактивной фаз ритма (В.Б. Чернышев, 1973, 1977).

Близкие данные получены в опытах с некоторыми птицами: длительность суточного цикла при свободном выборе света и темноты составляла 23,7 ч (J. Aschoff et al., 1968), однако аналогичные опыты с соней-полчком *Glis glis* выявили циркадианный (превышающий 24 ч) характер ритма (Н.-В. Butschke, 1975, 1977). Несовпадение подходов и экспериментальных данных указывают на сложный характер явления и неполноту его изученности.

В настоящее время большинство специалистов все-таки поддерживают концепцию о циркадианной природе суточных ритмов животных. В основе этой концепции лежит представление об эндогенном ритме физиологических процессов, который используется для измерения времени. В эндогенном ритме имеются две фазы длительностью около 12 ч каждая: световая (светолюбивая) и темновая (темнолюбивая). На протяжении этих фаз реакция организма на световые воздействия полярно меняется. Так, у растений свет, действующий в течение световой фазы цикла, стимулирует цветение, а действующий в течение темновой фазы, тормозит его (Э. Бюннинг, 1961). Аналогичные отличия реакции на свет известны и для животных (см. ниже).

Концепция циркадианных ритмов подтверждается обширными экспериментальными данными. Эндогенный околосуточный ритм свойствен большому числу различных физиологических процессов. Выше уже указывалось на суточную периодику обмена веществ. То обстоятельство, что такой периодике подвержен и уровень основного обмена, свидетельствует об эндогенном характере циклов метаболизма и температуры тела. Широко известна четкая суточная периодика митотической активности клеток, которая, как правило, находится в противофазе с циклом общей активности, что, возможно, отражает «рациональное» распределение энергозатрат организма на протяжении суток.

Большинство конкретных метаболических реакций также демонстрирует отчетливую периодичность на протяжении суток. Уже упоминалось о закономерных суточных движениях листьев и цветков. Столь же закономерно сменяют друг друга в суточном цикле фотосинтез и дыхание. Суточная периодика свойственна и ряду других физиологических процессов у растений.

Еще лучше изучена суточная ритмика у животных: циклы деления, конъюгации, биолюминесценции у простейших, время спаривания, откладки яиц, вылупление из куколок у насекомых, ритмическая деятельность желез у позвоночных и многое другое. В ряде случаев зафиксированы точные параметры таких циклов и их составляющих. Так, суточные круговые движения выходящих стеблей *Phaseolus vulgaris* складываются из трех параметров (скорость движения, его вертикальная и горизонтальная составляющие), обнаруживающих ультрадианные ритмы с периодом 80—110 мин (B. Millet, W. Koukkari, 1990). Эксперименты с мадрепоровыми кораллами *Acropora acuminata* показали, что меченый углерод включается в ткани только в дневное время с максимумом в послеполуденные часы; интенсивность видимой кальцификации максимальна в полдень и минимальна в полночь (D. Barnes, G. Grossland, 1978). Опыты со слизнями *Laevicaulis alta* выявили четкую периодичность уровня фосфоорилазной активности с максимумом в 0 ч и минимумом в 12 ч. Циклы такого же типа с максимумом в 20 ч и минимумом в 8 ч отмечены у скорпиона *Heterometrus fulvipes*, также ведущего ночной образ жизни. Уровень гликогена у этого вида показал обратный тип динамики: максимум — в 8 ч и минимум — в 20 ч. Для самцов ряда видов бабочек установлено, что они реагируют на феромон самки только днем.

У птиц и млекопитающих известны суточные циклы ряда эндокринных желез и ферментных систем. Например, у лабораторных мышей установлен четкий суточный ритм азотистого метаболизма (по активности ферментов орнитинового цикла) с максимумом в 21 ч и минимумом в 9 ч. У индийских мышей *Mus booga* обнаружен аналогичный циркадианный ритм активности аминотрансфераз с пиком в 0 ч и минимумом в 12 ч, что соответствует характеру общей активности этого вида. Отмечены закономерные изменения в иммунных системах, в частности, суточные ритмы В- и Т-лимфоцитов. В целом у млекопитающих известно не менее 50 органов, имеющих собственный эндогенный ритм функционирования.

У некоторых птиц изучены циркадианные ритмы активности коры надпочечников. Выяснено, что у видов с дневной активностью (куры, перепел) продукция кортикостерона максимальна в светлое время суток. Характерна автономность этих ритмов — они не подвержены влиянию со стороны других периодических процессов (общая активность, температура тела). У перелетных птиц во время миграции

обнаруживается суточный ритм секреции пролактина в гипофизе; содержание птиц в темноте не нарушает этот цикл, что свидетельствует о его эндогенной циркадианной природе (В.П. Дьяченко, 1972). Во время миграций проявляется и суточная периодика содержания сахара в крови со всеми признаками циркадианного цикла. Характер динамики сахара в крови имеет отчетливую адаптивную направленность: расположение пиков позволяет разделить время кормовой и миграционной активности. Отмечены также ритмические колебания уровня гликогена в печени и других органах, связанные со световыми условиями.

Механизмы циркадиантных ритмов и их регуляция остаются предметом интенсивных исследований. Природа «биологических часов», лежащих в основе эндогенных ритмов, изучена еще недостаточно. Большая степень автономности ритмов в отдельных органах, тканях и клетках побуждает искать эти механизмы на субклеточном уровне. Еще в конце 40-х годов нашего столетия проф. Московского университета Д.А. Сабинин высказал предположение о связи механизмов суточной физиологической периодики со структурой генетического аппарата. В конце 60-х годов эта гипотеза была возрождена в виде концепции *хронона* (С. Ehret, 1966; С. Ehret, Е. Trusso, 1967).

Согласно этой концепции, материальным носителем отсчета времени служит длинная молекула ДНК, нити которой расходятся, и на них строится информационная (матричная) РНК, достигающая полной длины одиночной нити ДНК примерно за 24 ч. Процесс сопровождается рядом сопутствующих реакций; он не зависит от температуры в очень широком диапазоне ее колебаний.

Участие нуклеиновых кислот в механизмах биологических часов подтверждается тем, что действие ультрафиолетового облучения, повреждающего спирали ДНК, останавливало биологические часы или заметно сдвигало фазы циркадианного ритма. Такое же влияние оказывал актиномицин D — антибиотик, подавляющий синтез ДНК (опыты в обоих случаях проведены на одноклеточной водоросли *Gonyaulax polyedra*).

В опытах американских ученых (R. Knopka, S. Benzer, 1971) обработка дрожофил мутагеном нарушала ритмы локомоторной активности и выкукливания. Более подробный анализ позволил идентифицировать ген («*per*»), нормальный аллель которого определяет околосоуточный ритм, а мутации его влияют на биоритмы: у одних мутантов изменялась длительность эндогенного ритма, другие оказывались аperiодичными (J. Takahashi, 1992). Наследуемый характер суточной ритмики выявлен и в опытах с мелкими грызунами; в некоторых случаях удавалось выявить гены, ответственные за наследование биоритмов (B. Mumm et al., 1988; J. Miller, 1989).

В связи с механизмами биологических часов изучается также роль клеточных мембран. Изначально отсчет времени связывали с взаимо-

действием мембран и ионов, регулируемым по принципу обратной связи, что обеспечивает колебательный характер процесса. В последнее время (начиная с 70-х годов) участие мембран рассматривают более комплексно. Полагают, что молекулярный механизм циркадианной ритмичности описывается *трансляционно-мембранной моделью*, включающей два этапа: трансляции специфических белков на рибосомах и последующего встраивания этих белков в клеточные мембраны (Н.-G. Schweiger, M. Schweiger, 1977; Н.-G. Schweiger, 1987). Близка к мембранной гипотезе и кибернетическая модель, обосновывающая генерацию циркадианного ритма как результат взаимодействия многих колебательных процессов с более короткими (ультрадианными) периодами (J. Surowiak, 1978).

Реализация циркадианнных ритмов и их регуляция с участием факторов-синхронизаторов осуществляется на уровне нейросекреторной системы. Опыты Дж. Харкер с тараканами, результаты которых были впервые доложены в 1960 г. на симпозиуме в Колд-Спринг Харбор, показали, что регуляция циркадианнных ритмов у них осуществляется нейросекреторными клетками подглоточного ганглия. Разрушение этого узла вызывало нарушение ритмов, а имплантация соответствующей ткани — их восстановление. По современным представлениям функция регуляции эндогенных ритмов у насекомых свойственна центральному отделу основного мозга, а подглоточный ганглий играет дополнительную роль. На уровне нейросекреторных центров осуществляется связь нервной и эндокринной регуляции: в опытах с «перекрестным кровообращением» тараканы с разрушенным подглоточным ганглием обнаруживали ритмы, свойственные «донорам» (Дж. Харкер, 1964).

У позвоночных животных центральная регуляция циркадианнных ритмов на уровне целого организма связывается с *промежуточным мозгом*. Полагают, что высший уровень биологических часов, регулирующих на основе обратной связи циркадианнные ритмы, локализован в гипоталамусе и функционирует по принципу мембранной модели, тогда как клеточные циклы осуществляются на основе модели хронона. Гипоталамическая регуляция реализуется нейросекреторной системой и связана с участием гуморальных механизмов. Показано, в частности, что у млекопитающих циркадианнный ритм митозов и содержания эозинофилов в крови регулируется при участии надпочечников.

В последнее время получены данные о роли эпифиза в генерации и регуляции циркадианнных ритмов у позвоночных животных. В частности, у птиц удаление или разрушение эпифиза ведет к исчезновению или нарушению околосоуточной ритмики; имплантация подопытным животным эпифиза, взятого от другой особи, восстанавливает ритм; такой же эффект дает введение гормона эпифиза — мелатонина. Аналогичные результаты получены в опытах с млекопитающими, ящери-

цами и, в менее выраженной форме, с рыбами. Установлена функциональная связь эпифиза с нейросекреторными ядрами гипоталамуса. Именно гипоталамус (его супрахиазматическое ядро) считают первичным водителем ритма. В опытах с грызунами показано, что разрушение этого ядра вызывает аритмию, а имплантация этого участка — восстановление ритмов, свойственных животному-донору. Вопрос этот требует дополнительных исследований, но уже сейчас ясно, что генерация и регулирование эндогенных циркадианных ритмов — сложный процесс, осуществляющийся с участием комплекса нервных и гуморальных механизмов.

Суммарные циклы циркадианной активности привязываются к определенному времени суток под действием внешних датчиков времени, выступающих в качестве факторов-синхронизаторов. Важная роль в этом процессе принадлежит световому режиму.

Давно известно, что у ряда видов насекомых вылупление имаго из куколки происходит в строго определенное время суток. При содержании куколок в полной темноте синхронность вылупления нарушается, но однократная вспышка света способствует полной синхронизации вылупления и в этих условиях. Опыты на дрозофиле показывают, что четкость индуцированного светом ритма повышается при приближении параметров светового импульса (освещенность, длительность) к естественным для данного вида (В.Б. Чернышев, 1983).

В качестве датчиков времени могут выступать и другие факторы. Так, в опытах с ящерицами *Lacerta sicula*, содержащимися при непрерывном освещении, суточные циклы синхронизировались с изменениями температуры воздуха с тем большим эффектом, чем контрастнее были суточные перепады температуры. При экспериментальном смещении суточных циклов освещения и температуры относительно друг друга игуана *Uta stansburiana* почти полностью синхронизировала свою активность с тепловой фазой, а у геккона *Coleonyx variegatus* в таких условиях циклы нарушались, что свидетельствует о взаимодействии этих двух факторов в регуляции цикла. В опытах с комаром *Chironomus thummi* при искусственном изменении температуры и фотопериода пик вылета в любом случае приходился на сумерки, однако повышение температуры сдвигало его на ночное время, а понижение — на дневное. У амфибий известно корректирующее цикл влияние сочетания температуры и влажности.

В полярных широтах, где летом суточные циклы светового режима не выражены, многие птицы активны почти круглосуточно, чередуя периоды бодрствования с более короткими спонтанными перерывами для отдыха. Но у ряда видов суточный цикл сохраняется, хотя и в «сглаженном» виде (например, у белой куропатки). У полярных млекопитающих, судя по данным точных наблюдений, цикл более жесткий. Так, на Аляске волки, песцы, россомахи, длиннохвостые суслики

в условиях непрерывного дня практически не меняли видового стереотипа суточной активности. Несомненно это связано с «жесткостью» эндогенного ритма, но одновременно для регуляции суточных циклов в этих условиях имеет значение суточное движение солнца, изменения температуры воздуха, а возможно, и другие экзогенные факторы.

Относительная роль эндогенных и экзогенных механизмов регуляции суточного ритма неодинакова у разных видов. Так, у форели при содержании в темноте суточный цикл активности полностью нарушается, что указывает на преобладающее значение экзогенной регуляции. Аналогичные данные получены в опытах со стерлядью. При нормальном режиме освещения эти рыбы днем держатся исключительно в придонных слоях воды, а ночью равномерно распределяются в ее толще. При круглосуточном освещении рыбы держатся только у дна, а при круглосуточном затемнении — ведут себя, как ночью. У геккона *Ptyodactylus hasselquistii* обнаружена тесная связь суточного ритма с изменениями температуры воздуха; при инвертировании температурного цикла ночная активность этого вида меняется на дневную.

У арктических млекопитающих, как уже говорилось, напротив, сильно выражена эндогенная составляющая ритма: установившись в сезон со сменой дня и ночи, он сохраняется в течение всего полярного дня.

Однако чисто эндогенных ритмов, как и чисто экзогенных, по-видимому, не существует. Воздействие внешних факторов подчас существенно изменяет характер суточного ритма, определенный эндогенной программой. Это и понятно: активность животных отражает весь сложный комплекс их взаимоотношений со средой и должна быть максимально синхронизирована с постоянно меняющимися условиями жизни. Абсолютное сохранение автономных, независимых от среды циклов биологически не выгодно так же как и абсолютное «подчинение» активности ежеминутно меняющимся условиям. Сочетание устойчивых эндогенных ритмов с корректирующим влиянием внешних факторов — оптимальное решение этой биологической задачи.

Сезонные ритмы. Большинство организмов, обитающих в условиях сезонной смены климатических режимов, характеризуется наличием периодических сезонных процессов, охватывающих комплекс физиологических систем и обеспечивающих биологически значимые изменения форм деятельности. У растений это связано с сезонным характером репродукции, определенными сроками образования семян, формированием клубней и других форм запаса питательных веществ перед зимой, обеспечивающих начало активной вегетации на следующий год, и т. д. Уже в первой половине XX в. было твердо установлено, что эти процессы имеют эндогенный, генетически запрограммированный характер; конкретные погодные условия только модифицируют их протекание. Установлена и важная роль фотопериода в регуляции сезонных периодических явлений у растений (W. Garner, H. Allard, 1920).

У большинства животных также различные физиологические и биологические процессы проявляются сезонно: размножение, линька, спячка и диапауза, миграции и др. Эволюционно сезонность этих явлений возникла как приспособление к циклическим изменениям климатических условий. Закономерная повторяемость сезонных состояний формируется в результате взаимодействия врожденных эндогенных сезонных циклов с информацией о состоянии внешних условий. Эти взаимодействия синхронизируют проявление эндогенной программы с периодами благоприятного для данной формы деятельности сочетания факторов среды и обеспечивают адаптацию организма к сезонному состоянию внешних условий. Физиологические механизмы формирования и регуляции сезонных явлений наилучшим образом изучены у высших животных.

Цирканнуальные ритмы. Эндогенные биологические циклы с окологодовой периодичностью названы *цирканнуальными (цирканными)*¹ ритмами. Как и циркадианные, они основываются на системе свободного отсчета времени по принципу биологических часов. В природных условиях эта система находится под контролем внешних факторов-синхронизаторов, среди которых у нетропических животных главная роль принадлежит *фотопериоду*.

Проявление цирканнуальных ритмов может быть достаточно сложным, но в любом случае в них заложен механизм свободно текущей временной программы и контроль со стороны естественного режима освещения. Так, у шелковичного червя *Bombyx mori* яйца, которые развивались при коротком весеннем дне, дают самок, откладывающих не впадающие в диапаузу яйца; яйца, развитие которых шло в условиях длинного летнего дня, дают самок, откладывающих диапаузирующие яйца, обеспечивая таким образом появление весеннего поколения.

В цикле онтогенетического развития ряда насекомых видоспецифическая критическая длина дня определяет переход от одной фазы развития к другой. Адаптивный характер такого механизма регуляции виден, например, из того, что у яблоневого листовертки переход к диапаузе стимулируется разной длиной дня в разных широтах: 14 ч — на широте 32°, 16 ч — на 44°, 18 ч — на 52° с. ш.

В искусственных условиях, полностью исключая действие внешних датчиков времени, обнаружено, что собственный ход цирканнуального ритма чаще всего бывает несколько меньше астрономического года. Так, две славки — садовая *Sylvia borin* и черноголовка *S. atricapilla* — в возрасте 6 нед. были помещены в условия постоянного фотопериода (10 ч света и 14 ч темноты, или 10С:14Т) и содержались в этих условиях соответственно 10 и 8 лет. Периоды линек у этих птиц

¹ От лат. *circa* — около, *annus* — год.

регулярно повторялись с периодичностью 9,4—9,7 мес. Аналогичные опыты с другими птицами (менее продолжительные) дали сходные результаты (E. Gwinner, 1968; P. Berthold, 1977, 1978).

У сусликов *Citellus lateralis*, в течение трех лет содержавшихся в условиях постоянного освещения и стабильной температуры, выявлены цирканнуальные ритмы с периодом 344 сут; у них же обнаружена цирканнуальная периодичность потребления пищи. Родившихся в виварии детенышей этого вида выращивали в различных вариантах сочетания температуры и режима освещения. У всех подопытных животных обнаружены цирканнуальные ритмы спячки и динамики массы тела с периодичностью около 300 сут, не зависящие от фотопериода (E. Pengelley et al., 1976, 1978). Длвшиеся 22 мес опыты с сусликами того же вида выявили свободно текущие изменения активности, полового цикла и массы тела; эти циклы в отличие от фаз начала и окончания суточной активности не синхронизировались фотопериодом (T. Lee et al., 1986). Слепленные бурундуки *Tamias striatus*, которых содержали при постоянной температуре и равномерном (12С:12Т) чередовании света и темноты, в течение 6,5 лет демонстрировали динамику массы тела, двигательной активности и потребления пищи и воды с периодом 320—340 сут.

Несмотря на методические трудности выявления окологодных эндогенных ритмов (многолетнее содержание в строго константных условиях), они выявлены уже не менее чем у трех десятков видов **высших позвоночных**.

Гипоталамо-гипофизарная система. У позвоночных животных центральные механизмы, регулирующие сезонные состояния в экологически оправданные сроки, связывают с промежуточным мозгом, в частности с морфофункциональной системой *гипоталамус — гипофиз*. В гипоталамусе сконцентрированы механизмы автономного отсчета времени, а также размещены группы нейросекреторных клеток, функционирование которых изменяется в порядке реакции на динамику фотопериода. Таким образом, на уровне гипоталамических структур осуществляется вызванная изменениями фотопериода «подстройка» цирканнуальной ритмики. Связанные с сезонной периодичностью физиологические процессы регулируются с помощью гипофизарных гормонов, продукция которых, в свою очередь, находится под контролем гипоталамической нейросекреторной системы.

В гипоталамусе высших позвоночных скопления нейросекреторных клеток образуют порядка 12 ядер, из которых в регуляции сезонных явлений особенно большое значение имеют два: *супраоптическое*, расположенное рядом с хиазмой зрительных нервов¹, и *паравентрикулярное*, лежащее более каудально, ближе к стенке III желудочка мозга.

¹ Нередко это скопление клеток рассматривают как два самостоятельных ядра — супраоптическое и супрахиазматическое.

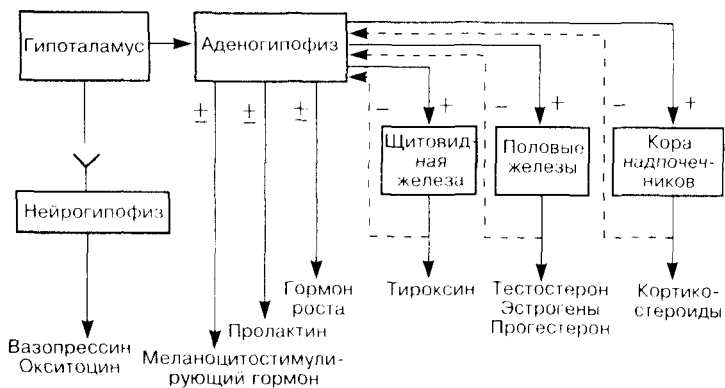


Рис. 7.2. Гормональные связи системы гипоталамус — гипофиз (по К. Шмидт-Нильсену, 1982)

Функция нейрогипофиза регулируется нервным путем; выделение некоторых гормонов аденогипофиза находится под двойным контролем (\pm), другие гормоны регулируются на основе отрицательной обратной связи (-) с функцией желез, которые они стимулируют (+)

Вырабатываемые нейросекреторными клетками *нейрогормоны* (нейросекреты) попадают в гипофиз. При этом в заднюю долю гипофиза (нейрогипофиз) нейросекреты передаются по аксонам нервных клеток. Из задней доли гипофиза эти нейросекреты попадают в кровяное русло уже в качестве гормонов нейрогипофиза. Их основная функция — регуляция водно-солевого обмена.

Передняя доля гипофиза — *аденогипофиз* — получает нейросекреты более сложным путем: по аксонам нервных клеток они попадают в сосуды особой портальной (воротной) системы, связывающие гипоталамус с аденогипофизом. Поступившие в переднюю долю гипофиза нейросекреты стимулируют (а в некоторых случаях ингибируют) секрецию и выделение гипофизарных гормонов. Действие последних специфично: попав в общее кровяное русло определенный гормон стимулирует деятельность конкретных органов, чаще всего эндокринных желез (рис. 7.2).

Для формирования сезонных состояний наибольшее значение имеют *гонадотропные гормоны (гонадотропины)*, стимулирующие функции половых желез; *тиреотропный гормон*, контролирующей деятельность щитовидной железы; *адренокортикотропный гормон (АКТГ)*, активирующий продукцию гормонов в коре надпочечников; и *пролактин*, принимающий участие в прямой регуляции размножения и (у птиц) миграций.

Таким образом, система гипоталамус — гипофиз определяет связь физиологических сезонных процессов с контролирующим действием фотопериода. В этой функции выявлена (в опытах на птицах) неодинаковая роль отдельных ядер гипоталамуса: в период размножения и весенней миграции наиболее активно супраоптическое ядро, а во время

послебрачной линьки и подготовки к осенней миграции — паравентрикулярное (И.Н. Добрынина, 1974, 1976; В.Р. Дольник, 1975).

В экспериментах с зябликами *Fringilla coelebs* при воздействии измененными фотопериодами паравентрикулярное ядро реагировало довольно слабо, тогда как супраоптическое при увеличении фотопериода резко снижало активность. Полагают, что паравентрикулярное ядро контролирует процессы, осуществляющиеся на основе эндогенного отсчета времени, а супраоптическое является высшим регулятором фотостимулируемых реакций.

Фотопериодический контроль нейросекреторной активности гипоталамуса в естественных условиях происходит на базе зрительной рецепции. Однако это необязательное условие: экспериментально показано, что изменения режима освещения могут восприниматься и без участия органов зрения на базе светочувствительных структур центральной нервной системы. В частности, в опытах с американскими древесными воробьями *Spizella arborea* показано, что фотостимуляция гонад возможна и у животных, хирургически лишенных органа зрения и эпифиза (F. Wilson, 1991). Подобные опыты были ранее проведены на других видах птиц, а также на амфибиях и ящерицах.

Фотопериодическая регуляция сезонных циклов. Механизмы фотопериодической стимуляции гипоталамо-гипофизарной системы достаточно полно изучены только на примере птиц. По современным данным эффективность воздействия светового фактора определяется соотношением фотопериода и эндогенного циркадианного (околосуточного) ритма гипоталамической нейросекреторной системы. В эксперименте даже длиннодневные фотопериоды могут оказаться неэффективными, тогда как другие, в том числе и более короткодневные, отчетливо повышают секреторную активность ядер гипоталамуса, а вслед за этим и секрецию гипофизарных гормонов. Установлено, что эффект зависит от фазовых соотношений экспериментальных фотопериодов.

Так, в опытах с белоголовой зонотрихией *Zonotrichia leucophrys* усиленная секреция гонадотропных гормонов начиналась после однократной стимуляции световым сигналом (длительность 8 ч), если этот сигнал давался спустя 12, 36, 60, 84, 108 ч после последнего светового периода. Такие же сигналы, поданные через 24, 48, 72 и 96 ч, не вызывали гонадотропной реакции (A. Okshe et al., 1959; B. Follett et al., 1974). У скворцов, напротив, в аналогичных опытах эффективным оказался фотопериод, кратный 24 ч. В опытах с японским перепелом *Coturnix japonica* секреция гонадотропинов стимулировалась пульсирующим освещением с периодом 15 мин и 2 ч, если эти периоды совпадали с ритмичностью светочувствительного состояния организма.

Очень отчетливо связь гонадостимулирующего воздействия фотопериода с эндогенным циркадианным ритмом проявилась в опытах с

мексиканским чечевичником (рис. 7.3). В этих опытах одна и та же продолжительность световой фазы искусственного фотопериода (6 ч) стимулировала развитие гонад только в том случае, если она совмещалась с темновой фазой естественного циркадианного ритма гипоталамуса. Именно такая ситуация имеет место в естественном ходе развития гонад на фоне весеннего увеличения длины дня. Механизм регуляции, таким образом, точно соответствует комплексу условий, предвещающих наступление сезона размножения.

В ответ на нейросекреторную стимуляцию изменяется интенсивность продукции различных гипофизарных гормонов, которые в сумме определяют то или иное сезонное состояние организма. Циклы отдельных гормонов взаимодействуют друг с другом по принципу обратной связи. Таким путем поддерживается «заданное» состояние организма, а при изменении характера фотопериодической стимуляции обеспечивается последовательная смена сезонных физиологических состояний (В.Р. Дольник, 1975).

Сезонная ритмика может регулироваться и непосредственным воздействием внешних факторов. Так, в тропиках, где отсутствует сезонная динамика длины дня, в регуляции сезонных явлений ведущая роль принадлежит иным факторам-синхронизаторам (например, времени выпадения осадков). У ряда тропических видов наблюдается чисто эндогенная периодика, что зачастую бывает связано с десинхронизацией соответствующих процессов на уровне популяции. Известно, например, что размножение ряда видов позвоночных в тропиках не имеет закономерного периодического характера, а прямо определяется наступлением благоприятных условий. Также и у некоторых тропических деревьев такие явления, как цветение, плодоношение, смена листьев, растянуты; на одном дереве иногда можно одновременно видеть и цветки, и плоды.

У зимоспящих арктических млекопитающих основное значение имеет фотопериодическая регуляция годового цикла, определяющая точную приуроченность его активной части к короткому летнему периоду вне зависимости от конкретных условий года. В умеренных широтах у грызунов, питающихся в основном семенами, годового цикл

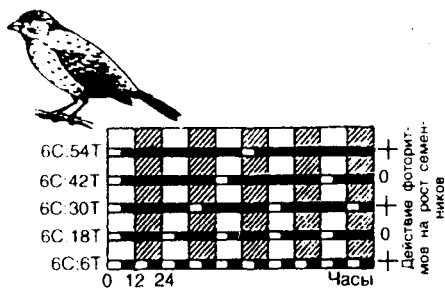


Рис. 7.3. Действие искусственных фотопериодов на развитие гонад у мексиканского чечевичника *Carpodacus mexicanus* (по W. Hamper, 1963)

Светлыми столбиками обозначена световая фаза циркадианного ритма, заштрихованными — темновая; на горизонтальных панелях обозначено соотношение света (С) и темноты (Т) в искусственных фотопериодах

контролируется преимущественно эндогенным ритмом, тогда как виды, потребляющие суккулентные растения, не имеют возможности запастись кормом и более подвержены прямому действию внешних стимулов.

В целом фотопериодическая регуляция сезонных циклов у позвоночных животных основывается на *системе фазовых взаимодействий их суточных ритмов*. При этом реакция на измененные фотопериоды может быть различной. Некоторые физиологические процессы развиваются немедленно после фотостимуляции (например, весенний рост гонад). Для других явлений дата эффективного фотопериода служит начальной «точкой отсчета», а сам процесс развивается через определенный интервал времени после такого воздействия (например, весеннее миграционное состояние птиц). Наконец, в определенных случаях эффективная фотопериодическая стимуляция запускает механизм свободного отсчета времени, на основе которого в определенные сроки включаются очередные сезонные состояния; конкретный момент срока их реализации может, в свою очередь, дополнительно корректироваться текущим фотопериодом (послебрачная линька, осеннее миграционное состояние и начало фоторефрактерной фазы¹ у птиц). Общая годовая цикличность в этом случае представлена целостной программой сменяющих друг друга сезонных физиологических состояний. Завершение этой программы возвращает ее в исходное состояние. Роль фотопериодической регуляции заключается в координации эндогенного отсчета времени с ходом природных периодических процессов.

У беспозвоночных животных (лучше всего исследованы членистоногие) характер фотопериодической регуляции несколько иной. Система действует по принципу «песочных часов»: для ее запуска требуется специфическая для вида длина фотопериода, а стимуляция суммой более коротких периодов света в этом варианте невозможна.

Стимулированная определенным фотопериодом внутренняя программа, «отработав» определенный срок, отключается и запускается снова лишь при сезонном возврате фотопериода к эффективной величине (А.С. Данилевский, 1961; А. Лис, 1964). Восприятие эффективного фотопериода и в этом случае связано с циркадианной ритмикой внутренних процессов и их регуляцией на уровне целого организма (В.П. Тыщенко, 1976).

7.3. ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ РЕГУЛЯЦИЯ СЕЗОННЫХ ЯВЛЕНИЙ

Периодические циклы представляют собой *адаптацию к сезонной смене условий жизни*. Приуроченность их к тем или иным срокам определяет адаптивный смысл этих процессов. Эволюционное закрепление *фотопериода* как ведущего фактора-синхронизатора «страхует»

¹ Рефрактерная фаза — период, в течение которого организм не проявляет чувствительности к фотопериоду (см. ниже).

организм от нарушения циклов кратковременными незакономерными отклонениями условий среды от средних норм. Каждый сезонный процесс (размножение, линька, миграции, спячка и др.) характеризуется специфическим комплексом морфофизиологических и экологических особенностей, связанных со спецификой деятельности организма в данное время.

Таким образом, годовой цикл жизнедеятельности представляет собой систему сменяющих друг друга сезонных физиологических состояний (В.Р. Дольник, 1975). Регуляция их на протяжении годового цикла важна не только в плане приуроченности каждого процесса к экологически оправданному сезону, но и в плане упорядоченного распределения физиологических состояний во времени. Это важно, так как совмещение энергоемких процессов биологически невыгодно. Кроме того, некоторые сезонные состояния физиологически несовместимы, и «настройка» организма на одно из них может прямо препятствовать проявлению другого¹.

Размножение. У позвоночных животных циклы размножения контролируются довольно сложной системой взаимодействующих гормонов. Наиболее важное значение в развитии гонад и продукции половых клеток имеют *гонадотропные гормоны гипофиза: фолликулостимулирующий гормон (ФСГ) и лютеинизирующий гормон (ЛГ)*. Эти гормоны стимулируют развитие фолликулов в яичниках и семенных трубочек в семенниках (главным образом ФСГ), а также регулируют дальнейший ход полового цикла, включая продукцию гормонов самими гонадами (главным образом ЛГ).

Активные гонады продуцируют гормоны группы половых стероидов: *эстроген* и *прогестерон* в яичниках и *тестостерон* в семенниках. Эти гормоны контролируют развитие вторичных половых признаков и специфических форм полового поведения.

Помимо гонадотропных гормонов в регуляции репродукции участвует еще один *гипофизарный гормон — пролактин*, который у млекопитающих контролирует деятельность генеративной системы. В частности, этот гормон обеспечивает сохранение желтого тела и, таким образом, регулирует лактацию, а также, по-видимому, стимулирует секрецию прогестерона в первой половине беременности. У птиц пролактин регулирует поведение, связанное с насиживанием и выкармливанием птенцов; действие этого гормона не опосредуется через половые железы.

¹ Так, у африканских чеканов *Saxicola torquata axillaris* при характерных для тропиков свободно текущих ритмах сезонных явлений сохраняется жесткое соотношение циклов размножения и линьки: в любые сроки начало линьки совпадает с началом регрессии гонад (E. Gwinner, J. Dittami, 1990).

Продукция гонадотропных гормонов и пролактина регулируется нейросекреторной системой гипоталамуса. В свою очередь, нейросекреторная функция гипоталамуса, как и гонадотропная функция гипофиза, контролируется количеством половых гормонов в крови по принципу обратной связи. При этом чувствительность гипоталамуса к половым стероидам зависит от времени года, т. е. от фотопериода. На этой основе обеспечивается сезонный характер секреции гормонов полового цикла и приуроченность активации репродуктивных функций к наиболее благоприятному времени года.

Роль *фотопериода* в регуляции размножения известна давно. Первые экспериментальные работы в этой области проведены в 1925—1930 гг. американским исследователем В. Роуэном (W. Rowan). Искусственным увеличением длины дня этот ученый вызывал «досрочное» развитие гонад и начало сперматогенеза у самцов овсянки юнко. Позднее, аналогичные результаты получены в опытах с многими другими видами птиц. Чередованием длинных и коротких фотопериодов у ряда видов удавалось вызвать до пяти полных половых циклов за один год.

Позднее, подобные данные получены на других позвоночных животных. Так, у рыб *Notropis bifrenatus* увеличение длины светового дня до 17 ч (в контроле в это время длина дня снижалась с 12 до 9 ч) вызвало развитие брачной окраски, специфического поведения и привело к досрочной откладке оплодотворенной икры. Замедление светового режима (опыты с кижучем), напротив, задерживало время начала размножения.

У самцов прудовой лягушки непрерывное освещение в январе увеличивало концентрацию половых гормонов в плазме крови почти в три раза; летом такого эффекта не отмечалось.

Подобные данные получены в опытах с различными млекопитающими (грызуны, хищные, копытные). В частности, в опытах с джунгарскими хомячками *Phodopus sungorus* установлено, что, если при содержании на коротком дне (8С:16Т) середина темного периода прерывается короткой (1—5 мин) вспышкой света, животные реагируют на это как на увеличение фотопериода: начинается развитие гонад и линька (К. Hoffmann, 1979). Такая реакция показывает, что механизм фотостимуляции сходен с описанным выше.

Дальнейший ход изучения этой проблемы показал, что действие света на развитие гонад и течение полового цикла не прямое: было показано наличие уже рассмотренных эндогенных цирканнуальных ритмов. Первые опыты были проведены с птицами; в дальнейшем эндогенные циклы размножения выявлены и у других животных. Так, партеногенетические ящерицы *Cnemidophorus uniparens*, которых поймали по окончании срока размножения и содержали при постоянной

температуре и разных режимах освещения, начали очередное размножение в одно и то же время, притом синхронно, с началом размножения в природе (Н. Cuellar, О. Cuellar, 1977). Жесткие эндогенные циклы репродукции, не меняющиеся под влиянием внешних воздействий, выявлены у руинной ящерицы *Lacerta sicula*. Такие же результаты получены в опытах с антилоповыми сусликами *Ammospermophilus leucurus* (G. Kenagg, G. Bartholomew, 1979) и рядом других млекопитающих.

Сейчас хорошо известны цирканнуальные циклы гонадотропной функции гипофиза и гипоталамической нейросекреторной системы, что объясняет и эндогенную природу сезонного цикла репродуктивной функции в целом. Эта функция достаточно эффективно синхронизируется фотопериодом. Механизм такой синхронизации достаточно полно изучен только у птиц и может быть представлен следующей схемой. Информация о длине фотопериода преобразуется на уровне гипоталамуса (возможно, с участием экстраретинальных рецепторов). Фотостимуляция, совпадающая по фазе с темновой частью эндогенного околосуточного ритма, вызывает увеличение секреторной активности ядер гипоталамуса и выброс нейросекретов в гипофиз. Здесь нейросекреты стимулируют продукцию гонадотропных гормонов и выведение их в кровяное русло. Под влиянием гонадотропинов начинается развитие гонад и гаметогенез. Дальнейшее протекание полового цикла регулируется группой половых стероидов, взаимодействующих по принципу обратной связи с гипофизарными гормонами.

По современным данным, помимо гипоталамуса в регуляции репродуктивных циклов у позвоночных существенное значение имеет пинеальная железа — *эпифиз*, также относящаяся к структурам промежуточного мозга. Эксперименты с млекопитающими, на которых этот механизм регуляции изучен наиболее полно, показывают, что гормон эпифиза — *мелатонин* — тормозит репродуктивные функции. Действие этого гормона осуществляется через гипоталамо-гипофизарную систему. Показано, что мелатонин повышает чувствительность гонадотропин-секреторной системы к ингибирующему действию половых стероидов. Эффект торможения репродукции выражается в снижении продукции гипоталамических нейросекретов, стимулирующих выработку гонадотропных гормонов в гипофизе (J. Glass et al., 1988).

Активность эпифиза повышается в темноте, соответственно и ингибирующее влияние его на размножение связывается с короткими фотопериодами; у млекопитающих ингибирующее влияние мелатонина на репродукцию начинается осенью и достигает максимума в зимние месяцы. Удаление эпифиза снимает эффект подавления размножения зимой и в опытах с искусственными короткими периодами. Введение

экзогенного мелатонина подопытным животным повышает эффект торможения деятельности гонад. Весеннее развитие гонад связано, вероятно, с сезонной нечувствительностью нейроэндокринной системы к ингибирующему действию гормона эпифиза. Предполагают две модели механизма участия эпифиза в регуляции гонадного цикла. По первой из них — *гипотеза продолжительности* — регулирующим фактором является длительность суточного пика концентрации мелатонина. По второй гипотезе — *модель внутреннего совпадения* — блок размножения происходит при совмещении максимальной чувствительности к мелатонину с пиком его концентрации (R. Reiter, 1986). Вопрос находится в стадии изучения, но видно, что вторая модель весьма сходна с механизмом гипоталамической регуляции цирканнуальных ритмов с участием фотопериодической стимуляции¹.

Теоретически эндогенный окологодовой цикл размножения может синхронизироваться с *сезонным ритмом внешних условий* постоянно, но автономность эндогенного ритма включает и чередование фаз чувствительности и нечувствительности к световым воздействиям. Таким образом, часть годового цикла осуществляется автоматически, без участия фотостимуляции, путем свободного отсчета времени от момента «коррекции» во время светочувствительной фазы. Исследования, проведенные на птицах, показывают, что фаза фоторефрактерности (нечувствительности к фотостимуляции) по механизмам контроля принципиально отличается от гормональной регуляции системой обратных связей: эта фаза наступает автоматически на основе эндогенного отсчета времени от момента весенней фотостимуляции (В.Р. Дольник, 1975). Биологическое значение фоторефрактерности заключается в том, что прекращение реакции на длинный световой день завершает размножение птиц среди лета, предупреждая возможность появления потомства в экологически неблагоприятные сроки (рис. 7.4); фоторефрактерная фаза особенно четко выражена у перелетных птиц.

После установления фоторефрактерность поддерживается длинными фотопериодами. Окончание фоторефрактерного периода — более постепенный процесс. У большинства исследованных птиц фоторефрактерность прекращается поздней осенью, на фоне короткого дня. У видов, мигрирующих в экваториальную зону, окончание фоторефрактерности определяется скорее всего эндогенной программой отсчета времени. У этих видов окончание фоторефрактерной фазы, возможно, служит датчиком времени к началу полового цикла. У видов, зимующих в более высоких широтах, начало репродуктивного цикла происходит ранней весной, после окончания рефрактерности, и определяется прямым действием увеличивающегося светового дня.

¹ В настоящее время данные об участии эпифиза в регуляции размножения получены также на некоторых видах птиц, ящериц и рыб.

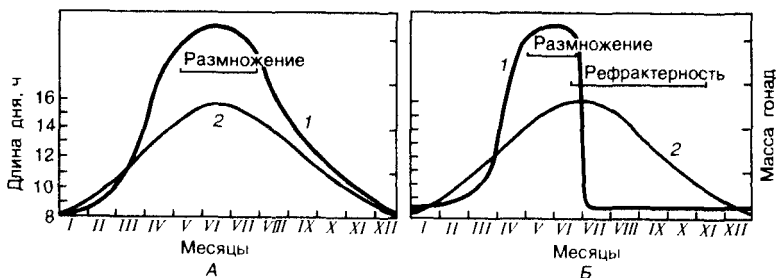


Рис. 7.4. Соотношение массы гонад (1) и сроков размножения с длиной фотопериода (2) у видов птиц без рефрактерной фазы (А) и имеющих рефрактерную фазу (Б) (по D. Farner, 1970)

Конкретная роль фотопериодической регуляции репродуктивных процессов неодинакова у разных видов и групп животных. Так, среди птиц есть виды, у которых половой цикл полностью регулируется фотопериодом, а есть и такие (главным образом экваториальные мигранты), у которых этот процесс целиком основан на эндогенной программе, лишь в определенное время года корректируемой фотопериодом. Тропические *Zonotrichia capensis* размножаются круглогодично, но это регистрируется лишь на популяционном уровне. Каждая отдельная особь имеет свой половой цикл (чередование фаз сексуальной активности и покоя) протяженностью несколько менее года, т. е. типичный цирканнуальный ритм. Круглогодичное размножение всей популяции возникает в результате десинхронизации индивидуальных циклов.

У ряда видов тропических птиц и млекопитающих размножение определяется сменой сухого и дождливого периодов. Начало влажного сезона «запускает» цикл размножения, но подготовка к этому моменту идет с участием гормональных механизмов на основе внутренней окологодовой программы.

На фоне генеральной программы регуляции размножения действует сложный комплекс факторов внешней среды (метеословия, обилие корма, наличие мест для устройства гнезд и т. п.), которые модифицируют сроки и темпы размножения в соответствии с конкретными условиями, а подчас могут и полностью приостановить половой цикл. Сезонные и вызванные спецификой внутривидовых отношений изменения чувствительности организма к внешним условиям еще более усложняют этот процесс. Интеграция всех этих механизмов обеспечивает реализацию размножения в экологически оптимальные сроки при самом широком разнообразии конкретных условий внешней среды.

Линька. Периодическая смена покровных образований — линька — свойственна многим группам животных. У членистоногих регулярная смена жестких наружных покровов напрямую связана с процессами

роста. У птиц и млекопитающих этот процесс имеет четко сезонный характер, что определяется его главным адаптивным значением — изменением уровня теплоизоляции в соответствии с сезонным циклом погодных (в первую очередь температурных) условий. Помимо этого у ряда видов линька определяет сезонную смену покровительственной окраски, а у многих птиц — приобретение яркого брачного наряда к началу сезона размножения и смену его на более скромный по окончании брачного периода.

Сложный комплекс физиологических механизмов, обуславливающих линьку и ее приуроченность к определенному сезону, полно изучен только у птиц. Именно на примере этого класса и будут рассмотрены физиология и регуляция линьки в дальнейшем тексте, так как при несомненной общности ряда ведущих процессов линьки конкретное их выражение у млекопитающих во многом специфично и еще слабо изучено.

Линька как сезонное состояние не ограничивается сменой оперения. Не говоря уже о том, что при линьке сменяются и другие роговые образования (ороговетший эпителий, чешуи, когти, роговые пластинки на клюве), организм линяющих птиц испытывает специфические перестройки, затрагивающие многие стороны физиологии. В частности, в период линьки существенно изменяется состав тканей и органов: содержание жира в теле резко снижается и доходит до годового минимума, а количество воды в тканях, напротив, повышается до максимального в годовом цикле. Уровень белков в теле перед линькой повышается, в начальный ее период существенно уменьшается, а во второй половине линьки восстанавливается до исходной величины.

Соответственно этим изменениям смещается относительная роль различных веществ в общем энергетическом балансе организма. Во время линьки значение гликогена в энергетике, как и в другие сезоны, у птиц небольшое (примерно 3—7 % ночных затрат). Роль жира, поставляющего в другие сезоны до 90—95 % энергии, во время линьки снижается до 70—30 %, а значение белкового метаболизма, напротив, заметно возрастает: расщепление протеинов обеспечивает 35—70 % ночного расхода энергии (В.М. Гаврилов, В.Р. Дольник, 1974). Общий уровень расхода энергии во время линьки существенно повышается: потребление кислорода линяющей птицей на 30—50 % выше по сравнению с другими периодами.

Общие энергозатраты на линьку составляют 55—260 кДж; у разных видов в этот период имеют место заметные отличия в параметрах энергетики организма.

Усиление энергетических расходов и явно «белковый» профиль метаболизма во время линьки (особенно в ее начальном периоде) связаны с синтезом большого количества кератина. Так, у взрослых яблчиков при полной послебрачной линьке образуется 1400 мг пера.

Для синтеза кератинов необходимо довольно большое количество незаменимых аминокислот цистина и цистеина: их количество в составе пера достигает 7—8 % от общей массы белков. Содержание же этих аминокислот в пище значительно ниже: в семенах — примерно 1,5 г, а в животной пище — около 3 г на 100 г белков. Необходимость переработки большой массы белков пищи и лежит в основе усиления белкового обмена, увеличения потребления пищи и возрастания энергозатрат во время линьки¹. В связи с усилением белкового обмена возникает еще одна особенность линяющих птиц: катаболизм белков остается высоким и ночью — за счет утилизации белков тела. Подсчитано, что количество белков тела, использованное за время линьки, превышает их общую массу в теле. Таким образом, в процессе линьки происходит обновление белков тела, т. е. общая реконструкция организма (В.М. Гаврилов, В.Р. Дольник, 1974).

Линька, как и другие периодические процессы в жизни птиц, регулируется сезонными изменениями фотопериода. Этот фактор синхронизирует эндогенную программу линьки с астрономическим календарем и конкретными условиями в каждом данном районе. Многообразие экологических условий и существование разных типов линек существенно усложняют характер фотопериодической регуляции линьки и взаимодействия фотопериода с другими механизмами контроля этого процесса (гормональный фон в организме, прямое влияние внешних факторов и др.).

Регуляция предбрачной линьки относительно проста и хорошо изучена. У мигрирующих видов линька начинается перед отлетом и контролируется теми же механизмами, которые определяют активацию гонад и развитие весеннего миграционного состояния. В основе этих механизмов лежит непосредственная фотопериодическая стимуляция. В экспериментах частичную смену оперения, подобную предбрачной линьке, удавалось получить, действуя на птиц поздней осенью или зимой удлинненным световым днем.

Послебрачная линька происходит, как правило, в наиболее благоприятное время года, когда корма достаточно, в том числе и животного (на питание животной пищей в этот период переходят и многие зерноядные птицы). В основе периодичности послебрачной линьки лежит эндогенная цирканнуальная программа, которая особенно отчетливо выявляется в экспериментах с содержанием птиц в условиях постоянного фотопериода. Так, серые славки *Sylvia communis*, зимующие на экваторе и южнее его и потому никогда не сталкивающиеся с коротким днем в природе, при содержании на коротких (9 ч света)

¹ Повышение уровня энергообмена параллельно решает и задачи терморегуляции: возросшее количество продуцируемого тепла компенсирует снижение теплоизоляции при изреживании пера.

фотопериодах в течение более чем года не меняли периодичности линек. На фотопериоде 12С:12Т мигрирующие в Центральную и Южную Африку пеночки-веснички *Phylloscopus trochilus* более двух лет сохраняли естественные сроки линьки; пеночка-теньковка *Ph. collybitus*, зимующая в Северной Африке, в таких же условиях сохранила цикл линьки лишь один год, после чего начался нарушения. Вообще, на фотопериоде, близком к весеннему, многие виды птиц по крайней мере в течение года удерживают естественный цикл линек.

Искусственное изменение режима освещения вскрывает участие фотопериода в регуляции сроков и темпов линьки. Виды с единственной послебрачной линькой в экспериментальных условиях реагируют на укорочение светового дня в период половой активности регрессией гонад и началом линьки. Долгое выдерживание на длинном световом дне в конце концов приводит к таким же результатам (видимо, «срабатывает» эндогенный процесс). Увеличенный световой день во время линьки нередко продлевает ее срок, а укороченные фотопериоды ускоряют линьку и сокращают ее сроки.

Подробно механизмы регуляции линьки исследованы в экспериментах с яблниками на орнитологической станции Зоологического института РАН на Куршской косе. Эти эксперименты показали, что время начала послебрачной линьки не стимулируется конкретной величиной фотопериода, а отсчитывается как определенное число дней от окончания весенней фотостимуляции¹. Таким же путем определяется программа сроков окончания линьки.

Иными словами, в основе регуляции сроков линьки лежит эндогенная программа, которая раз в году приводится в соответствие с конкретными условиями с помощью фотопериодического контроля. При этом сроки начала и окончания линьки фиксируются в этой программе отдельно. Это имеет важное значение как фактор, определяющий одновременное окончание линьки у всех особей в популяции, независимо от различий в начале ее, вызванных десинхронизацией размножения. Таким образом создается одновременная готовность популяции к миграции — явлению, при котором десинхронизация невозможна.

Коррекция завершения сроков линьки возможна и под влиянием фотопериода. В описываемых опытах было установлено, что в начале линьки скорость ее увеличивается под влиянием коротких фотопериодов и не поддается влиянию удлиненного светового дня. Вторая половина линьки, напротив, не подвержена регуляции короткими фотопериодами, но замедляется действием длинных. Это означает что

¹ Период, в течение которого развитие гонад и весеннего миграционного состояния контролируется только фотопериодом, называют *унифакториальной фазой* фотопериодического контроля весеннего состояния. На Куршской косе окончание этой фазы совпадает с прилетом яблников на места гнездования (начало мая).

в природе птицы, закончившие размножение и начавшие линьку раньше средних сроков (т. е. при более длинных фотопериодах), будут линять медленнее, а начавшие линьку позднее пройдут ее в более сжатые сроки (действие укороченных фотопериодов). Такая реакция дополнительно участвует в синхронизации индивидуальных годовых циклов на рубеже окончания линьки и начала развития осеннего миграционного состояния (В.Р. Дольник, В.М. Гаврилов, 1974).

Фотопериодическая регуляция линьки прослежена и у некоторых млекопитающих. В частности, длительное (в течение года) содержание овец в условиях искусственно инвертированного суточного хода температуры, но при нормальном фотопериоде не изменяло сроков линьки. Напротив, двухлетнее содержание на инвертированном фотопериоде изменяло характер роста шерсти (L. Mogis, 1961; J. Hutchinson, 1976). Содержание в условиях инвертированного фотопериода пятнистых оленей показало, что первое появление рогов определяется эндогенной программой, а их развитие и циклическая смена — фотопериодом.

Фотопериод воздействует на линьку через систему эндокринного контроля. У большинства птиц нормальная послебрачная линька начинается в фазе регрессии гонад и снижения уровня половых гормонов в крови. У птиц, не нашедших пары или потерявших кладку, линька может начаться раньше, чем у нормально размножающихся особей. Если размножение по каким-либо причинам затянулось, птицы, как правило, линяют позднее. У некоторых видов продолжительная линька прерывается на время размножения. Это свойственно обитателям аридных районов, когда выпадение осадков стимулирует нерегулярное размножение. Во всех этих случаях обнаруживается обратная зависимость между количеством половых гормонов в крови и интенсивностью линьки. Совмещение линьки с размножением отмечено лишь у видов с продолжительной и вяло текущей линькой.

На основе этих данных логично предположить, что взаимоисключение послебрачной линьки и размножения основывается на ингибирующем действии на линьку половых гормонов. Экспериментальные данные подтверждают это: введение мужских половых гормонов замедляло или останавливало линьку, по крайней мере у видов, у которых в естественных условиях она не совмещается с размножением. Кастрация в ряде случаев приводила к более раннему, чем в норме, началу линьки или увеличивала ее продолжительность. Сходный эффект вызывала гипофизэктомия или фармакологическая блокада гипофиза. Во всех этих экспериментах выявляется отсутствие прямого влияния половых гормонов на линьку: имеет место лишь подавление уже начавшейся линьки высоким уровнем этих гормонов.

Получены данные и о влиянии других гормонов на линьку. В частности, показано, что введение *пролактина* в чистом виде или комбинации с *АКТГ* может замедлить или даже полностью ингибировать линьку (куры, голуби, зяблики и др.). Такое же действие оказывает *дезоксикортикостерон*. Учитывая, что система гипофиз — кора надпочечников активизируется как при размножении, так и в период миграционного состояния, можно предполагать участие этого комплекса в интеграции всех фаз годового цикла, в том числе и линьки.

Непосредственное отношение к регуляции процессов, связанных с линькой, имеет функция щитовидной железы. Прежде считали, что естественная линька вызывается прямым действием гормона этой железы — *тироксина*. По современным данным, этот процесс более сложен: введение экзогенного тироксина не во всех случаях вызывает начало или ускорение линьки; тиреоэктомия или фармакологическая блокада щитовидной железы у птиц, начавших линьку, не вызывает ее прекращения. Предполагают, что тироксин необходим для регуляции подготовительных метаболических процессов, предшествующих началу смены оперения. Во время собственно линьки роль этого гормона менее значительна; линька может проходить и при низком уровне его секреции, на основе эндогенной программы. В этом смысле щитовидная железа сохраняет свою генеральную функцию контроля энергетического обмена. Участие же тироксина в регуляции конкретных сроков линьки определяется влиянием ряда факторов на активность щитовидной железы. В частности, функция этой железы в определенной степени регулируется и длительностью фотопериода. При этом имеют место сезонные изменения типа реакции: во второй половине года секреция тироксина, по-видимому, усиливается короткими фотопериодами, а в первой половине года — длинными. Этого достаточно для стимуляции частичной линьки или для усиления уже начавшейся послебрачной линьки.

Щитовидная железа чувствительна к действию температуры: снижение ее во все сезоны года стимулирует секрецию тироксина. Возможно и воздействие других факторов.

В экваториальной зоне, где исключается действие фотопериода, линька регулируется четкой эндогенной программой в определенные сроки, независимо от хода размножения, если последнее определяется непериодическими условиями среды. Так, в аридных областях внутренней Австралии линька многих видов птиц строго периодична и более продолжительна, чем на побережье (адаптация к меньшему напряжению энергозатрат). В таких условиях линька может совпадать с активацией гонад, если нерегулярно выпадающие дожди приходится на время уже начавшейся линьки. У некоторых видов такая ситуация прерывает линьку, но многие продолжают ее. То же отмечено у ряда обитателей аридных районов Африки и Юго-Восточной Азии.

В целом линька представляет собой специфическое сезонное состояние, характеризующееся особенностями морфогенеза, метаболизма, гормональной активности и определенным адаптивным значением в общем годовом цикле жизнедеятельности. В основе периодичности линьки лежит четкая эндогенная программа, которая у большинства видов синхронизируется с периодикой внешних условий с участием фотопериода. Синхронизация происходит один раз в году; в дальнейшем сроки начала и окончания послебрачной линьки отсчитываются свободным ходом биологических часов. Эта программа дополнительно уточняется после окончания репродуктивного периода действием длины светового дня и, возможно, температуры.

Сезонные миграции. *Миграциями* называют закономерные, направленные перемещения животных в пространстве. В отличие от передвижений иного рода миграции (по В.Р. Дольнику, 1975) характеризуются следующими особенностями:

1. Строгая сезонность, вызывающая необходимость механизмов контроля календарных сроков миграции.

2. Множественная перестройка физиологических систем организма в соответствии со специфическими задачами миграции (усиление энергозатрат, ориентация в пространстве и т. п.); в миграцию вовлекаются только особи с определенным физиологическим состоянием.

3. Массовость: мигрируют не отдельные особи, а целые популяции или их структурные единицы. Массовость миграций обусловлена синхронизацией сроков развития миграционного состояния у всех особей.

Сезонные миграции известны для многих таксонов животных. Однако физиологические основы этого явления достаточно подробно изучены лишь у рыб (нерестовые миграции проходных форм) и у птиц.

Миграции рыб. Годичный цикл рыб в наиболее полном виде включает три типа миграций: нерестовые (миграции к местам размножения), нагульные (кормовые) и зимовальные. Не у всех рыб эти типы миграций выражены достаточно четко: например, в ряде случаев места нагула и зимовки или размножения совмещаются; нередко (особенно у пресноводных рыб) соответствующие перемещения имеют скорее «экологический», чем географический масштаб.

По направленности дальние миграции рыб принято делить на *анадромные* (из моря к берегам и далее вверх по рекам) и *катадромные* (в обратном направлении).

Все экологические формы миграций имеют адаптивную направленность, отражая приуроченность отдельных частей годового цикла жизнедеятельности к местам и сезонам с наиболее благоприятными для этого условиями. Помимо *внешних факторов*, важным среди которых оказывается температура воды, миграции определяются и *внутренним физиологическим состоянием* организма. Так, зимовальные

миграции стимулируются некоторым пороговым уровнем упитанности и жиросотложения. Нерестовая миграция обычно подготавливается определенной степенью зрелости половых продуктов и специфическим состоянием гормонального фона в организме. Однако последнее не столь обязательно: например, анадромная миграция «озимых» рас лососевых и осетровых рыб проходит при слабом развитии гонад и низком содержании гонадотропинов в гипофизе.

Физиологические особенности миграционного состояния лучше всего изучены у проходных рыб на примере *анадромных нерестовых миграций*. У этих рыб, а также у миног стимул к нерестовой миграции возникает после длительного (от 1 до 15—16 лет) периода морской жизни. Миграционное поведение может формироваться в различные сезоны и при неодинаковом состоянии репродуктивной системы. Примером могут служить так называемые *яровые* и *озимые* расы рыб и круглоротых. Наиболее общий показатель, стимулирующий миграцию у рыб, — высокая жирность. По мере приближения к нерестилищам жировые запасы уменьшаются, что отражает высокий уровень затрат энергии на передвижение и созревание половых продуктов. И в этом случае существуют различия между яровыми и озимыми расами: у яровых, входящих в реки весной, незадолго до икрометания, жирность не очень велика.

Важная характеристика состояния нерестовой миграции — функциональная активность гипоталамической нейросекреторной системы и гипофиза. Повышенная активность преоптико-гипофизарного комплекса наблюдается в начале анадромной миграции. Календарные сроки этого явления у яровых и озимых рас различны. Повышенная активность гипоталамо-гипофизарной системы связана, с одной стороны, с перестройкой типа осморегуляции (см. гл. 5), а с другой — с подготовкой репродуктивной системы. Одновременно наблюдается усиление тиреотропной функции гипофиза и прогрессивное развитие щитовидной железы, что связано с интенсификацией энергетического обмена во время миграции. По прибытии на нерестилища активность щитовидной железы снижается.

Конкретные факторы, стимулирующие начало анадромной миграции, могут быть различными. Так, для яровых рас осетровых и лососевых рыб — это повышение температуры воды в реках и начало паводка. Озимые расы начинают миграцию при дальнейшем повышении температуры воды (осетровые) или же, напротив, при ее снижении (лососевые).

Следует иметь в виду, что начало миграционного состояния формируется еще в море; стало быть, указанные факторы способны лишь поддержать (или затормозить) уже начавшийся ход миграции. Первичная стимуляция, связанная с физиологической перестройкой организма и действующая на фоне такой перестройки, зависит от других

причин. В качестве таковых основное значение имеют *фотопериод* и *сезонные изменения температуры воды* в море. Эти внешние стимулы действуют только на «подготовленный» организм. Состояние физиологической готовности к миграции предшествует началу внешней стимуляции, поэтому один и тот же фотопериод (или его сочетание с температурой) действует по-разному: часть рыб на кормовых полях в море продолжает нагул, а другая часть изменяет поведение и начинает миграцию.

Основными связующими звеньями между сезонным ходом внешних факторов и внутренней физиологической перестройкой являются *нервная* и *эндокринная системы*. Повышение активности этих систем под влиянием фотостимуляции (возможно, дополненной другими сигнальными факторами) «настраивает» организм на переход в миграционное состояние. При этом реализуются специфические формы поведения, стимулируется ориентированная локомоторная активность, перестраивается система осморегуляции, организм повышает чувствительность к влиянию внешних факторов среды — температура, соленость, химизм воды, течения и др. (W. Hoag, 1965; И.А. Баранникова, 1975).

Катадромные миграции молоди могут быть разных типов. Лососевые мигрируют к морю активно, что определяется закономерными онтогенетическими изменениями обмена, осморегуляции и других процессов, объединяемыми понятием *смолтификация*. Эти изменения регулируются на уровне гипоталамо-гипофизарной системы и стимулируются этой системой эндокринных комплексов. Именно определенное физиологическое состояние, а не абсолютный возраст определяет начало миграции. На примере семги показано, что смолтификация происходит в зависимости от фотопериода в его сезонном аспекте. При экспериментальной продолжительности цикла длины светового дня в 6,8 и 10 мес смолтификация начиналась раньше соответственно на 5, 3 и 1 мес; при цикле 16 мес смолтификация задерживалась (M. Thrush, N. Bromage, 1988). Аналогичные данные получены в опытах с атлантическим лососем: увеличивающийся фотопериод в зимнее время стимулирует смолтификацию, а постоянное освещение нарушает ее (S. Mc Cormick et al., 1987).

У осетровых миграция молоди к морю имеет пассивный характер и может происходить при разном состоянии. На самых ранних стадиях развития личинок пассивно сносит течением. Позднее может возникнуть более активная реакция с участием нейрогормональных факторов, но в целом нейросекреторная и эндокринная системы у осетровых в полной мере начинают функционировать относительно поздно (И.А. Баранникова, 1975).

Миграции птиц. Сезонные миграции птиц — одна из форм приспособления к меняющимся на протяжении года погодным и кормо-

вым условиям. По внешней выраженности миграции могут быть довольно несходными. У многих видов протяженность миграций невелика, перемещение осуществляется постепенно, без длительных беспосадочных перелетов. Миграции такого рода похожи на обычные осенне-зимние кочевки, отличаясь от них лишь большей ориентированностью и направленностью. У ближних мигрантов такого рода сроки перелетов фиксированы нежестко и в значительной степени определяются сочетанием изменений длины светового дня с обеспеченностью кормом. При благоприятных условиях погоды и обилии корма осенний отлет может задерживаться, а в отдельных случаях даже не состояться совсем. Таких птиц называют иногда *погодными мигрантами*, подчеркивая этим существенную роль конкретных условий в стимуляции перелетов.

По-иному выражены миграции у видов, которые совершают дальние перелеты, сопровождаемые преодолением обширных пространств морей, пустынь и других «экологических барьеров». Для таких дальних мигрантов характерны четкие сроки миграций (даты прилета и отлета отдельных видов используются как надежные фенологические параметры), длительные беспосадочные перелеты, хорошо выраженная способность к ориентации и навигации и ряд специфических черт физиологии. Таких птиц нередко называют *инстинктивными мигрантами*. Именно при изучении этой группы видов был выявлен сложный комплекс физиологических приспособлений, обеспечивающих эффективное осуществление миграций и контроль их сроков в соответствии с сезонными условиями (в первую очередь в гнездовой части ареала).

Выяснено, что для перелета необходима определенная физиологическая подготовка организма, предшествующая началу собственно миграции. Комплекс физиологических перестроек, характеризующих этот процесс, определяют как *миграционное состояние*, занимающее строго определенное место в общем цикле сезонных изменений жизнедеятельности организма. Весеннее миграционное состояние развивается после предбрачной линьки (у видов, имеющих таковую), частично совпадая с началом развития гонад. Осеннее миграционное состояние формируется сразу по окончании послебрачной линьки (у некоторых видов прерывая ее).

Характерные проявления миграционного состояния заключаются в возникновении *гиперфагии*¹, увеличении массы тела в связи с интенсивным жиронакоплением, повышении локомоторной активности и ее ориентации в компасном направлении перелета². Характерно также

¹ От греч. hyper — сверх, выше и phagos — пожиратель; гиперфагия — потребление пищи в количестве, превышающем непосредственные потребности организма.

² В неволе отмечается ориентированное *миграционное беспокойство*, регистрируемое в виде направленных бросков, ориентированных в сторону основного направления перелета.

формирование специфического распределения различных форм деятельности в суточном ритме, при котором пищевое поведение и направленная локомоторная активность разделены во времени.

Метаболизм птиц в этот период характеризуется угнетением углеводного обмена и усилением жирового. При этом жировой и углеводный обмен оказываются в антагонистических отношениях, в силу которых снижение сахара в крови во время кормежки стимулирует гиперфагию, несмотря на увеличение жировых отложений. Накопление жира — функция, очень важная для миграции. Хотя общий расход энергии на миграцию сопоставим с энергозатратами у зимующих птиц (В.Р. Дольник, 1971), длительные беспосадочные перелеты невозможны без энергетических резервов. Не накопившие необходимых запасов птицы не вовлекаются в миграцию. Гиперфагия и жировой тип обмена сохраняются и во время перелета. Большинство видов в процессе миграции останавливаются для кормежки и восстановления жировых запасов.

Формирование и поддержание миграционного состояния контролируются довольно сложным путем. Показано, что в предмиграционный и миграционный периоды активизируется гипоталамо-гипофизарная система. При этом в гипоталамусе весной стимулируется главным образом супраоптическое ядро, а осенью — паравентрикулярное. Отмечено, что у зябликов активность гипоталамо-гипофизарной системы осенью выше в предмиграционное время, чем в период самой миграции. Таким образом, активация нейросекреторной функции выступает как один из пусковых механизмов миграции (И.Н. Добрынина, 1975). Гипоталамические нейросекреты стимулируют продукцию гипофизарных гормонов, под влиянием которых и развивается комплекс процессов, характеризующих миграционное состояние (рис. 7.5). В частности, существенное значение имеет *пролактин*, который прямо стимулирует гиперфагию, участвует в проявлении направленной ориентации и контролирует ритмы пищевой и локомоторной активности. Кроме того, пролактин имеет прямое отношение к регуляции жировых отложений. Чувствительность к этому гормону обнаруживает цикличность. Эндогенный суточный ритм характерен и для секреции гонадотропинов и кортикостероидов. Полагают, что именно синергизм с гонадотропными гормонами обуславливает участие пролактина в регуляции жиронакопления; некоторую роль в этом играют и кортикостероиды.

Многообразные и взаимосвязанные *изменения метаболизма* также регулируют миграционное состояние. Особенно велика роль в этом жировых резервов. Во время миграции практически все специфические физиологические процессы находятся под контролем жировых депо. Экспериментально показано, что птицы в состоянии активно регулировать собственную массу тела. При этом у перелетных видов (зяблик)

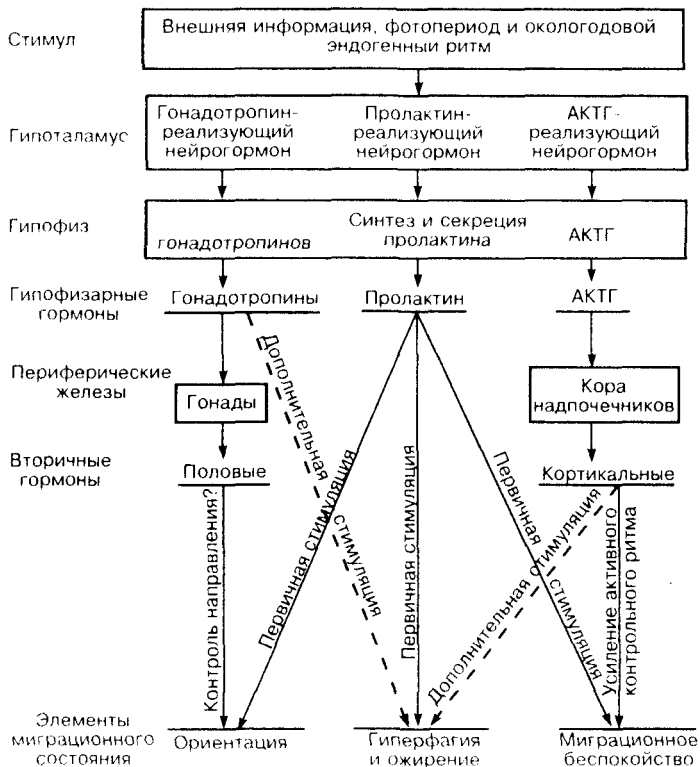


Рис. 7.5. Эндокринная регуляция миграционного состояния птиц (по В.Р. Дольнику, 1975)

контролируется поддержание полетной массы, зависящей от величины жировых резервов (М.Л. Яблонкевич, 1976). В зависимости от жирности изменяется ритм пищевой и миграционной активности. Искусственное введение жира в область жировых депо тощих птиц стимулирует у них миграционную активность и соответствующее изменение обмена.

Уровень жировых запасов регулирует также суточные ритмы продукции гормонов, количество сахара и жирных кислот в крови. Показано, что метаболическая регуляция в комплексе с эндокринной тонко контролирует все процессы, связанные с миграцией (В.Р. Дольник, 1975).

Регуляция миграций во времени осуществляется на основе цирканнуальных ритмов, синхронизируемых с ходом астрономического времени посредством фотопериодического контроля. Эндогенная природа программы сезонных физиологических перестроек особенно отчетливо проявляется у птиц, зимующих в экваториальной зоне с характерным для нее постоянством фотопериода. В эксперименте с садовыми славками, которых содержали при постоянном световом дне (10С:14Т) с

ограничением в диете, закрывающим возможность накопления жира, подопытные птицы начали проявлять миграционное беспокойство одновременно с контрольными, которых держали на богатой диете, позволившей к началу миграционного периода накопить жировые запасы. Переведенные на полноценное питание, подопытные славки быстро достигли жирности контрольных и в дальнейшем поддерживали одинаковый с ними уровень жировых отложений. Эти опыты показали, что у славков предмиграционное жиронакопление и развитие миграционного поведения контролируются независимыми эндогенными программами (Р. Berthold, 1972, 1975).

Характер фотопериодической регуляции цирканнуальных ритмов миграционного состояния несколько отличается у разных экологических групп птиц. У мигрантов умеренных широт весь комплекс весеннего миграционного состояния можно вызвать экспериментально, путем содержания птиц в условиях увеличенного фотопериода. В природных условиях такой тип контроля начинается на зимовках и заканчивается с прибытием на месте гнездования. Окончание миграции может контролироваться уже комплексом конкретных факторов среды. Через некоторое время наступает фаза фоторефрактерности, и осеннее миграционное состояние формируется на основе автономного отсчета времени от окончания унифакториальной фазы фотопериодического контроля. Таким образом, значение фотопериодической регуляции в этом случае двойко: весенние фотопериоды прямо синхронизируют сроки весенней миграции с астрономическим календарем и одновременно дают точку отсчета времени для включения механизмов осенней миграции.

У трансэкваториальных мигрантов весенняя фотопериодическая регуляция затруднена или невозможна. И тем не менее эндогенный ритм, включающий миграции, таков, что сроки их оказываются экологически оправданными. Так, у желтых трясогузок *Motacilla flava*, зимующих в Экваториальной Африке, весенняя линька и предмиграционное накопление жира начинаются раньше у наиболее южных и позднее — у наиболее северных популяций. Показано, что у трансэкваториальных мигрантов фотопериодическая синхронизация цирканнуального цикла осуществляется в летнее время на местах гнездования. Здесь фотопериод непосредственно контролирует окончание весенней миграции и программирует отсчет сроков осенней и начала весенней миграций (В.М. Гаврилов, 1976).

Механизм фотопериодической регуляции миграций, видимо, тот же, что и при регуляции размножения, и заключается в установлении необходимого соотношения изменяющегося светового режима и циркадианных ритмов гипоталамо-гипофизарной системы. Не исключено, что в гипоталамусе имеет место тонкая дифференцировка участков, по-разному реагирующих на фотопериодическую стимуляцию. При

экспериментальном разрушении различных участков гипоталамуса, в зависимости от локализации повреждения, реакция на стимуляцию длинными фотопериодами выражалась либо в жиротложении без развития гонад, либо в росте гонад без депонирования жира (D. Farner et al., 1970).

Таким образом, в основе сезонной цикличности миграций лежат цирканнуальные ритмы, синхронизируемые с циклом внешних условий один раз в году при ведущем значении фотопериода, действие которого реализуется через гипоталамо-гипофизарную систему.

Глава 8

ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ АДАПТАЦИИ НА УРОВНЕ ОРГАНИЗМА

Все многообразие воздействующих на организм экологических факторов принято делить на две большие группы: *абиотические* и *биотические*. К абиотическим факторам относят элементы неживой природы: температура, влажность, химизм среды и т. п. Биотические факторы включают все воздействия со стороны живых организмов (как активные, так и пассивные). По характеру воздействия и по приспособительным реакциям эти две категории факторов принципиально различны.

Абиотические факторы прямо или косвенно (изменяя действие других факторов) воздействуют на организм через те или иные стороны обмена веществ. Некоторые из них играют сигнальную роль: не влияя непосредственно на обмен, они закономерно сочетаются с другими воздействиями. Поэтому восприятие сигнальных факторов может заранее подготовить организм к изменению состояния среды. Примером может быть сезонная динамика фотопериода, определяющая адаптивные сезонные перестройки в организме. Во всех случаях абиотические факторы действуют односторонне: организм может к ним приспособиться, но не в состоянии оказать на них обратное влияние.

Существует два типа приспособления к внешним факторам. Первый заключается в возникновении определенной степени устойчивости к данному фактору, способности сохранять функции при изменении силы его воздействия. Это *пассивный* путь адаптации — *адаптация по принципу толерантности*¹. Такой тип приспособления формируется как характерное видовое свойство и реализуется преимущественно на клеточно-тканевом уровне.

Второй тип приспособления — *активный*. В этом случае организм с помощью специфических адаптивных механизмов компенсирует изменения, вызванные воздействующим фактором, таким образом, что

¹ От лат. *tolerantia* — терпеливость, выносливость.

внутренняя среда остается относительно постоянной. Активные приспособления — *адаптация по резистентному*¹ *типу* — поддерживают гомеостаз внутренней среды организма. Пример толерантного типа приспособления — *пойкилоосмотические* животные, пример резистентного типа — *гомойоосмотические*.

Биотические факторы (пища, хищники, возбудители болезней, конкуренты и др.) оказывают совершенно другой эффект: действуя на организмы других видов, они в то же время являются объектом воздействия с их стороны. Таким образом, правильнее говорить о *биотических взаимодействиях* организмов одного или разных видов. При этом длительные, устойчивые взаимосвязи происходят не между отдельными организмами, а между популяциями определенных видов. Взаимодействия такого рода осуществляются на иной основе и будут рассмотрены в следующих разделах.

При всем разнообразии внешних, в частности абиотических факторов и адаптивных ответов на их влияние со стороны организмов, можно назвать и ряд общих закономерностей, составляющих сущность адаптивных реакций на уровне организма.

8.1. ПРАВИЛО ОПТИМУМА

Помимо качественной специфики фактора (влияние на те или иные процессы в организме), зависящей от его физико-химической природы, характер воздействия и реакция на него со стороны организма во многом определяются *интенсивностью воздействия фактора*, его «дозировкой». Количественное влияние условий среды определяется тем, что естественные факторы (температура, кислород, соленость и др.) в той или иной дозе необходимы для нормального функционирования организма, тогда как недостаток или избыток того же фактора тормозит жизнедеятельность. Количественное выражение (доза) фактора, соответствующее потребностям организма и обеспечивающее наиболее благоприятные условия для его жизни, рассматривают как *оптимальное*. На шкале количественных изменений фактора (рис. 8.1) диапазон колебаний, соответствующий указанным условиям, составляет *зону оптимума*².

Специфические адаптивные механизмы, свойственные виду (часть из них рассмотрена в предыдущих главах), дают организму возможность переносить определенный размах отклонений фактора от оптимальных значений без нарушения нормальных функций организма. Зоны количественного выражения фактора, отклоняющегося от оптимума, но не нарушающего жизнедеятельность организма, определяются как *зоны*

¹ От лат. *resistentia* — сопротивление, противодействие.

² От лат. *optimum* — наилучший, лучший.

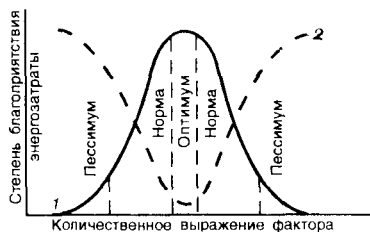


Рис. 8.1. Влияние изменения количественного выражения фактора среды на жизнедеятельность организма (по И.А. Шилову, 1985)

1 — степень благоприятствования данных доз для организма, 2 — величина энергозатрат на адаптацию. Схема условная; предполагается, что все остальные факторы действуют в оптимуме

что полное напряжение всех приспособительных систем оказывается неэффективным; эти крайние значения ограничивают свойственный виду адаптируемый диапазон количественных изменений фактора, за пределами которого жизнь невозможна.

Адаптация к любому фактору связана с затратами энергии. В зоне оптимума адаптивные механизмы отключены, и энергия расходуется только на фундаментальные жизненные процессы (энергозатраты на базальный метаболизм). Характерным примером может служить термонейтральная зона (см. рис. 4.12), где организм находится в тепловом равновесии со средой.

При выходе значений фактора за пределы оптимума включаются адаптивные механизмы, функционирование которых сопряжено с определенными затратами энергии — тем большими, чем дальше значение фактора отклоняется от оптимального (рис. 8.1, кривая 2). При этом усиление энергорасходов на адаптацию ограничивает возможный набор форм жизнедеятельности организма: чем дальше от оптимума находится количественное выражение фактора, тем больше энергии направленно расходуется на адаптацию и тем меньше «степеней свободы» в проявлении иных форм деятельности. В конечном итоге нарушение энергетического баланса организма наряду с повреждающим действием недостатка или избытка фактора ограничивает диапазон переносимых его изменений. Размах адаптируемых изменений количественного выражения фактора определяется как *экологическая валентность* вида по данному фактору. Величина ее различна у разных видов.

¹ От лат. *pessimum* — причинять вред, терпеть ущерб.

нормы. Таких зон две, соответственно отклонению от оптимума в сторону недостаточной выраженности фактора и в сторону его избытка.

Дальнейший сдвиг в сторону недостатка или избытка фактора неизбежно снижает эффективность действия адаптивных механизмов и, как следствие, нарушает жизнедеятельность организма (замедление или приостановка роста, нарушение цикла размножения, неправильное течение линьки и т. п.). На кривой, отражающей влияние данного фактора на организм, этому состоянию соответствуют *зоны пессимума*¹ при крайнем недостатке или избытке фактора. Наконец, за пределами этих зон количественное выражение фактора таково,

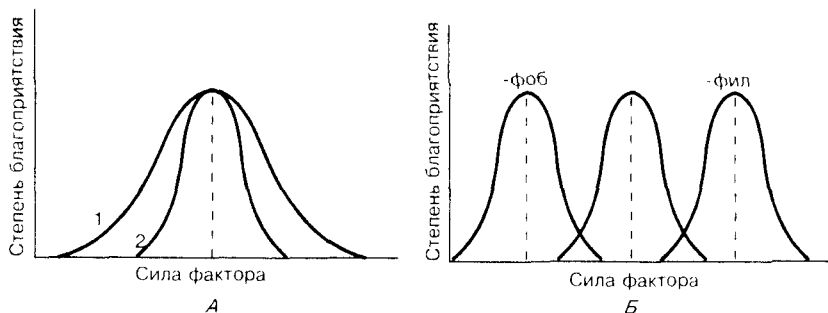


Рис. 8.2. Вариации отношения организма к изменениям силы воздействующего фактора: А — эврибионтные (1) и стенобионтные (2) по данному фактору формы; Б — формы, отличающиеся положением оптимума (по И.А. Шилову, 1985)

Виды, переносящие большие отклонения фактора от оптимальных величин, обозначаются термином, содержащим название фактора с приставкой *эври-* (от греч. *euris* — широкий). Виды, малоустойчивые к изменениям фактора, обозначаются термином с тем же корнем, но с приставкой *стено-* (от греч. *stenos* — узкий). Схематически это изображено на рис. 8.2 А. Так, *эвритермные* и *стенотермные* животные и растения — это виды, соответственно устойчивые и неустойчивые к колебаниям температуры. Примером эвритермности могут служить многие насекомые (муравьи, жуки-ксилофаги и др.), сезонно сталкивающиеся с широкими перепадами температуры. Растения умеренных климатических зон переносят в активном состоянии диапазон изменений температуры порядка 60°C , а в состоянии оцепенения — даже до 90°C . Так, даурская лиственница в Якутии выдерживает морозы до -70°C ; произрастающий в пустынных тугаях и на такырах Средней Азии итсегек *Anabasis aphylla* переносит колебания температуры от -40 до $+40^{\circ}\text{C}$. В отличие от этого растения тропических дождевых лесов *стенотермны*: для них температура порядка $+5...+8^{\circ}\text{C}$ уже может быть губительной.

Веслоногий рачок *Copilla mirabile*, не выдерживающий изменений температуры за пределами $23-29^{\circ}\text{C}$, — пример *стенотермности* в животном мире.

Эври- и *стеногалинные* формы аналогично реагируют на колебания солёности воды. Так, например, *стеногалинные* земноводные и многие пресноводные беспозвоночные, *эвригалинные* рачки *Chydorus sphaericus*, ресничные червь *Macrostoma hystrix*, проходные рыбы и некоторые другие животные, обитающие в пресных, солоноватых и морских водах.

Эври- и *стеноксобионтные* формы таким же образом отличаются реакцией на содержание кислорода в воде. Если имеют в виду устойчивость к изменениям комплекса факторов, говорят об *эврибионтных* и *стенобионтных* формах.

Экологическая валентность как видовое свойство эволюционно формируется в качестве приспособления к той степени колебаний данного фактора, которая свойственна естественным местам обитания вида. Поэтому, как правило, переносимый данным видом диапазон колебаний фактора соответствует его естественной динамике: обитатели континентального климата выдерживают более широкие колебания температуры, чем жители приэкваториальных муссонных регионов; рыбы из «заморных» водоемов переносят существенное снижение растворенного в воде кислорода, а виды из быстрых, порожистых рек к этому не способны и т. д. Сходные отличия обнаруживаются и на уровне различных популяций одного вида, если они занимают отличающиеся по условиям места обитания.

Помимо величины экологической валентности, виды (и популяции одного вида) могут отличаться и местоположением оптимума на шкале количественных изменений фактора (рис. 8.2 Б). Виды, приспособленные к высоким дозам данного фактора, терминологически обозначаются окончанием *-фил* (от греч. *phileo* — люблю): *термофилы* (теплолюбивые виды), *оксифилы* (требовательны к высокому содержанию кислорода), *гигрофилы* (обитатели мест с высокой влажностью) и т. д.¹ Виды, обитающие в противоположных условиях, обозначаются термином с окончанием *-фоб* (от греч. *phobos* — страх): *галофобы* — обитатели пресных водоемов, не переносящие осолонения, *хионофобы* — виды, избегающие глубокоснежья, и т. п. Нередко такие формы характеризуют «от обратного»: например, виды, не переносящие избыточного увлажнения, чаще называют *ксерофильными* (сухотлюбивыми), чем *гигрофобными*; подобным же образом взамен термина *термофоб* чаще употребляют *криофил* (холодотлюбивый).

Информация об оптимальных значениях отдельных факторов и о диапазоне переносимых их колебаний достаточно полно характеризует отношение вида (популяции) к каждому исследованному фактору. Следует, однако, иметь в виду, что рассмотренные категории дают лишь общее представление о реакции вида на воздействие отдельных факторов. Это важно при общей экологической характеристике вида и полезно при решении ряда прикладных задач экологии (например, проблема акклиматизации вида в новых условиях), но не определяет полного объема взаимодействия вида с условиями среды в сложной природной обстановке.

¹ В ботанике в аналогичной ситуации привычно употребляют окончание *-фит*: *гигрофит* — растение, требовательное к влаге, *галофит* — растение засоленных почв и т. д. Разница в терминологии объясняется разными путями развития экологического направления в ботанике и зоологии. По смыслу термина «зоологическая» номенклатура более логична.

8.2. КОМПЛЕКСНОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ ФАКТОРОВ. ПРАВИЛО МИНИМУМА

Рассмотренные выше закономерности имеют чисто физиологическую основу и выявляются лишь в условиях эксперимента, когда влияние всех других факторов, кроме исследуемого, устранено или, по крайней мере, выровнено. В естественных условиях «чистого» влияния отдельных факторов не бывает: организм всегда подвержен воздействию сложного их комплекса, в котором каждый из факторов выражен в разной степени относительно своего оптимального значения. Сочетание всех факторов в их оптимальном выражении — явление, в природе практически невозможное. Это, кстати, означает, что в естественных условиях практически никогда не реализуется базальный уровень метаболизма: организм всегда затрачивает какую-то часть энергии на работу адаптивных механизмов.

В силу изложенных обстоятельств в естественных условиях обитания не реализуется и чисто физиологическое понимание правила оптимума. *Экологический оптимум* (оптимум ареала, оптимальные местообитания) не представляет собой сочетания всех факторов в оптимальном выражении. Это наиболее благоприятное сочетание всех или хотя бы ведущих экологических факторов, каждый из которых чаще всего несколько отклоняется от физиологического оптимума. И наоборот, *пессимум ареала (пессимальные станции)* определяется как территория с наименее «удачным» сочетанием факторов, хотя некоторые из них могут быть выражены во вполне благоприятных дозах.

Представление об оптимуме зависит и от взаимоотношений разных видов в составе биогеоценоза. На этой основе можно говорить о несовпадении понятий оптимума на организменном, популяционном и биогеоценозическом уровнях.

Взаимодействие факторов в комплексах. Совокупное действие на организм нескольких факторов среды обозначают термином «*констелляция*». Экологически важно то обстоятельство, что констелляция не представляет собой простой суммы влияния факторов: при комплексном воздействии между отдельными факторами устанавливаются особые взаимодействия, когда влияние одного фактора в какой-то мере изменяет (усиливает, ослабляет и т. п.) характер воздействия другого. Известно, например, что реакции газообмена у рыб существенно различаются в условиях разной солености воды. В опытах с жуками *Blastophagus piniperda* в фотоградиентной камере выявилось, что реакция на свет зависит от температуры: при 25°C жуки проявляют положительный фототропизм, при отклонениях до 20 и 30 °C — нейтральную реакцию на свет, а при более низких и более высоких температурах — отрицательную.

Широко известно значение *влажности воздуха* в реакциях животных на температуру. В сухом воздухе воздействие высоких температур переносится гомойотермными животными относительно легко, тогда как

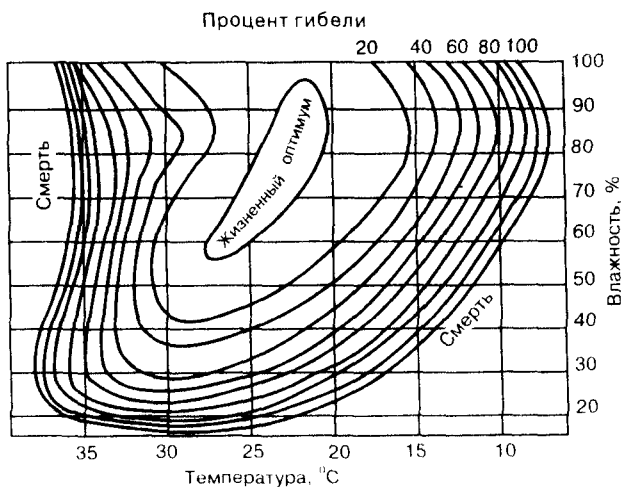


Рис. 8.3. Успешность развития яблоневой плодожорки *Laspeyresia pomonella* при различном сочетании температуры и влажности (из Н.П. Наумова, 1955)

высокая влажность существенно снижает температурные пороги нормального функционирования организма. Причина заключается в том, что повышенная влажность воздуха ограничивает испарение и таким образом как бы выключает наиболее эффективный механизм приспособления к высокой температуре. Низкие температуры также легче переносятся в сухой атмосфере; увеличение влажности

снижает эффективность терморегуляции и увеличивает энергозатраты на ее осуществление. Объясняется это тем, что влажный воздух обладает большей теплопроводностью, что в сочетании с низкой температурой определяет прогрессирующее нарастание теплопотерь.

В итоге изменения влажности вносят коррективы в закономерности влияния температуры на организм. В частности, уже рассмотренная в гл. 4 закономерность термальной константы развития с поправкой на влияние влажности воздуха выражается формулой $(t_s - C_s) D = K$, где t_s — «сенсильная» температура, при которой происходит развитие, C_s — «сенсильный» нуль развития, D — число дней развития. «Сенсильная» температура — это температура с учетом влияния влажности (практически — показание влажного термометра на психрометре). Нуль развития в этом случае выражен не постоянной величиной, а серией значений при меняющейся влажности. Так же выражаются и отдельные параметры сроков развития (рис. 8.3). Пользуясь этой формулой, с учетом метеопрогнозов можно рассчитывать вероятное число поколений того или иного вида (J. Cancela da Fonseca, 1958).

Примеры такого рода можно продолжать, однако практически во всех случаях выявлен характер взаимоотношений лишь двух факторов. Объясняется это тем, что очень трудно установить взаимное влияние большего числа факторов. Эта задача под силу лишь современной компьютерной технике, но для ее решения нужна большая предварительная работа.

Модифицирующие факторы. Некоторые факторы среды, не участвуя прямо в тех или иных физиологических процессах, существенно изменяют воздействие других факторов, имеющих к этим процессам прямое отношение. Так, ветер помимо механического действия существенно изменяет водный и энергетический обмен, способствуя охлаждению и усилению испарения. Для умеренных и холодных ландшафтно-климатических зон ветер представляет собой важный компонент, определяющий суровость погоды, особенно в зимнее время. В этих условиях хорошим комплексным показателем погоды служит *коэффициент суровости*, рассчитываемый по формуле, которая учитывает температуру воздуха и скорость ветра: $S = (1 - 0,004t) (1 + 0,272v)$ где S — суровость погоды в баллах, t — температура воздуха, °С, v — скорость ветра, м/с. Чем ниже температура и выше скорость ветра, тем выше балл коэффициента суровости погоды.

Течение в континентальных водоемах определяет кислородный режим, условия накопления органических осадков, возможность произрастания водных растений и т. д., а соответственно этому — состав и экологический облик водных экосистем, весьма отличающихся в водоемах разного типа. Такой характер воздействия называют *косвенным* или *опосредованным*. Изменяя форму и силу воздействия фундаментальных экологических факторов, модифицирующие факторы влияют на комплекс условий жизни растений и животных и оказываются подчас экологически не менее важными, чем факторы, непосредственно влияющие на метаболизм.

Известно, что осадки влияют на влажность воздуха и почвы, питьевой режим животных, метаболизм растений; в свою очередь условия вегетации растений обеспечивают уровень питания животных и т. д. Сочетание осадков с температурой воздуха настолько экологически важно, что вызвало появление систем обобщенной характери-

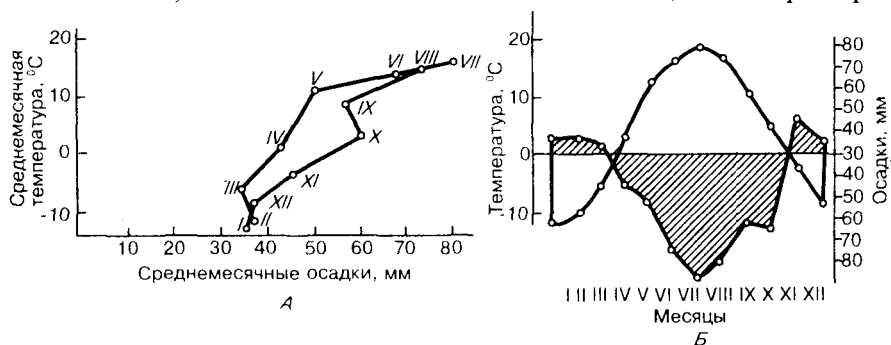


Рис. 8.4. Две формы климаграмм. А — климаграмма Москвы по Боллу и Куку; Б — то же, по Формозову (по Н.П. Наумову, 1955)

На рис. Б — осадки в виде дождя изображены ниже оси абсцисс, в виде снега — выше; те и другие заштрихованы

стики климата через эти два параметра. Обычно такая характеристика выражается в форме графиков-климаграмм (рис. 8.4). Наиболее распространенная форма климаграммы (по Куку) строится так, что точки, соответствующие сочетанию среднемесячных температур и осадков, соединяются прямыми линиями, образуя определенную фигуру. В приведенном примере (рис. 8.4, А) летние месяцы отличаются максимальными в году температурой и осадками, а зимние — минимальными значениями этих показателей. При этом среднемесячные температуры июня — августа не превышают 20°C , что характеризует климат приведенного района как умеренный.

Менее распространенная форма климаграммы, предложенная А.Н. Формозовым (1934), имеет определенные преимущества, поскольку в ней дифференцируются осадки в виде дождя и снега, экологическая роль которых неодинакова. На рис. 8.4, Б приведена климаграмма Формозова для того же района; осадки в виде дождя отложены ниже оси абсцисс, соответствующей температуре 0°C , а осадки в виде снега — выше ее. В дополнение к тому, что видно и на климаграмме по Куку, показано, что большая часть осадков выпадает летом в виде дождя, а зима относительно малоснежна.

На большей части земного шара важным сезонным модифицирующим фактором оказывается снежный покров. В Восточной Европе и северной Азии климатические зоны, характеризующиеся выраженной зимой, распространены до 35° с. ш. и занимают на территории бывшего СССР 21 млн. км² (А.Н. Формозов, 1946). Снежный покров непосредственно не влияет на метаболические процессы, но создает специфические сезонные условия жизни растений и животных по нескольким направлениям. В частности, механические свойства снега служат препятствием для передвижения многих наземных животных. Условия передвижения зависят как от высоты снежного покрова, так и от его плотности (масса 1 см³ снега), которая в среднем колеблется в лесной зоне от 0,14 до 0,32 г/см². В тундре и на открытых пространствах умеренной зоны плотность снега повышается из-за уплотнения его ветром. Свободное передвижение по снегу свойственно лишь относительно небольшому числу видов, эволюционно приспособившихся к обитанию в зоне глубокого снега. Так, лось легко бежит по рыхлому снегу глубиной до 40—50 см, что возможно благодаря его «длинноногости», поскольку весовая нагрузка на снег у этого вида составляет 440—570 г/см².¹ Меньшие весовые нагрузки характерны для лисицы (40—42,5 г/см²); волк при опорной нагрузке 90—100 г/см² по рыхлому снегу ходит хуже и избегает глубокого снега массивов.

¹ Заметим, что это меньше, чем у копытных, не приспособленных к жизни в рыхлоснежных районах. Так, у сайги этот показатель составляет 747—860 г/см², у пятнистого оленя — 830—1140, у кабана — около 900 г/см².

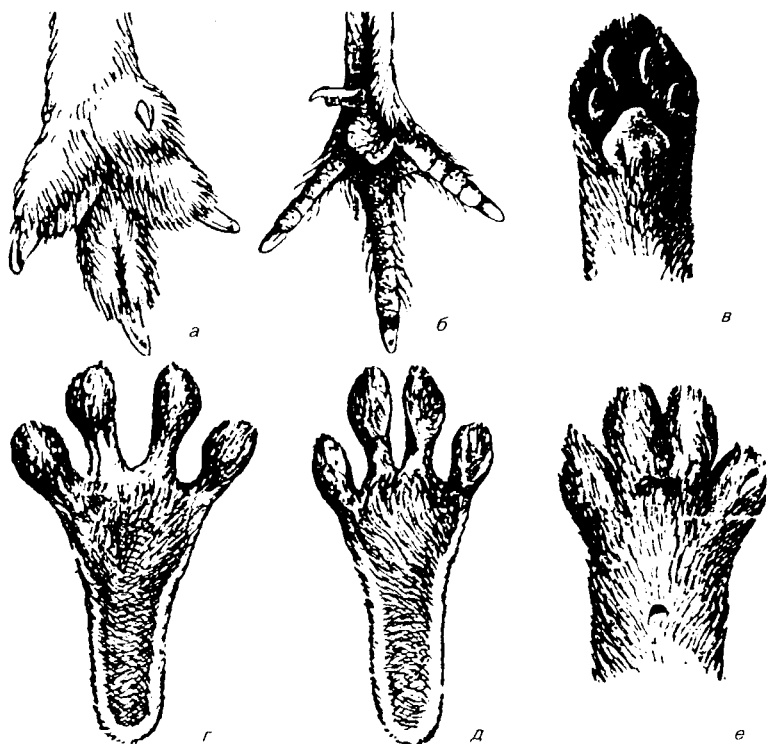


Рис. 8.5. Строение конечностей животных, облегчающее передвижение по снегу (по А.Н. Формозову, 1946):

а — белая куропатка зимой, *б* — она же летом, *в* — кавказская лесная кошка, *г* — заяц-беляк, *д* — заяц-русак, *е* — рысь

Наиболее эффективным приспособлением к передвижению по снегу служат «снежные лыжи» — отрастающие на подошвах волосы (перья), увеличивающие площадь опоры и тем снижающие удельную весовую нагрузку на снег (рис. 8.5). Так, у рыси в зимнем меху эта величина составляет 34—60 г/см², у зайца-беляка — 8—12 г/см².

Трудность передвижения по рыхлому снегу для многих видов оказалась фактором, ограничивающим ареал. Так, граница распространения кабана довольно хорошо совпадает с изолинией высоты снежного покрова 30—50 см; для фазана — менее 40 см, косули — 50—60 см и т. д. В наше время для ряда видов эта граница отодвигается на север. Это характерно, в частности, для кабана и в первую очередь связано с деятельностью человека, облегчающей животным добывание корма (остатки сельхозкультур на полях, в буртах и т. п.); то же отмечается для некоторых других копытных (Е.В. Фадеев, 1960, 1971, 1981). Многие виды копытных совершают сезонные миграции, связан-

ные с выходом в менее снежные районы (А.Н. Формозов, 1946; А.А. Насимович, 1955; Г.А. Новиков, 1981).

Помимо затруднений с передвижением, снежный покров ухудшает условия добывания корма на земле. Лишь очень хорошо приспособленные виды (например, мелкие куны) способны «прошивать» толщу снега в поисках корма. Копытные вынуждены раскапывать, «копытить», снег, что требует больших затрат энергии. Возможность такого типа кормления ограничивается высотой снежного покрова. Так, северные олени в зависимости от плотности снега могут добывать корм на глубине 70—80 см, сибирские горные козлы — на глубине 30—40 см, косуля — до 15 см. Многим видам в связи с этим свойственна сезонная смена кормов — переход на питание ветками и корой (копытные, зайцы) или создание зимних запасов корма (многие птицы, некоторые грызуны).

Снежный покров создает и некоторые благоприятные условия, в частности микроклиматические. Снег, особенно рыхлый, пушистый, обладает хорошими теплоизолирующими свойствами. Теплопроводность снега, в среднем, в зависимости от его структуры, колеблется в пределах $0,0001—0,0021 \text{ Дж/см}^3 \cdot \text{с на } 1^\circ\text{C}$, что близко к теплопроводности воздуха ($0,0002$) и существенно ниже, чем у воды ($0,0059 \text{ Дж/см}^3 \cdot \text{с на } 1^\circ\text{C}$). Благодаря этому на определенной глубине в толще снега и на поверхности земли температурный режим существенно более благоприятный, чем на поверхности снега (рис. 8.6). При достаточно высоком снежном покрове в середине зимы в условиях сильных морозов температура на почве может быть на $15—30^\circ\text{C}$ выше, чем на поверхности. Это позволяет мелким млекопитающим (мыши, полевки, землеройки, кроты) вести активный образ жизни в течение всей зимы. Ряд видов травянистых растений, зимующих под глубоким снежным покровом, вегетируют в течение круглого года.

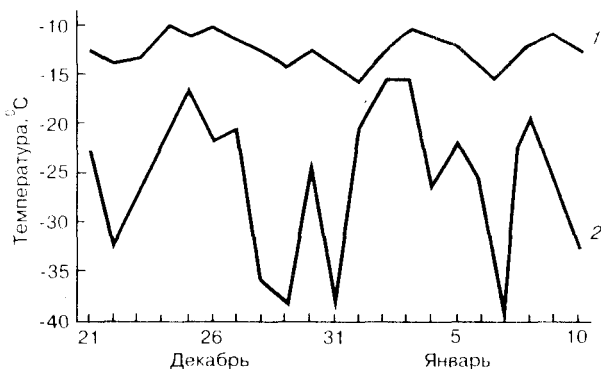


Рис. 8.6. Температура под снегом на глубине 20 см (1) и над снегом (2) в Печоро-Ыльчском заповеднике зимой 1938—1939 гг. (из Г.А. Новикова, 1981)

Благоприятный подснежный микроклимат обеспечивает эффективное переживание зимы впадающими в оцепенение насекомыми и другими животными. Это же свойство снега активно используется некоторыми видами позвоночных: медведи в занесенных снегом берлогах проводят зиму в заметно менее жес-

токих условиях, чем на поверхности; зайцы, лисы, волки, ночуя в снежных логовах, также облегчают этим условия терморегуляции. Многие птицы в морозные периоды ночуют под снегом. Наиболее известно такое поведение для тетеревиных. Отмечено, например, что в северо-восточной Сибири при температуре воздуха -48°C и высоте снежного покрова всего 20 см температура в лунке рябчика поддерживалась на уровне $-10\dots-11^{\circ}\text{C}$ — и это при толщине «потолка» лунки всего 4 см. На следующий год там же при толщине снега 50—55 см и наружной температуре $-40\dots-45^{\circ}\text{C}$ температура в лунке колебалась от -15 до $-0,3^{\circ}\text{C}$ (А.В. Андреев, 1977). Показано, что частота подснежных ночевок тетеревиных коррелирует с температурой воздуха (рис. 8.7).

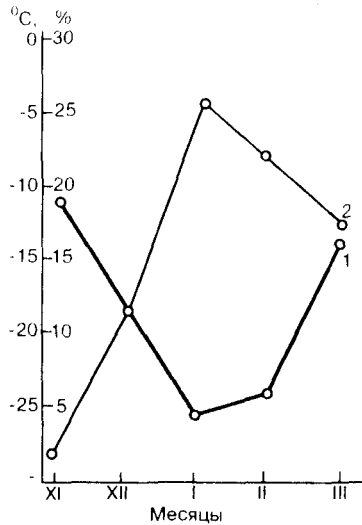


Рис. 8.7. Зависимость частоты ночевок куринных птиц в снегу от температуры воздуха (по Е.Н. Тепловой, В.П. Теплову, 1947):

1 — наименьшая месячная температура, 2 — процент птиц, ночующих в снегу

Менее известны, но не менее характерны подснежные ночевки для многих мелких птиц. Ночуют, зарываясь в снег, большие синицы, буроголовые гаички, пухляки, длиннохвостые синицы, чечетки и др. В Сибири отмечены подснежные ночевки желны и трехпалых дятлов. Видимо, возможность использования благоприятного микроклимата — причина того, что среди массовых видов наземных лесных грызунов практически нет впадающих в спячку, тогда как в степи и полупустыне с характерным для них небольшим, неравномерным и плотным снежным покровом наиболее массовые виды (суслики, сурки) — зимоспящие.

Таким образом, модифицирующее влияние снежного покрова на комплекс экологических факторов обусловило эволюционное формирование видового состава фауны «зоны рыхлого многоснежья» и выработку ряда специфических адаптаций (морфологических, физиологических и поведенческих) у представителей этой фауны (А.Н. Формозов, 1946).

Лимитирующие факторы. Правило минимума. Если совместное воздействие на организм двух факторов расшифровывается относительно легко, то влияние сложного многочленного и динамичного комплекса факторов среды на уровне современных знаний пока не поддается объективной оценке с прогностической точностью. Однако для практического представления об условиях существования данного вида важно, что составляющие естественный комплекс факторы имеют

неодинаковую значимость. Еще в середине XIX в. известный немецкий химик Ю. Либих (J. Liebig), разрабатывая систему применения минеральных удобрений, сформулировал *правило минимума*, в соответствии с которым возможность существования данного вида в определенном районе и степень его «процветания» зависят от факторов, представленных в наименьшем количестве. Столь общая формулировка, естественно, вызвала критику. Уже тогда было известно, в частности, что лимитирующим фактором может быть и избыточная доза воздействия и что разные возрастные (иногда и половые) группы неодинаково реагируют на одни и те же условия.

Однако в целом принцип Либиха оказался верным. С учетом ряда поправок правило минимума чаще всего приводится в формулировке известного немецкого эколога А. Тинеманна: «Тот из необходимых факторов среды определяет плотность популяции данного вида живых существ... который действует на стадию развития, имеющую наименьшую экологическую валентность, притом действует в количестве или интенсивности, наиболее далеких от оптимума» (А. Thiemeann, 1939).

В природе закономерности, лежащие в основе правила минимума, определяют многие важные моменты географического распространения, морфологии, экологии и физиологии животных и растений. Именно лимитирующие экологические факторы в ряде случаев ограничивают проникновение вида в те или иные типы местообитаний. Во многих случаях «экологические барьеры» формировали в истории видов их современные ареалы. Выше уже упоминалось лимитирование распространения ряда видов на север глубиной снежного покрова. Недостаток источников влаги жестко ограничивает возможность заселения аридных зон малоподвижными животными. Не менее эффективно минеральный состав почвы (например, засоление) может лимитировать набор видов, формирующих растительные сообщества. Специфику их, связанную с определенным составом почвы, широко используют в геологии для поисков ряда видов полезных ископаемых и запасов воды.

Как приспособление к лимитирующим факторам в эволюции животных сформировались некоторые специфические формы поведения — такие, как солонцевание, водопойные миграции, перемещения, связанные с избеганием неблагоприятного воздействия многоснежья, и др. Да и общий характер активности нередко «программируется» действием лимитирующих факторов: зимняя и летняя спячка (оцепенение), перерыв суточной активности в жаркие часы суток и т. п.

На базе приспособления к наиболее постоянно действующим лимитирующим факторам в эволюции ряда таксонов возникли экологические конвергенции и параллелизмы, когда в разных, в том числе и неродственных группах возникают однотипные морфологические или физиологические особенности. Так, приспособление к регулярному дефициту влаги в почве создало в эволюции группу растений-сук-

кулентов, включающую представителей разных таксонов; все они обладают сходной морфологией и физиологией. Физиологические адаптации к дефициту кислорода вызвали к жизни сходные адаптации в разных, далеко не родственных группах животных — например, одинаправленные изменения свойств гемоглобина в виде повышения его сродства к кислороду у ряда видов рыб, с одной стороны, и у высокогорных млекопитающих — с другой. Перестройка типов азотистого метаболизма при смене водной среды на воздушную (в том числе переход к урикотелии) характеризует многие таксоны как беспозвоночных, так и позвоночных животных.

Подобного рода параллелизмы легко объяснимы задачей приспособления к одним и тем же лимитирующим факторам среды, определяющим саму возможность существования в данных условиях. Кажущееся многообразие типов приспособлений относится лишь к их внешней, конкретной форме. Принципиальных путей адаптации к определенному фактору немного; адаптивные механизмы полностью запрограммированы физико-химической природой данного фактора.

В эволюции крупных таксонов адаптация к лимитирующим факторам нередко определяла наиболее фундаментальные перестройки морфологии и физиологии. Так, выход позвоночных животных на сушу был невозможен без преодоления двух принципиальных лимитирующих факторов: малой плотности среды и низкой ее влажности. В водной среде, плотность которой сопоставима с плотностью тела животных, организмы оказывались «парящими» в воде, и локомоторная система функционировала лишь для придания телу поступательного движения. В воздушной среде такой принцип локомоции оказался непригодным: благодаря малой плотности воздуха наземные животные прижаты к субстрату весом собственного тела. Эволюционно эта задача решалась путем формирования конечностей рычажного типа, способных одновременно обеспечить функцию опоры на субстрат и функцию поступательного движения. «Четвероногие», т. е. наземные позвоночные, таким образом, возникли как результат приспособления к малой плотности среды.

Низкая влажность воздушной среды лимитировала функционирование водного типа дыхательной системы, поскольку создавала постоянную угрозу высыхания поверхности дыхательного эпителия. Приспособление к дыханию в новой среде — появление легких; у легочно-дышащих животных дыхательная поверхность не соприкасается с воздушной средой, связана с ней узкими воздухоносными путями и снабжена системой желез, увлажняющих как поверхность дыхательного эпителия, так и подводимый к нему воздух. Одновременно шли эволюционные перестройки строения покровов, направленные на снижение потерь влаги через поверхность тела.

Характерно, что аналогичные по принципу, хотя и основанные на иных морфологических особенностях, приспособления формировались и у ряда таксонов беспозвоночных животных при освоении воздушной среды обитания. Особенно это выражено у членистоногих (М.С. Гиляров, 1970).

8.3. ПРАВИЛО ДВУХ УРОВНЕЙ АДАПТАЦИИ

Как и любая биологическая система, организм обитает в сложных и изменчивых условиях среды, с которой поддерживает непрерывные и жизненно важные взаимосвязи, основанные на обменных процессах. Устойчивость организменной системы, ее относительная самостоятельность («индивидуальность»), так же как и осуществление повседневных функций, зависят от того, насколько структура и физиологические свойства организма сохраняют свои главные особенности на фоне меняющихся внешних условий. Именно в этом заключается *принцип гомеостаза* на уровне организма.

Понятие гомеостаза давно используется в физиологии. Вначале предполагалось, что комплекс адаптивных реакций обеспечивает строгое постоянство внутренней среды организма; отсюда возник и сам термин, который переводится как «одинаковое состояние». Позднее выяснилось, что постоянство внутренних параметров организма относительно, динамично. Функционирование многочисленных механизмов адаптации уже само по себе вызывает определенные изменения внутренней среды организма. Поэтому правильнее считать, что *гомеостаз* — это состояние динамического равновесия организма со средой, при котором организм сохраняет свои свойства и способность к осуществлению жизненных функций на фоне меняющихся внешних условий. Это состояние достигается в результате функционирования двух генеральных адаптивных систем, действующих на основе различных принципов (И.А. Корниенко и др., 1965; И.А. Шилов, 1974).

Очевидно, что если внешние условия в течение достаточно длительного времени сохраняются более или менее постоянными (сохраняют постоянный режим колебаний вокруг какого-то среднего уровня), то в организме функции (жизнедеятельность) стабилизируются на уровне, адаптивном по отношению к этому среднему (типичному) состоянию среды. Именно такая стабилизация или «настройка» организма отражается в положении зоны оптимума на шкале количественных изменений факторов (см. рис. 8.2, *Б*). Так, различия в климате определяют географические отличия в «настройке» функциональных систем организмов, т. е. разный уровень стабилизации адаптивных систем. Закономерная смена средних условий во времени или в пространстве влечет за собой переход на другой уровень стабилизации (сезонные температурные адаптации, смена типов осморегуляции при анадромных и катадромных миграциях рыб и т. п.).

Но полной идентичности условий, их абсолютной повторяемости в природе не бывает. В этом случае отклонениям конкретных условий от среднего статистического уровня будут соответствовать функциональные адаптации, лабильно отвечающие на эти отклонения и направленные на обеспечение максимальной эффективности функционирования организма в пределах данного стабилизированного состояния. Способность к функциональным адаптациям тем выше, чем более лабилен данный фактор в естественных условиях обитания вида. Это обстоятельство отражается на величине свойственного виду диапазона переносимых изменений фактора, т. е. на его экологической валентности.

Таким образом, если отвлечься от бесконечного разнообразия конкретных форм адаптации у разных видов, то по принципиальному экологическому значению адаптивные механизмы можно разделить на две группы:

1. Механизмы, обеспечивающие адаптивный характер общего уровня стабилизации отдельных функциональных систем и организма в целом по отношению к наиболее генерализованным и устойчивым параметрам среды обитания.

2. Лабильные реакции, поддерживающие относительное постоянство общего уровня стабилизации путем включения адаптивных функциональных реакций при отклонении конкретных условий среды от средних характеристик.

Эти две системы, *два уровня адаптации* действуют совместно, и их взаимодействие обеспечивает точную «подгонку» функций организма к конкретному состоянию средовых факторов, а в конечном итоге — устойчивое его существование в условиях сложной и динамичной среды.

Поясним эту закономерность несколькими примерами на материале, подробно изложенном в предыдущих главах. В системе теплообмена гомойотермных животных определенная группа приспособительных механизмов обеспечивает общий уровень адаптированности организма к средним температурным условиям данного географического района и (или) сезона года. Это — густота, толщина и структура теплоизолирующих покровов, толщина подкожной жировой прослойки, ряд биохимических особенностей, определяющих общий уровень теплопродукции и возможность ее форсирования. Иногда эти приспособления объединяют термином «температурные адаптации» (И.А. Шилов, 1968) в противоположность реакциям терморегуляции (химической и физической), обеспечивающим ответ организма на быстрые, кратковременные, часто незакономерные отклонения температуры среды от ее среднего значения, свойственного данному сезону, географическому району и т. п. Действуя совместно с реакциями стабильного типа, эти лабильные функциональные адаптации поддер-

живают соответствие жизнедеятельности организма конкретному состоянию среды, не нарушая постоянства общего уровня системы теплообмена. Этот уровень изменяется лишь при устойчивой (например, сезонной) перестройке температурного режима среды.

У пойкилотермных животных стабильный тип температурной адаптации представлен в виде «настройки» температурного оптимума деятельности ферментов и уровня теплоустойчивости тканей. Это выражено, в частности, в виде температурной компенсации, при которой общий уровень обмена у особей, адаптированных к более низким температурам, оказывается выше, чем у адаптированных к более высоким (см. рис. 4.9). На этом фоне сохраняется эффективность функциональной реакции на действие конкретных температур.

В системе приспособления газообменной функции к гипоксии такие реакции, как учащенное дыхание и сердцебиение, выброс в кровь депонированных эритроцитов и т. п., представляют собой лабильный функциональный ответ на возрастание кислородного дефицита. Для видов, длительно (эволюционно) приспособленных к обитанию в условиях дефицита кислорода, характерна перестройка фундаментальных свойств газообменной функциональной системы в виде стойкого повышения уровня эритропоэза, возрастания средства гемоглобина к кислороду, перестройки функции тканевых дыхательных ферментов и т. п. Это соответствует смене уровня стабилизации системы газообмена адекватно устойчивым экологическим условиям «заморных» водоемов, высокогорья и т. п.

Строение почек пустынных млекопитающих по сравнению с обитателями более влажных мест отличается большей толщиной мозгового слоя. Это связано со значительной длиной петель Генле у пустынных животных и отражает устойчивое приспособление к интенсивной реабсорбции воды, т. е. уровень стабилизации водообменной функции, соответствующий задаче экономного расходования влаги. Однако у любого вида и даже у любой особи поступление воды в организм непостоянно; регуляция функции почек действием АДГ представляет собой лабильную функциональную адаптацию, действующую на фоне стабильных морфофункциональных приспособлений и вместе с ними обеспечивающую поддержание нормального водно-солевого обмена в изменчивых условиях среды.

Рассматривая адаптивное поведение высших животных (особенно позвоночных), видно, что оно складывается из видового стереотипа поведения и дополняющих его, действующих на его фоне лабильных поведенческих реакций. Стереотипность комплексов поведения, сходно проявляющихся у разных особей одного вида в сходной ситуации, широко известна и представляет собой главный предмет исследования в классической этологии. Генетически запрограммированные стереотипы поведения позволяют осуществлять адаптацию быстро и с мини-

мальными затратами энергии. Но такого рода адаптация возможна лишь по отношению к условиям, стойко повторяющимся на протяжении истории вида. Таким образом, наследственный видовой стереотип поведения есть приспособление к «средним», наиболее общим и постоянным особенностям среды. Поскольку же в природе абсолютной повторяемости условий нет, видовые стереотипы не обеспечивают полной адаптации к изменчивым конкретным ситуациям. Видимо поэтому врожденные реакции составляют лишь основу сложных форм поведения, на которую накладываются иные, более лабильные его элементы (условные и экстраполяционные рефлексы, имитационное поведение и др.). Можно полагать, что и наследственно обусловленный «скелет» видового стереотипа поведения представляет собой лишь общую программу, которая в определенный момент может быть «подстроена» к реальной ситуации. Не исключено, что импринтинг (запечатление) в своей экологической основе представляет собой именно такой процесс «подстройки» программы поведения под воздействием первых стимулов реальной экологической обстановки.

Поведенческие реакции лабильного типа в основном вырабатываются в процессе индивидуального опыта или же (в простейшем варианте) реализуются как непосредственный ответ на ту или иную стимуляцию. Экологическое значение этих реакций заключается в том, что они, возникая в ответ на нерегулярные, относительно кратковременные изменения условий, обеспечивают в конечном итоге максимально приспособительный характер поведения в целом.

Все эти примеры показывают, что две рассматриваемые принципиальные категории адаптивных механизмов имеют разное биологическое значение. Они действуют одновременно, не переходя друг в друга и не исключая друг друга. Именно совместная функция разных по уровню адаптивных систем обеспечивает максимальную эффективность приспособления организма к конкретным условиям при минимальных расходах энергии на адаптацию, что представляет собой основную биологическую задачу адаптации вообще (Н.И. Калабухов, 1946). При этом в зависимости от среднего уровня воздействующих факторов отчетливо различаются лишь средние уровни стабилизации адаптивных систем; диапазон колебаний частных функциональных адаптаций может перекрываться. Иными словами, спектр уровней стабилизированного состояния систем дискретен, тогда как диапазон лабильных функциональных адаптаций непрерывен, что связано с непрерывностью изменения частных значений отдельных действующих факторов. Так, если зависимость газообмена животных от температуры среды выражается непрерывной кривой, то сам характер этой кривой (расположение в системе координат, места точек перегиба, крутизна ветвей и др.), отражающий уровень стабилизации системы регуляции теплообмена, отчетливо различается у разных видов, гео-

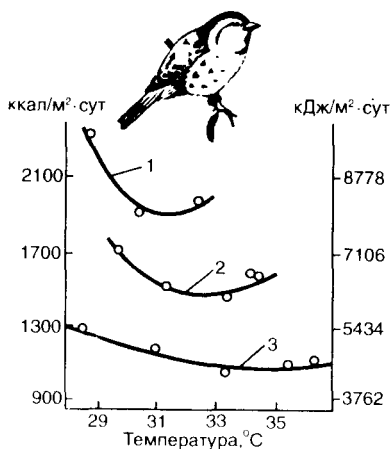


Рис. 8.8. Терморегуляционные кривые для чижей *Carduelis spinus*, акклиматизированных к различным температурам (по S. Gelincó, 1949):

1 — температура адаптации от -2 до $+8^{\circ}\text{C}$, 2 — то же, от 15 до 20°C , 3 — то же, от 29 до 30°C

(рис. 8.9). Такая перестройка «точки отсчета» расширяла диапазон теплоустойчивости препарата.

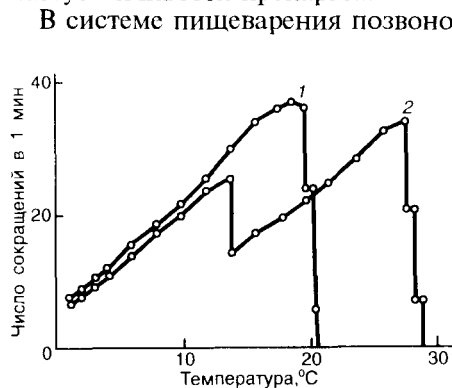


Рис. 8.9. Зависимость частоты сокращений изолированного сердца лягушки от температуры (по И.А. Корниенко и др, 1965):

1 — зависимость, типичная для «зимних» лягушек, 2 — возрастание теплоустойчивости в результате перестройки уровня ритмической активности

графических популяций одного вида, а также в разные сезоны и при неодинаковом физиологическом состоянии организма (рис. 8.8).

Рассмотренные закономерности адаптивного процесса прослеживаются не только на уровне организма; они характерны и для функционирования суборганизменных систем. Так, в эксперименте с препаратом изолированного сердца лягушки автоматические сокращения сердечной мышцы демонстрируют прямую зависимость от температуры, как это свойственно пойкилотермным животным. Но в ряде случаев в ходе эксперимента обнаруживалась способность к «перенастройке» системы: при определенной степени повышения температуры частота сокращений скачкообразно снижалась, после чего вновь начинала следовать изменениям температуры

желудочно-кишечного тракта и принципиальный набор пищеварительных ферментов соответствуют механическим и химическим свойствам основного рода пищи, тогда как количество активируемых ферментов, их соотношение, рН пищеварительных соков и ряд других параметров лабильно меняются в зависимости от качественного состава пищи в каждый данный момент. В опытах с собаками показано, например, что активность пепсина зависит от характера белков пищи: если собаку накануне опыта накормить хлебом, то переваривание растительных бел-

ков усиливается, а животных (мясо) ослабевает. В зависимости от состава пищи у млекопитающих меняется и оптимум активности пепсина: для яичного белка оптимум рН составляет 1,5, для казеина — 1,8, гемоглобина — 2,2.

Напомним, наконец, что в системе регуляции сезонных циклов на уровне гипоталамуса реакции стабильного типа, связанные с осуществлением свободно текущих эндогенных программ, и лабильный корректирующий ответ на конкретные изменения фотопериода регулируются разными структурами. Паравентрикулярное ядро наиболее активно во второй половине лета и осенью, когда сезонные процессы идут преимущественно на базе эндогенного отсчета времени; это ядро слабо реагирует на экспериментальную фотостимуляцию. В противоположность этому супраоптическое ядро четко реагирует на искусственные изменения фотопериода и наиболее активно весной, когда в развитии сезонной циклики доминирует прямая фотопериодическая стимуляция.

Те же принципиальные механизмы проявляются и на надорганизменных уровнях. Наиболее общей формой приложения рассмотренной схемы путей адаптации к процессам эволюционного преобразования крупных таксонов является разработанная акад. А.Н. Северцовым (1939) концепция ароморфозов и идиоадаптаций, применимость которой гораздо шире, чем это обычно принимается. В последующих главах будет показана приложимость правила двух уровней адаптации к популяционным и биоценотическим системам. Можно утверждать, что биологические системы любой сложности адаптируются к условиям функционирования двумя способами: путем лабильных функциональных адаптаций в пределах установившегося уровня стабилизации системы и путем смены этого общего уровня стабилизации.

Эти два пути отражают «стратегию» и «тактику» адаптивного процесса и соответствуют масштабам колебаний внешних условий. В принципе условия среды, вызывающие необходимость адаптивного ответа, могут быть выражены либо относительно непродолжительными (иногда незакономерными) отклонениями различных параметров от их средних значений, либо устойчивыми изменениями среднего уровня (режима) воздействующих условий.

Часть III

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ

Популяционная экология — молодая ветвь экологической науки. Хотя фактические данные о составе, структуре и динамике популяций животных и растений можно найти, по существу, в любой аутоэкологической работе, направленное развитие популяционных исследований началось лишь в первой четверти текущего столетия (Ch. Elton, 1927); фундаментальные обобщения появились в печати лишь во второй половине XX в. (Н.П. Наумов, 1955; V. Wynne-Edwards, 1962; D. Chitty, 1964; С.С. Шварц, 1967; И.А. Шилов, 1967, 1977; A. Jablokov, 1986). Впервые специальная глава о популяциях помещена в фундаментальной сводке У. Олли и др. в 1949 г. (W. Allee et al., 1949).

Сказанное относится к экологии животных. В ботанике направленное экологическое изучение популяций (ценопопуляций) началось позднее — в середине XX в. — и связано в первую очередь с исследованиями Т.А. Работнова (1945, 1949, 1959); лишь в конце 70-х годов опубликованы, по сути, первые сводки, специально посвященные ценопопуляциям растений (J. Harper, 1977; Т.А. Работнов, 1978).

Развитие популяционного направления характеризовалось не столько накоплением полевого и экспериментального материала, сколько формированием нового подхода при его анализе: популяция как биологическая система характеризуется появлением специфических свойств, которыми не обладают отдельные организмы данного вида. Так, только на популяционном уровне выявляются такие свойства, как численность и плотность населения, половой и возрастной состав, уровень размножения и смертности и др. По этим и другим признакам популяция качественно отличается от организменного уровня организации биологических систем. Так, популяция не имеет свойственной организмам морфологической отграниченности от среды и от других популяций; в ее строении не вычленяются морфологически отличающиеся части, аналогичные физиологическим функциональным системам организма; интеграция функций отдельных особей, составляющих популяцию, осуществляется качественно иным путем, нежели интеграция функций органов в организме. Сами особи, будучи, с одной стороны, частями системы более высокого порядка, сохраняют

в то же время ярко выраженную самостоятельность — в частности и в том случае, если они искусственно выделены из состава популяции. Организм, как биологическая система, относительно недолговечен, популяция же при сохранении необходимых условий практически бессмертна.

В то же время популяция обладает и определенными чертами сходства с организмом как системой, что позволяет и саму популяцию квалифицировать как биологическую систему надорганизменного уровня. В частности, такие принципиальные свойства, как структурированность, интегрированность составных частей (целостность), авторегуляция и способность к адаптивным реакциям, — основные черты, свойственные всем популяциям, характерны и для биологических систем иного уровня — от организма до биосферы в целом.

Глава 9

ПОПУЛЯЦИЯ КАК БИОЛОГИЧЕСКАЯ СИСТЕМА

Любая популяция занимает определенное положение в пространстве и пространственно структурирована. При этом характер пространственной структуры видоспецифичен и определяет возможность наиболее эффективного использования ресурсов среды и устойчивого осуществления внутрипопуляционных взаимоотношений особей и их групп. Эти взаимоотношения составляют сущность функционирования популяции как целого.

Особи, входящие в состав популяции¹, при всем своем сходстве (видовые морфологические свойства) неравноценны по их функции в составе популяции, генетическому вкладу в нее, а соответственно и по своим индивидуальным свойствам. Иными словами, популяция структурирована не только пространственно, но и функционально.

Особи, составляющие популяцию, непрерывно обмениваются информацией. Информационные процессы представляют собой специфический механизм формирования и поддержания целостности популяции, как системы, во времени и в пространстве.

На основе пространственной и функциональной структурированности в популяциях развиваются такие формы индивидуальных и групповых отношений, которые образуют систему авторегуляции на популяционном уровне, определяющую устойчивость популяции как системы на фоне колеблющихся условий среды.

¹ В популяциях растений и некоторых низших животных единицей структуры популяции могут быть не только особи (полового или вегетативного происхождения), но и клоны (совокупность особей вегетативного происхождения) и даже части особей (побеги и т. п.).

9.1. ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА ВИДА

Структурированность свойственна не только отдельным популяциям, но и виду в целом. Занимая достаточно широкий ареал, вид естественным образом распадается на ряд территориальных группировок различного масштаба. Эти группировки по многим признакам неравноценны по сравнению друг с другом, на базе чего формируется первичная разнокачественность видового населения.

Проблема популяционной структуры вида изучена практически только на примере животных (Н.П. Наумов, 1955, 1967; С.С. Шварц, 1967), но в принципе такая структура свойственна и другим царствам органического мира. В основе ее лежит способность организмов адаптироваться к отдельным средовым факторам и их комплексам, подробно рассмотренная в предыдущем разделе. Естественно, что особи, обитающие на общей территории, проявляют однонаправленные приспособительные реакции, что в конечном итоге формирует одно из фундаментальных свойств популяции — единство морфобиологического типа составляющих ее особей (С.С. Шварц, 1969, 1980). Степень этого единства определяется масштабами территориальной группировки вида и степенью ее репродуктивной изоляции от других аналогичных группировок. Проблема территориальной структурированности видового населения животных подробно разработана проф. Московского университета Н.П. Наумовым (1955, 1963, 1967).

Подвиды. Подвид — категория таксономическая, но одновременно это крупная территориальная группировка общего видового населения, освоившая географическое пространство ареала и адаптированная к фундаментальным свойствам климата, рельефа, типа ландшафта и биотического состава экосистем. С экологических позиций *подвид* можно определить как *совокупность особей, населяющих географически однородную часть видового ареала и отличающихся устойчивыми морфологическими признаками от особей других подвидов*. Наличие морфологической специфики, которой в основном оперируют систематики, отражает достаточно давнюю и совершенную репродуктивную изоляцию, на базе которой оказался возможным эволюционный процесс, включающий не только генетическое закрепление признаков исходных поколений (принцип основателя), но и формирование морфологических адаптаций к климатическим и другим особенностям территории подвидового ареала. Морфологическое сходство объединяет всех представителей подвида и отличает их от остальной части видового населения. На уровне подвида имеет место и физиологическое сходство особей, основывающееся на приспособлении к единому комплексу факторов среды. Речь идет в первую очередь об устойчивых приспособлениях типа единого уровня стабилизации функций у всех особей данного подвида к наиболее фундаментальным свойствам среды.

Географические популяции. Географическая популяция по Н.П. Наумову (1963) — совокупность особей одного вида (или подвида), населяющих территорию с однородными условиями существования и обладающих общим морфологическим типом и единым ритмом жизненных явлений и динамики населения. Такие группировки географического масштаба возникают в процессе однонаправленного приспособления особей к конкретным условиям того или иного района в пределах ареала подвида, однородного по своим условиям и отличающегося от соседних аналогичных по масштабам районов. Для обозначения таких районов А.Н. Формозов употреблял удачный термин «зона сходного благоприятствования».

Четких морфологических отличий между географическими популяциями, как правило, нет. Это отражает более низкий уровень их репродуктивной изоляции по сравнению с подвидами, а также относительно меньший возраст их самостоятельного существования. Эколого-физиологическая специфика на этом уровне может быть выражена достаточно четко, в том числе и на устойчивом уровне стабилизации адаптивных физиологических систем. Так, сравнение метаболического ответа на изменения температуры среды у рыжих полевок *Clethrionomys glareolus* из двух популяций Московской области показало, что более северная из них (Подмосковная) отличается от популяции окрестностей г. Серпухова более высокими энергозатратами на терморегуляцию (табл. 9.1) при сохранении сходного характера терморегуляционных кривых. В предыдущем разделе приведено много примеров популяционных отличий подобного рода по различным физиологическим параметрам.

Т а б л и ц а 9.1. Потребление кислорода при различной температуре рыжими полевыми из двух географических популяций Московской области (см³/кг · ч) (по Сунь-Жуон, 1957)

Популяция	10°	15°	20°	25°	30°
Северная (Подмосковье)	7220	6443	5391	4617	3603
Южная (окрестности г. Серпухова)	6917	5744	4746	4180	3580

Биологически географические популяции могут отличаться уровнем плодovitости, а у животных — еще и ведущим типом питания, степенью подвижности особей, оседлым или мигрирующим образом жизни и др.

Характерная черта, объединяющая особей одной географической популяции, — общность жизненного ритма. Отсюда единый тип динамики численности (нередко разный в разных географических популяциях). Так, енисейский подвид белки *Sciurus vulgaris enisseensis* образует три отчетливо различающиеся географические популяции, соответствующие изменению типа тайги: кедрово-лиственнично-еловая с пихтой на юге, лиственничная с кедром в бассейне Подкаменной Тунгуски

и редкостойная лиственничная тайга северного типа в бассейне Нижней Тунгуски. Эти популяции отличались не только географическим расположением, но и характером многолетней динамики численности (рис. 9.1).

Единство морфобиологического типа и жизненных ритмов особей в географических популяциях определяется постоянным или длительным обитанием в одном районе и поддерживается определенной степенью изолированности, самостоятельности популяционных группировок. Между географическими популяциями редко встречаются непреодолимые физические преграды или барьеры биологической несовместимости, как это характерно для подвидов, но все же, особенно для малоподвижных форм, в ряде случаев можно говорить об определенной степени пространственной изоляции. Гораздо большее значение имеет уже упомянутое единство жизненных ритмов, в том числе сезонов размножения. Это создает предпосылки к определенной степени биологической изоляции, на базе которой формируется генетическая специфика каждой популяции. Для подвижных животных к

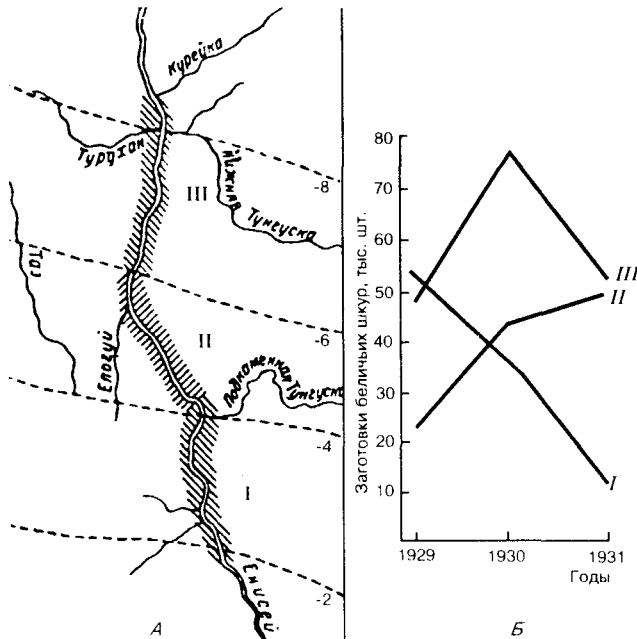


Рис. 9.1. Размещение (А) и характер изменения численности (Б) популяций белки в долине р. Енисей (по Н.П. Наумову, 1934):

I — популяция кедрово-лиственнично-еловой тайги с пихтой, *II* — популяция лиственничной тайги с кедром, *III* — популяция редкостойной лиственничной тайги северного типа. Пунктирной линией обозначены годовые изотермы

этому добавляется, например, свойственный многим видам позвоночных «инстинкт дома»: в ряде случаев у рыб и птиц широкие миграции во внерепродуктивный период ведут к «перемешиванию» географических популяций, однако к наступлению очередного периода размножения особи каждой из них (точнее большинство их) возвращаются в район рождения.

Экологические популяции. По Н.П. Наумову, *экологическая популяция — это население одного типа местообитания (биотопа), характеризующееся общим ритмом биологических циклов и характером образа жизни.* Это наиболее мелкие территориальные группировки, обладающие свойством целостности — по крайней мере, в процессе воспроизведения (репродукции). Они возникают в силу наличия в пределах зон сходного благоприятствования мелких, но существенных отличий в особенностях мезо- и микроклимата, рельефа, гидрологического режима и т. п. В порядке приспособления к этим особенностям у всех особей, занимающих данное место обитания, формируется единый тип физиологических реакций, биоритмов и общего образа жизни. Эти признаки объединяют представителей данной экологической популяции и отличают их от других группировок того же ранга.

Показано, например, что малоподвижные насекомые образуют популяции, временами четко различающиеся по ритмике биологических процессов. Так, ранней весной можно наблюдать, что муравейники, расположенные на более прогреваемых солнцем местах, «оживают» заметно раньше, чем расположенные на теневых склонах, в глубине леса и т. п. У одуванчикового долгоносика популяции, занимающие припечные склоны, по годовому циклу на 10—20 дней опережают популяции теневых склонов.

У бобров в пределах единой географической популяции кардинальным образом различаются поселения на водоемах различного типа. Поселяясь на руслах относительно крупных рек, бобры роют норы в более или менее крутых берегах и не проявляют других форм строительной деятельности. Заселяя небольшие реки и ручьи, эти звери строят плотины, поскольку мелкие ручьи ограничивают возможности кормления; возникший выше плотины пруд расширяет доступ к кормовым участкам. Жилища бобров в таких местах представлены хатками — холмиками земли и отрезков крупных ветвей, внутри которых устраивается гнездовая камера. Это вполне соответствует условиям: берега мелких лесных водоемов, как правило, плоские и невысокие, затрудняющие норение. Этот же вид может селиться среди болот; в этом случае бобры строят хатки и прокладывают систему каналов, облегчающих доступ к местам кормления. Легко видеть, что приспособление к конкретным условиям местности объединяет по образу жизни все население данного биотопа. То же относится и к условиям ритмики размножения, запасаения корма, зимовки, реакции на изме-

нения гидрологического режима (паводки, засухи) и т. д. (И.А. Шилов, 1952). Подобные же различия в образе жизни, вызванные приспособлением к обитанию в разных биотопах, свойственны многим другим видам.

Специфика отдельных экологических популяций проявляется только у особей, из которых состоит популяция в данное время. Экологические популяции практически ничем не отграничены от окружающих территорий и потому наименее устойчивы по составу. Набор особей, образующих популяцию, довольно быстро обновляется в силу свойственных животным перемещений различного типа (сезонные и неперIODические миграции, расселение молодняка и др.). При отсутствии непреодолимых границ местообитаний это ведет к отсутствию генетической специфики экологических популяций; приспособления особей к среде ограничены набором лабильных функциональных адаптаций физиологического и поведенческого плана.

Экологические популяции, в свою очередь, распадаются на ряд отдельных группировок особей, которые обозначают как *элементарные популяции* (Н.П. Наумов), *субпопуляции* (С.С. Шварц), *локальные* или *местные популяции* (К.М. Завадский) и т. п. Они в ряде случаев тоже обладают определенной спецификой, но их масштабы не обеспечивают устойчивое воспроизводство в данных экологических условиях; группировки такого масштаба представляют собой составные функциональные части популяции и будут рассмотрены в последующих главах.

Рассмотренная иерархия территориальных группировок видового населения — общая схема, реализация которой различна у разных видов. Далеко не все виды образуют полный ряд этой схемы; отдельные ее звенья могут отсутствовать. Различен и масштаб представлений о соответствующих уровнях у разных видов: например, территория, занятая несколькими экологическими популяциями полевков, может составлять всего лишь часть одного охотничьего участка лисицы. Однако в любом случае сохраняется базовый принцип: однонаправленность индивидуальных адаптаций у особей, совместно обитающих на общей территории, создает единство их морфофизиологического облика, биологических ритмов и образа жизни. Это служит основой формирования устойчивых, закономерных взаимодействий между особями в популяции. Популяция никогда не представляет собой простого случайного соседства многих особей; все они связаны единой системой функциональных взаимодействий. На базе внутрипопуляционных взаимосвязей формируется единство существования и функционирования популяции как целостной единицы видового населения.

9.2. ПОНЯТИЕ О ПОПУЛЯЦИИ

Термин «*популяция*» происходит от латинского слова *populus* (народ) и в дословном переводе означает «население». Практически этим можно было бы ограничиться: популяция есть население вида на определенной территории. Такое определение было бы тем более

справедливым, что в обиходе, говоря о населении, мы не понимаем этот термин как сумму какого-то количества людей, а всегда подразумеваем, что эти люди связаны между собой сложной системой взаимодействий и взаимозависимостей, образуют группировки специфического состава и со специфическими функциями и в сумме представляют собой некое интегрированное целое. Все это соответствует утвердившемуся в науке представлению о системе как целостном единстве функционально взаимосвязанных частей. Таким образом, понятие о популяции, как биологической системе надорганизменного уровня, прямо вытекает из объединения особей на общей территории.

Генетическая и экологическая трактовка понятия популяции. Исторически понятие о популяции возникло в самом начале XX в. в связи с развитием генетико-эволюционного направления в биологии. Впервые этот термин использовал В. Иогансен (W. Johansen, 1903), который рассматривал популяцию как совокупность генетически неоднородных гетерозиготных особей, противопоставляя ее генетически чистым линиям. В дальнейшем этот подход приобрел генетико-эволюционный смысл; в современном представлении популяция рассматривается как элементарная единица эволюционного процесса (Н.В. Тимофеев-Ресовский и др., 1973; А. Jablokov, 1986). С этих позиций главный критерий популяции — способность к свободному обмену генетической информацией (панмиксия); с генетико-эволюционных позиций именно этот критерий определяет масштабы популяций разных видов.

Однако при работе с естественными популяциями этот критерий применим лишь условно; на его основании практически невозможно выделять популяции как конкретные природные объекты. Да и размеры абсолютно панмиктических популяций, судя по ботаническим данным, невелики: 0,8—1,5 га — для деревьев, 30—280 особей — у трав. Поэтому в современной популяционной генетике чаще используют более широкое определение популяции, в частности включающее пространственный и временной принципы. Одно из наиболее удачных определений такого типа дается в монографии Н.В. Тимофеева-Ресовского, А.В. Яблокова и Н.В. Глотова (1973): *«Под популяцией понимается совокупность особей определенного вида, в течение достаточно длительного времени (большого числа поколений) населяющих определенное пространство, внутри которого практически осуществляется та или иная степень панмиксии и нет заметных изоляционных барьеров, которая отделена от соседних таких же совокупностей особей данного вида той или иной степенью давления тех или иных форм изоляции»* (с. 40—41).

Процитированная концепция достаточно хорошо характеризует подход к изучению популяций как генетически специфичных единиц эволюционного процесса, с успехом развивающийся в современной популяционной генетике и послуживший основой для формирования нового направления в теории эволюции — «синтетической теории эволюции».

Но популяция — не абстрактная эволюционирующая единица, а определенная совокупность особей вида, входящая в состав конкретной экосистемы. Экологический аспект популяционной биологии в отличие от генетико-эволюционного направлен на изучение «повседневной» жизни популяции как формы существования вида в составе конкретных экосистем. Такой подход включает изучение функций популяции и механизмов, определяющих их устойчивость в динамичных условиях среды. С этих позиций определение популяции может быть несколько иным: *популяция — это группировка особей одного вида, населяющих определенную территорию и характеризующихся общностью морфобиологического типа, специфичностью генофонда и системой устойчивых функциональных взаимосвязей (И.А. Шилов, 1985, 1988)*. За этим внешне простым определением скрывается сложная биологическая система надорганизменного уровня, обладающая многообразными функциями, способная осуществлять эти функции в сложных и динамичных условиях среды, сохраняя свою целостность и самостоятельность во времени и в пространстве.

Оба определения популяции как системы не дают объективных критериев для вычленения конкретных популяций в естественных условиях. Споры о том, как в природе провести четкую границу между популяциями, ведутся по сей день. Споры эти беспочвенны, так как при всей объективности своего существования популяция как специфическая надорганизменная система не обладает свойством дискретности, и границы ее в принципе более стохастичны, чем линейны. Эти границы определяются не столько физическими факторами среды, сколько степенью тесноты связей между особями, а эти связи динамичны и зависят от многих факторов чисто биологического свойства (дистанция между особями, физиологическое их состояние и многое другое). Можно утверждать, что четко отграниченные пространственно популяции в природе встречаются скорее как исключение, чем как правило.

То же можно сказать и о пространственных масштабах популяции. Выше приведена иерархическая система территориальных группировок видового населения по Н.П. Наумову. При таком подходе можно говорить о популяциях разного масштаба; такая концепция хорошо отражает экологический процесс освоения видом территории ареала. Но есть и другой подход, который можно было бы назвать «функциональным». Популяцией в этом случае обозначается такая пространственная группировка видового населения, в которой все особи прямо связаны друг с другом функциональными или информационными отношениями (С.С. Шварц, 1967). Этот подход подчеркивает функциональную целостность популяции в процессах биологического круговорота и в эволюции. Нередко эти подходы рассматриваются как альтернативные. На самом же деле они отражают лишь разные аспекты изучения сложных популяционных систем.

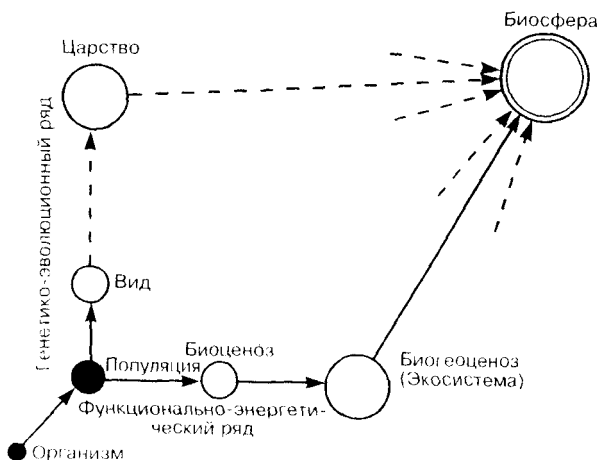


Рис. 9.2. Положение популяции в структуре биологических систем биосферы (по И.А. Шилову, 1988)

Место популяции в иерархии биологических систем. Сложность представления о популяции определяется двойственностью ее положения в рядах иерархически соподчиненных биологических систем, отражающих различные уровни организации живой материи (рис. 9.2). С одной стороны, популяция включается в *генетико-эволюционный ряд*, отражающий филогенетические связи таксонов разного уровня как результат эволюции разных форм жизни:

организм → **популяция** → вид → род → ... → царство

В этом структурно-эволюционном ряду популяция выступает как форма существования вида и ее основная функция заключается в обеспечении устойчивого выживания и воспроизведения вида в данных конкретных условиях. В этом аспекте наиболее значимые свойства популяции характеризуются ее генетической спецификой: общность и специфичность генофонда определяют адаптированность всех особей и популяции в целом к конкретным условиям среды. В то же время определенный уровень генетической гетерогенности особей в популяции предоставляет материал для микроэволюционного процесса в условиях меняющейся среды или возникшей по тем или иным причинам изоляции. В этом случае популяция выступает не только как форма существования вида, но и как элементарная единица его эволюционного преобразования. Этому аспекту популяционной биологии посвящено много исследований, составляющих одно из важнейших направлений современной теоретической биологии (Э. Майр, 1968; Н.В. Тимофеев-Ресовский и др., 1969; 1973; С.С. Шварц, 1969, 1980 и др.).

Одновременно с этим, представляя вид в конкретных условиях среды, популяция вступает в трофические и иные отношения с популяциями других видов, т. е. включается в состав конкретного биогеоценоза. Этот подход к популяционным системам отражает *функционально-энергетический ряд* различных уровней организации жизни:

организм → популяция → биогеоценоз → биосфера

В этом ряду популяция выступает в качестве функциональной подсистемы конкретного биогеоценоза; ее функция — участие в трофических цепях — определяется видоспецифическим типом обмена. Устойчивое выполнение этой функции основывается на адаптивности популяции, способности к поддержанию популяционного гомеостаза (И.А. Шилов, 1967, 1977, 1982), вследствие чего обеспечивается стабильное участие вида в биогенном круговороте. Этому аспекту существования популяционных систем в наибольшей степени подходит «функциональный» принцип определения масштаба популяции.

«Двойственная» природа популяционных систем заключается еще и в биологической противоречивости их функций. Будучи, по определению, группировками особей одного вида в общих местах обитания, популяции состоят из организмов, максимально сходных по их биологическим свойствам и требованиям к среде. Это потенциально содержит в себе высокую вероятность возникновения острых конкурентных отношений между особями в популяции. Адаптации к снижению уровня конкуренции действуют в направлении дифференциации, разобщения особей в составе популяции. Но как целостная система популяция может эффективно функционировать только в условиях устойчивых контактов и взаимодействий особей, что связано с задачей их сближения, интегрированности в составе популяции. Разрешение этих противоречий — основа структурированности популяционных систем, поскольку поддержание оптимального соотношения между внутрипопуляционными процессами дифференциации и интеграции идет на основе пространственной и функциональной неоднородности распределения и взаимосвязей особей в составе целостной популяции. Подробнее эта проблема рассматривается в последующих главах.

9.3. О ПОПУЛЯЦИЯХ У РАСТЕНИЙ

Рассмотренные выше принципиальные подходы к изучению популяционных систем приложимы и к популяциям растений, хотя изучены на этих объектах не столь подробно. Объясняется это не только биологической спецификой растений, отличающей их от животных, но и историческими особенностями развития популяционных подходов в ботанике.

Начало развития популяционной экологии растений, как уже говорилось, относится к середине XX в. и связано в первую очередь с ролью видовых популяций в функционировании биогеоценозов, точнее даже фитоценозов. Поэтому в фитоценологии принят термин «ценопопуляции»¹, подчеркивающий место и роль населения определенного вида в функционировании фитоценоза. Соответственно главная цель изучения ценопопуляций — установление закономерностей жизни растительного вида в составе конкретного фитоценоза в связи с его строением и динамикой.

Растительная ценопопуляция включает все особи вида в пределах данного фитоценоза независимо от их фенетического состояния и экотопических и генетических особенностей. Такой подход соответствует «функциональному» аспекту изучения популяций животных и включает аналогичные проблемы структуры и функции ценопопуляций. Современные исследования показывают, что популяции у растений, как и у животных, представляют собой сложные системы разновозрастных, фенетически и генетически неоднородных особей, закономерно размещенных по площади ценоза.

Синэкологический базовый подход к характеристике популяций растений определил собой достаточно четкий принцип выделения конкретных ценопопуляций: их размер и границы определяются границами фитоценоза, которые, хотя и нелинейны, но морфологически выражены более четко, нежели границы популяций у животных². Сложности с выделением границ популяций имеются и в этом случае, но они связаны не со специфическими популяционными проблемами, а с проблемами классификации растительности и методов выделения фитоценозов.

Существенная специфика популяции растений заключается в том, что они составлены прикрепленными формами. Это, с одной стороны, обуславливает относительно дискретное и четкое пространственное разграничение популяционных систем, а с другой — ставит проблему внутривидовых единиц. Если у животных такой единицей является особь, то у растений это далеко не так. Модульная структура тела растений создает основу возможности вегетативного размножения. В связи с этим в качестве структурных элементов ценопопуляции могут выступать как особи семенного происхождения, так и особи вегетативного происхождения (партикулы), клоны (совокупность особей вегетативного происхождения) и даже часть особи (фитомер, побег, лист, парциальный куст). В обобщающем виде все это многообразие

¹ Полный вариант — ценоценотическая популяция; Т.А. Работнов считает более точным термин «фитоценоценотическая популяция».

² Впрочем, и у животных сидячие формы нередко образуют достаточно дискретные группировки с заметными границами между ними.

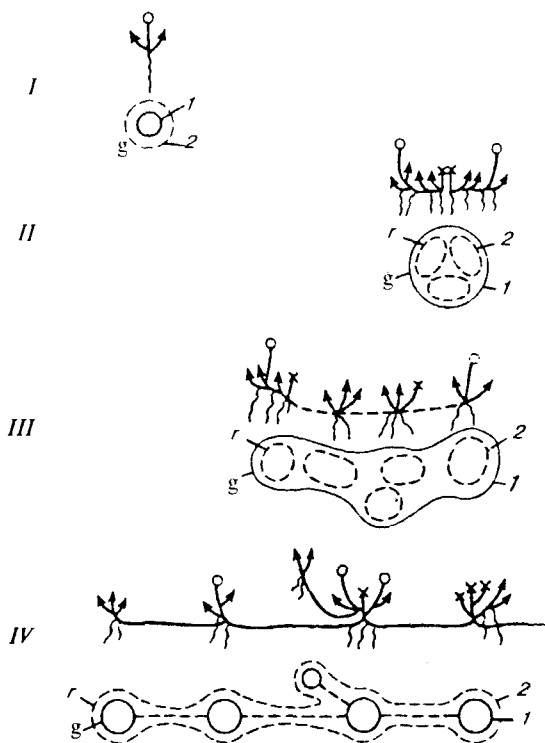


Рис. 9.3. Счетные единицы и элементы ценопопуляций (по Л.Б. Заугольной и др., 1988):

Жизненные формы — *моноцентрические*: I — стержнекорневые растения, II — дерновинные; *неявнополицентрические*: III — короткокорневищные; *полицентрические*: IV — длиннокорневищные; счетные единицы — 1 — фитоценотическая, 2 — морфологическая, r — рамета, g — генета

одной зиготы) и «рамета» (индивид вегетативного происхождения или его часть); раметы, таким образом, составляют часть генеты (рис. 9.3).

Заметим, что за этими, казалось бы, чисто методическими аспектами возникают серьезные экологические проблемы. В частности, введение фитоценологических счетных единиц отражает процессы взаимодействия составных частей ценопопуляции в составе фитоценоза: воздействие растений на среду, или *фитогенное поле* (А.А. Уранов, 1965, 1968), проявляется в том, что вокруг растения изменяется комплекс

счетных единиц сведено к двум принципиальным внутриволепопуляционным единицам: морфологической и фитоценологической¹. *Морфологическая счетная единица* — целостный организм (возникший половым или бесполом путем); он характеризуется физической непрерывностью. Основной признак *фитоценологической единицы* состоит в том, что она является центром воздействия растения на среду (рис. 9.3).

Морфологические единицы используются при изучении моноцентрических форм (стержне- и кистекорневые травянистые, одноствольные деревья). Фитоценологические единицы удобны при изучении дерновинных, длиннокорневищных и корнеотпрысковых растений. В англоязычной литературе (J. Naegele, 1977) используют термины «генета» (организм или совокупность организмов, возникших из

¹ Эти понятия разработаны школой А.А. Уранова.

физических условий — освещенность, влажность, температурный и ветровой режим, содержание веществ в почве и др. Если к этому добавить известные сейчас химические взаимодействия в зоне корневых систем, становится ясно, что воздействием фитоценологических полей определяются как внутривидовые, так и межвидовые взаимодействия в фитоценозе. Фитогенное поле динамично, оно изменяется в соответствии с онтогенезом и сезонным ритмом развития растения. Если в популяциях животных биологическое сигнальное поле (Н.П. Наумов, 1973) несет почти исключительно информационную функцию и влияние его реализуется через высшие формы нервной деятельности, то в растительных популяциях влияние фитогенного поля более прямое.

В целом с учетом рассмотренных специфических аспектов популяционное направление в фитоценологии в принципе рассматривает те же параметры популяции, что и в экологии животных: пространственную и функциональную структуру популяций, численность и плотность населения, рождаемость (семенное и вегетативное размножение) и смертность, возрастную структуру. На основе всех этих параметров складывается ход динамики популяций, определяющий изменения фитоценоза в целом.

В обоих случаях популяция рассматривается как целостная, самоподдерживающаяся система, обладающая специфическими функциями, структурой и выступающая как форма существования вида, функциональная единица в составе биогеоценоза и элементарная единица эволюции. Только на уровне популяции проявляется ответ вида на комплекс внешних воздействий. Соответственно и активные воздействия на вид в интересах человека возможны только на популяционном уровне.

К сожалению, степень изученности специфических популяционных процессов у растений все еще остается недостаточной; в дальнейших главах в основу рассмотрения проблем популяционной экологии будут положены в первую очередь данные, полученные при изучении популяций животных.

Глава 10

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ

Пространственная структура популяций выражается характером размещения особей и их группировок по отношению к определенным элементам ландшафта и друг к другу и отражает свойственный виду тип использования территории. Закономерное распределение особей в пространстве имеет важное биологическое значение и, по существу, является основой всех форм нормального функционирования популяции. Прежде всего пространственная структурированность определяет

наиболее эффективное использование ресурсов среды (пищевых, защитных, микроклиматических и др.), снижая хаотичность их использования и, как следствие, уровень конкурентных отношений особей внутри популяции. На этой основе открывается возможность поддержания высокого уровня биомассы и биологической активности вида. Это укрепляет позиции данной популяции в ее взаимоотношениях с другими видами биоценоза и повышает вероятность ее устойчивого существования.

Второй аспект биологической роли пространственного структурирования заключается в том, что она служит основой устойчивого поддержания необходимого уровня внутривидовых контактов между особями. Осуществление функций популяции — как видовых (размножение, расселение и др.), так и биоценологических (участие в круговороте, создание биологической продукции, воздействие на популяции других видов) — возможно только на основе устойчивых, закономерных взаимодействий между отдельными особями и их группами. Поддержание таких взаимодействий в структурированной системе обеспечено намного надежнее, нежели это возможно при хаотическом, случайном распределении элементов популяции в пространстве.

Таким образом, пространственная структурированность популяций представляет собой «морфологическую» основу популяционного гомеостаза, определяя снижение уровня конкуренции и поддержание устойчивых внутривидовых контактов как функциональных, так и информационных.

Определяя собой ведущие стороны биологии популяций, пространственная структура, в свою очередь, определяется особенностями местности (пространства) и биологии данного вида.

10.1. ТИПЫ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ

Различают следующие принципиальные типы пространственного распределения особей в популяциях: равномерный (регулярный), диффузный (случайный) и агрегированный (групповой, мозаичный).

Равномерный тип распределения (рис. 10.1, А) в идеале характеризуется равным удалением каждой особи от всех соседних; величина расстояния между особями соответствует порогу, за которым начинается взаимное угнетение. Таким образом, теоретически этот тип распределения в наибольшей степени соответствует задаче полного использования ресурсов при минимальной степени конкуренции. В действительности же равномерное распределение особей встречается в природе достаточно редко. В практике принято считать равномерным (регулярным) пространственное распределение, при котором величина дисперсии меньше среднего расстояния между особями: $\sigma^2/\bar{m} < 1$. Близкий к этому характер распределения свойствен,

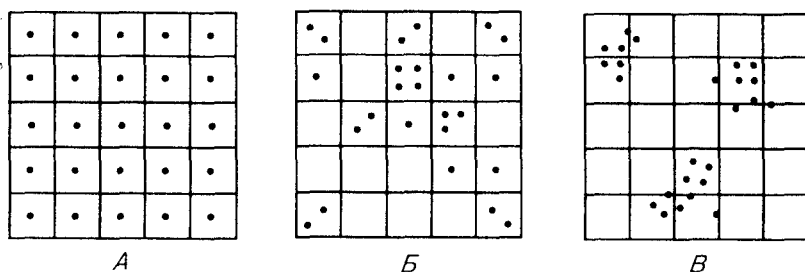


Рис. 10.1. Типы пространственного распределения особей в популяциях: *A* — равномерное; *B* — диффузное; *B* — мозаичное

например, одновидовым зарослям некоторых растений, встречается в уплотненных популяциях некоторых сидячих беспозвоночных. Практическая невозможность реализации этого «идеального» типа распределения определяется прежде всего неоднородностью среды обитания; нарушают равномерность распределения и свойственные многим видам формы взаимосвязей.

Диффузный тип распределения особей, встречается в природе значительно чаще, при нем особи распределены в пространстве неравномерно, случайно (рис. 10.1, *B*). Статистически это выражается в том, что величина дисперсии примерно равна среднему расстоянию между особями: $\sigma/\bar{m} \approx 1$. В этом случае расстояния между особями неодинаковы, что определяется, с одной стороны, вероятностными процессами, а с другой — определенной степенью неоднородности среды. Такой тип распределения широко представлен среди растений и многих таксонов животных. В частности, диффузное распределение характерно для животных, у которых социальная связность в пространстве выражена относительно слабо.

Агрегированный (мозаичный) тип распределения выражается в образовании группировок особей, между которыми остаются достаточно большие незаселенные территории (рис. 10.1, *B*). Дисперсия в этом случае превышает величину среднего расстояния между особями: $\sigma^2/\bar{m} > 1$. Биологически это связано либо с резкой неоднородностью среды, либо с выраженной социальной структурой, действующей на основе активного сближения особей. Последнее особенно характерно для высших животных (многие позвоночные, насекомые, образующие полиморфные колонии, и некоторые другие). Довольно широко распространено групповое (контагиозное) распределение элементов в популяциях высших растений. В качестве элементов горизонтальной структуры популяций растений выступают ценопопуляционные локусы, представляющие собой отдельные участки ценопопуляции, различающиеся по размерам и степени дискретности. Группированность в ценопопуляциях растений может быть связана с эндогенными факторами (характер распространения семян,

особенности роста побегов, возрастное развитие локусов), а также определяться внешними воздействиями (неодородность среды, влияние животных и других видов растений, антропогенные факторы).

Во всех случаях тип пространственного распределения особей в популяциях определяется, с одной стороны, гетерогенностью среды, а с другой — соотношением процессов пространственной дифференциации, снижающей степень конкурентности, и функциональной интеграции особей, обеспечивающей целостность популяции как функциональной системы. Особенно четко это выявляется при изучении популяций животных.

10.2. ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ

Для животных как подвижных организмов ведущее значение в определении характера пространственной структуры популяции имеет степень привязанности к территории. В крайних вариантах это свойство выражается либо оседлым, либо кочевым (номадным) образом жизни; между этими вариантами имеется ряд промежуточных.

Видам, для которых характерен оседлый образ жизни, как правило, свойствен *интенсивный тип использования территории*, при котором отдельные особи или их группировки (главным образом семейные) в течение длительного времени эксплуатируют ресурсы на относительно ограниченном пространстве. Для видов, отличающихся кочевым образом жизни, характерен *эстенсивный тип использования территории*, при котором кормовые ресурсы используются обычно группами особей (подчас весьма многочисленными), постоянно перемещающимися в пределах обширной территории.

Различия в особенностях биологии и в нагрузке на биомассу кормовых объектов в этих двух вариантах существенным образом определяют общий характер пространственной структуры популяций. Такая структура формируется и поддерживается в результате сложных взаимоотношений между особями. Пространственная структура популяций представляет собой не только статическую картину размещения особей по территории, но и динамическую систему взаимодействий, выражающуюся в многообразных упорядоченных формах поведения каждого животного в ответ на информацию о местонахождении и поведении других особей. Если топография расположения особей — это «морфологический» аспект пространственной структуры популяции, то система взаимоотношений («этологическая структура») — это функциональный ее аспект. Сочетание этих двух аспектов составляет биологическую сущность понятия *пространственно-этологической структуры* популяций животных (И.А. Шилов, 1977, 1985). Представление о пространственно-этологической структуре позволяет объективно определить механизмы, формирующие динамическую

устойчивость и адаптивный характер структуры популяций разных видов животных.

Оседлые животные. Участки обитания. Для видов с оседлым одиночно-семейным образом жизни принцип пространственной организации популяций заключается в формировании системы индивидуальных (семейных) участков обитания, используемых в течение длительного времени. Такой тип пространственного распределения ведет к рациональному использованию ресурсов территории на уровне популяции в целом: отдельные особи распределены в пространстве относительно равномерно; на каждом участке обитания обеспечены все условия для жизни. В результате уровень конкуренции за корм, убежища и другие ресурсы сведен к минимуму, каждая особь имеет шансы на выживание и воспроизведение, а популяция в целом получает более широкие перспективы роста и захвата территории.

Биологическая роль участка обитания. Привязанность к ограниченной территории дает особям-резидентам ряд биологических преимуществ. Большое значение, в частности, имеет знакомство животных со своей территорией, ее освоенность. В пределах участка обитания животное перемещается в системе знакомых ориентиров. Многие виды прокладывают на участке систему троп, связывающих места расположения убежищ, кормовых участков, запасов пищи и т. п.; нередко животные метят пути постоянных перемещений запахом или визуальными метками. В результате повседневная активность животных осуществляется как бы автоматически: особь-резидент кратчайшим путем достигает мест кормежки, отдыха, укрытия от хищников или непогоды и т. п., не затрачивая дополнительного времени и энергии на исследовательское поведение. Многочисленные наблюдения за разными видами животных (главным образом млекопитающих), постоянно обитающими на данном участке, показывают, что они перемещаются по участку быстро, направленно, стереотипными путями; при опасности особи-резиденты быстро скрываются в ближайшем укрытии. В отличие от этого животные, перемещающиеся по незнакомой территории, передвигаются суеливо, неупорядоченно, часто принимают позы настороженности, убежища находят лишь случайно; в их поведении явно доминирует ориентировочная реакция.

Длительное обитание на одном участке у многих видов животных сопровождается определенными формами «благоустройства» территории: строительство разного рода убежищ, формирование системы переходов, кормовых столиков, запасов корма и т. п. Все это повышает эффективность жизнедеятельности при одновременном уменьшении энергозатрат и времени на отдельные ее формы, а также способствует снижению пресса хищников.

Предположение о том, что оседлые особи в меньшем количестве погибают от хищников, чем особи того же вида, но не имеющие

постоянных участков и кочующие по незнакомой территории («внутрипопуляционные мигранты»), высказывалось уже давно. В настоящее время имеется ряд наблюдений и экспериментов, объективно подтверждающих это предположение.

Так, в Институте экологии Польской Академии наук на опытном участке леса, где все оседлые особи рыжих полевков *Clethrionomys glareolus* были индивидуально помечены, выпустили несколько гадюк *Vipera berus*. Повторные отловы этих змей позволили изучить состав полевков, оказавшихся их добычей. Выяснилось, что гадюкам чаще удастся поймать зверьков, передвигающихся по незнакомой местности, чем оседло живущих особей-резидентов (К. Петрусевич, 1962; Z. Pielowski, 1962). В свою очередь, показано, что успешность охоты гадюк определяется знакомством с участками, которые у этих змей очень постоянны и хорошо освоены.

В условиях эксперимента изучалась охота ушастой совы *Asio otus* на хомячков *Peromyscus leucopus*. При этом часть хомячков предварительно познакомили с обстановкой экспериментальной камеры, в которой были размещены укрытия, а часть запустили в помещение без такой подготовки. Опыт заключался в том, что в камеру, где заранее была помещена голодная сова, запускали однополые пары хомячков, состоящие из знакомого с территорией («оседлого») и незнакомого с ней («мигрант») животных. В результате из 20 особей каждой категории добычей совы стали 2 «оседлых» зверька и 11 «мигрантов» — разница статистически достоверна (L. Metzgar, 1967).

Аналогичные опыты, проведенные с пенсильванскими полевками *Microtus pennsylvanicus*, показали, что если на поимку одного животного, знакомого с территорией, сова (*Tyto sp.*) затрачивает от 10 до 43 ч, то незнакомый с экспериментальным помещением зверек становится ее добычей в течение 4—14 ч (H. Ambrose, 1972). Опыты Ю.М. Смирин (1974) также показали, что добычей ушастой совы скорее становятся только что выпущенные в экспериментальное помещение грызуны (лесные мыши, рыжие полевки), чем зверьки, заранее освоившие обстановку и установившие определенные взаимоотношения между собой. Последнее обстоятельство подчеркивает биологическое значение системы внутривидовых отношений особей в группах («этологической структуры»).

Косвенным образом значение знакомства с территорией для выживания показывают и некоторые полевые наблюдения. Так, 12-летние исследования биологии обыкновенной неясыти *Strix aluco* в лесу Уитем (Оксфорд) показали, что совы, не обладающие гнездовой территорией, живут не более трех лет, тогда как имеющие свою территорию доживают до пяти (H. Southern, 1971).

Формирование участка обитания. Величина и форма участков обитания широко варьируют у разных видов и даже

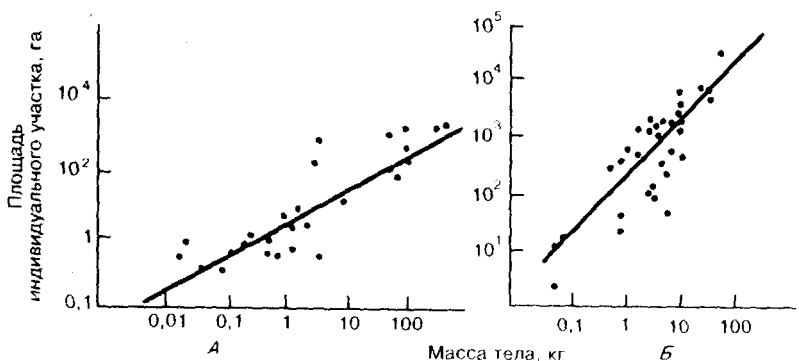


Рис. 10.2. Зависимость площади участка обитания от массы тела у млекопитающих (по А.М. Гилярову, 1990):

А — травоядные, Б — хищные

популяций одного вида. Размеры участков определяются комплексом факторов, включающих как внешние (особенности среды), так и внутренние (особенности биологии данного вида). Одно из важнейших условий, определяющих приуроченность участка к определенному месту и его размеры, — обеспеченность кормом. Связь площади участков с обилием кормовых ресурсов хорошо известна для многих видов животных. Так, у лисицы *Vulpes vulpes* в штате Висконсин (США) в лесных угодьях с обилием корма размеры участков составляли 57—160 га, а в менее кормных сельскохозяйственных угодьях — до 520 га (E. Ables, 1969). Обратные соотношения площади участков с обилием корма отмечены для ряда видов грызунов, хищных млекопитающих, птиц и других животных.

Отмеченная закономерность ярко демонстрируется полевыми экспериментами с внесением в природные биотопы искусственной подкормки. В различных опытах такого рода регулярно фиксировалось уменьшение размеров участка и подвижности особей, увеличение плотности населения, а иногда и интенсификация размножения и рост численности (S. Boutin, 1990).

Поскольку потребность в пище определяется уровнем обмена веществ, создано немало математических моделей, демонстрирующих корреляцию величины участка с размерами тела (рис. 10.2). На примере млекопитающих было показано, что зависимость уровня обмена от массы проявляется и в соответствующих сдвигах размеров участка обитания (B. McNab, 1963). Аналогичные расчеты, проведенные для рептилий (на примере 13 видов ящериц), дали сходные результаты (F. Turner et al., 1969). Имеются аналогичные данные и для птиц.

Впрочем, подобные обобщения всегда оказываются достаточно приблизительными: реальный уровень обмена определяется не только размерами тела; обилие пищи, выраженное в ее биомассе, не отражает

ее энергетической ценности, разные виды пищи отличаются по доступности и по затратам энергии на кормодобывание и т. д. Показано, например, что у птиц, питающихся легко доступным и массовым растительным кормом, величина участка не столь строго коррелирует с размерами тела, как у плотоядных видов, пища которых представлена в природе менее обильно (Т. Schoener, 1968). Можно думать, что именно это обстоятельство лежит в основе того, что при осредненных, не учитывающих особенности экологии расчетах некоторые авторы не находят у птиц корреляции размеров участка с уровнем метаболизма. По-видимому существенное значение имеет и величина энергозатрат на удержание территории: при определенных условиях захват и удержание большого участка энергетически не оправданы.

Помимо обилия корма, на размеры участка оказывает влияние и ряд других факторов. Для позвоночных животных, например, весьма большое значение имеет количество и распределение естественных убежищ или мест, пригодных для сооружения гнезда, норы и т. п. Поэтому для млекопитающих-норников очень важным оказывается микрорельеф. Для птиц-дуплогнездников количество дупел определяет плотность заселения местности, а соответственно и размеры участков даже в большей степени, чем обилие корма. Козодой *Chordeiles minor*, гнездящийся в городах на плоских крышах, заселяет кварталы, где много таких крыш, очень плотно; при этом участки отдельных пар оказываются меньше, чем в кварталах с разреженной популяцией (J. Armstrong, 1965).

По-видимому столь же важна «структурированность» участка, степень его неоднородности: чем сложнее местность, тем больше возможность осуществления всех форм деятельности на относительно меньшем пространстве. Наконец, очень существенным фактором оказывается свойственный виду тип коммуникации. Дистанция, в пределах которой может быть воспринята информация от соседей, устойчивость сигналов, особенности среды, влияющие на распространение коммуникативных сигналов, — все это имеет прямое отношение как к средним видовым показателям величины участков, так и к установлению их конкретных границ в тех или иных вариантах местности.

В целом расположение и величина участков формируются под воздействием всего комплекса перечисленных факторов. Можно полагать, что у высших позвоночных расположение естественных убежищ или мест, пригодных для их сооружения, определяет места формирования «центров активности» участков обитания, обилие и дисперсия кормовых объектов — минимальные размеры участков, а условия коммуникации — их максимальные размеры. Конкретные структурные особенности среды корректируют эти параметры.

В процессе освоения занятого участка формируется стереотип поведения особи в пределах знакомой территории. В дальнейшем этот стереотип выступает в качестве механизма, удерживающего животное в пределах участка, поскольку выход за его границы немедленно вызывает комплекс ориентировочных реакций, стимулирующих стремление вернуться в пределы системы знакомых ориентиров¹.

Наряду с привязанностью к территории, особям-резидентам свойствен комплекс территориального поведения, направленного на предотвращение вторжения других особей своего вида: активная защита участка и различные формы маркировки его границ. Эти механизмы индивидуализации территории входят в число проявлений популяционного гомеостаза и будут подробнее рассмотрены в следующей главе.

Номадные животные. Пространственная структура групп. Пространственная дифференциация оседлых животных связана с одиночным (семейным) образом жизни. Противоположный тип образа жизни — групповой, при котором особи постоянно или периодически образуют плотные стада или стаи. При большом скоплении особей на малом пространстве возрастает конкуренция между ними. Поэтому отчетливый групповой образ жизни в наибольшей степени развит у кочующих (номадных) животных, подвижный образ жизни которых снижает нагрузку на кормовые ресурсы, а соответственно и уровень пищевой конкуренции².

Биологические преимущества группового образа жизни. Существование в составе группы имеет свои выгоды. В группе животные легче обеспечивают себя кормом и затрачивают меньше энергии на добывание пищи. Известно, например, что эффективность питания многих рыб в стае выше, чем у одиночных особей. Так, в условиях эксперимента стайки из 10 особей бычка-желтокрылки *Cottocomephorus gewingki* потребляли за сутки 400—600 мг корма, тогда как одиночные особи практически не питались вообще. Гольяны *Phoxinus phoxinus* в стае из 20—30 рыб поедали за сутки до 1 г личинок омуля или до 2 г личинок бычка-желтокрылки, в стае из 10 особей — соответственно 700 мг и 1,5 г, а одиночные гольяны поедали не более 10 % указанного рациона. Если рацион стаи из 50 двухлетних омулей *Coregonus autumnalis* принять за 100 %, то такая же стая из 40 особей потребляет 80 %, из 10 особей — 70 %; рацион одиночных особей — 47 %. Аналогичные данные имеются и по другим видам

¹ В принципе этот процесс можно рассматривать как физиологический механизм оседлости.

² Второй, возможный, выход из конкуренции заключается в пространственном разделении кормовой и репродуктивной активности. Это хорошо демонстрируется колониальным гнездованием птиц. При этом кормление происходит вне гнездовых участков, площадь которых в силу этого сокращается до минимума. Тем не менее в колониях сохраняется ряд форм поведения, свойственного территориальным животным.

стайных рыб; характерно, что виды с одиночным образом жизни и охоты интенсивнее питаются в одиночку, чем в экспериментально созданных группах (Л.А. Волкова, 1969).

То же известно для птиц. Показано, что большие синицы *Parus major* эффективнее добывают корм в составе групп (или даже пар), чем в одиночку (J. Krebs et al., 1972). В зимнее время преимущества стайного кормления используют и виды, обладающие индивидуальными участками. Стаи морских птиц выслеживают косяки рыб или скопления планктона с большим успехом, чем это делают одиночные особи. Наблюдения за овсянками юнко (*Junco hyemalis*, *J. phaeonotus*) показали, что в центре больших стай птицы тратят на кормежку больше времени главным образом из-за того, что каждая особь затрачивает меньше времени на ориентировочные реакции типа оглядывания. То же отмечено и для скворцов.

Добывание корма северными оленями *Rangifer tarandus* и некоторыми другими копытными в составе стад более результативно и требует меньших энергозатрат — опять-таки отчасти потому, что в стаде каждая особь меньше времени тратит на ориентировочные реакции. Кроме того, северные олени зимой в составе стада успешнее разрывают снег и добираются до ягеля (Л.М. Баскин, 1970).

Есть и другие преимущества группового кормления. Известно, что стая хищных рыб способна окружить добычу, оттеснить ее от укрытий и воспрепятствовать бегству; описана эффективность совместной охоты стай бакланов (иногда вместе с пеликанами). Волки в зимнее время образуют стаи главным образом потому, что только таким образом они могут добыть крупную жертву (мелкая добыча зимой практически недоступна). Сходное явление наблюдается у койотов *Canis latrans*. Охота гиеновых собак *Lycoon pictus lupinus* на антилоп в малочисленных (менее 4—6 животных) стаях становится неэффективной, а добычу часто отнимают гиены.

Велико значение группового образа жизни в защите от хищников. Скопление большого числа особей существенно повышает вероятность раннего обнаружения опасности; свойственная групповым животным система взаимного оповещения делает этот факт достоянием всей группы. Эффективность реакции группы на хищника прослежена в ряде наблюдений и экспериментов. Так, в опытах с красноклювыми ткачиками установлено, что более крупные стаи раньше обнаруживают опасность; в экспериментальных условиях овсянки юнко реагировали на регулярные полеты ручного канюка образованием более крупных стаяк: если при отсутствии хищника средний размер стаи составлял 3,9 особи, то при его регулярном появлении — 7,3 (J. Lasarus, 1979; T. Caraco et al., 1980). Наблюдениями в Швеции показана меньшая гибель дроздов-рябинников *Turdus pilaris* в колониях по сравнению с одиночным гнездованием.

Оповещение об опасности может быть активным; таковы, в частности, акустические сигналы тревоги, свойственные многим птицам и млекопитающим. Специфичность сигналов тревоги подчас обнаруживает их особое биологическое значение. Так, предостерегающий сигнал у обезьян звучит, в отличие от многих других издаваемых ими звуков, резко и кратко. То же свойственно многим другим животным: сигналы тревоги отличаются высокой интенсивностью, но малой длительностью; последнее, очевидно, затрудняет лоцирование сигнала и ориентацию хищника на его источник. Характерно, что при высокой видоспецифичности других звуковых сигналов крики тревоги воспринимаются однозначно многими видами. Это, в частности, хорошо известно для птиц, африканских копытных, пасущихся стадами смешанного видового состава, и для других животных.

Обнаруживаются и пассивные формы оповещения об опасности. В частности, они широко распространены у рыб в виде реакции на «вещество испуга», выделяемое в воду раненой или убитой хищником рыбой. Это может быть кровь, тканевая жидкость, выделения специальных желез. Реакция на это вещество в виде рассредоточения стаи, резких мечущихся движений легко воспроизводится в экспериментах, если в аквариум подается экстракт рыб того же или систематически близкого вида. Биологическая определенность реакции на «вещество испуга» подтверждается тем, что, например, у верховок *Leucaspilus delineatus* реакция на реальное появление хищника (щуки), его зрительный образ (щука в стеклянном сосуде) и отпугивающее вещество оказалась совершенно одинаковой (G. Rüppel, E. Gosswein, 1972). Реакция на вещества, выделяемые раненой или убитой рыбой, представляет собой несомненную адаптацию на популяционном уровне, когда полезный для популяции эффект достигается ценой гибели некоторого числа особей. Биологическая адекватность продуцирования «вещества испуга» клетками эпидермиса наглядно подтверждается наблюдениями за некоторыми рыбами. В частности, у *Pimephales promelas* самцы в период нереста утрачивают клетки эпидермиса, содержащие это вещество, что, по всей вероятности, связано с особенностями нерестового поведения: самцы активно очищают субстрат для откладки икры и могли бы в результате случайных царапин отпугивать самок. Регуляция продукции «вещества испуга» имеет в этом случае гормональный характер: самцы, искусственно подвергнутые действию тестостерона, переставали продуцировать это вещество (R. Smith, 1973).

Аналогичного типа реакции описаны и для амфибий. В частности, опыты с головастиками 8 видов бесхвостых обнаружили реакцию испуга на специфический кожный секрет головастиков. Обнаружен «запах страха» и у домовых мышей: если обычно в группах этих грызунов запах отдельных особей имеет привлекающие свойства, то запах мышей, предварительно напуганных (обдуриванием или встряхиванием), вызывал отчетливую защитную реакцию.

Своевременное обнаружение опасности и сигнализация о ней обеспечивает повышение эффективности избежания нападения хищников (убегание, рассредоточение, затаивание и пр.). При этом и возможности непосредственной обороны, несомненно, выше в составе стаи: в ряде случаев стадо (стая) вполне успешно обороняется против хищника, от которого одиночная особь защититься не в состоянии. Так, наблюдения за стаями скворцов *Sturnus vulgaris* в Англии обнаружили активную реакцию их на пернатых хищников: обнаружив хищника, большая (до 50 тысяч особей) стая скворцов уплотняется, выстраивается клином и бросается на него. Оборона столь эффективна, что хищники избегают встреч с массовыми скоплениями скворцов. Столь же активно ведут себя колониальные околородные и морские птицы (чайки, чистиковые).

Известна коллективная оборона от нападения волков у крупных копытных; вообще в стадах копытных хищники обычно берут лишь отстающих или «умышленно» отбитых в сторону животных. У обезьян самцы, в норме довольно агрессивно относящиеся друг к другу, «кооперируются» при совместной защите от хищников. Так, в частности, обстоит дело у ревунов *Allouatta palliata*; павианов чакма *Papio ursinus* и анубисов *P. anubis*: при опасности они образуют группу, в центре которой располагаются самки с молодыми, а по периферии — агрессивные взрослые самцы. Такое построение стаи напоминает «оборонительное каре» некоторых копытных и, видимо, столь же эффективно.

Жизнь в группе сопряжена и с некоторыми другими преимуществами: экономный тип энергозатрат (метаболический «эффект группы»), возможность передачи опыта молодым через подражание и прямое обучение и др. Вместе с тем, как уже говорилось, в многочисленных скоплениях возрастает вероятность конкуренции. Поэтому биологические преимущества группового образа жизни должны быть поддержаны упорядоченными пространственными взаимоотношениями особей и специальными формами интегративного поведения.

Пространственные взаимоотношения особей в стадах и стаях. У животных, ведущих групповой образ жизни, и пространственная дифференциация имеет групповой характер и выражается в виде закономерного распределения отдельных внутривидовых структур — колоний, стай, стад. У кочующих животных степень привязанности к территории отдельных групп (стада, стай¹) может быть различной в зависимости от экологических особенностей вида и типа структурированности внутривидовой

¹ В экологическом смысле эти термины равнозначны, хотя ряд авторов иногда применяет их для обозначения разных по масштабам группировок. Особенно часто это встречается в ихтиологии, где стаями называют локальное скопление рыб, а понятие стада практически эквивалентно рангу географической популяции.

ционных отношений. Этот вопрос будет рассмотрен ниже. В принципе можно отметить тенденцию уменьшения величины групповой территории и усиления эффективности ее маркировки и защиты по мере усложнения внутристадной организации. У видов с наиболее сложной организацией стада, позволяющей координировать действия всех особей (например, у обезьян), формируется общий групповой участок обитания. Все перемещения стада укладываются в пределы этого участка, который животные активно маркируют и даже защищают. В этом случае, как и у оседлых животных, складывается система постоянных путей передвижения, фиксированные места ночевки, водопоев, кормления и т. п.

Внутренняя структурированность стада как подвижной группировки подчиняется задачам четкой регуляции взаимного расположения в пространстве и высокой степени синхронизации действий составляющих группу особей. В этологии хорошо разработано представление о дистанциях, активно поддерживаемых особями в составе стада (стаи). Говорят об *индивидуальной дистанции*, которую соблюдают особи по отношению друг к другу. У млекопитающих и птиц индивидуальная дистанция всегда больше спереди, в поле зрения, чем сбоку или сзади. Индивидуальная дистанция отражает тенденцию к пространственному отделению от других особей. *Социальная дистанция*, напротив, подчеркивает связность животных в стаде: это максимальное расстояние, на которое животное может отойти от группы. Взаимодействие этих двух тенденций — приближения и отдаления — формирует «жизненное пространство» особей в стаде, в пределах которого нет других животных, и каждая особь обладает определенной степенью свободы. Находясь внутри этого пространства, особь взаимодействует с другими животными; расстояние, в пределах которого осуществляются внутригрупповые связи, называют *стадной дистанцией* (Л.М. Баскин, 1991).

На базе индивидуальных и социальных дистанций формируется внутренняя структура стада (стаи) как в смысле взаимного расположения особей, так и в виде определенных форм взаимоотношений, обеспечивающих сохранение целостности группы при постоянных перемещениях в пространстве.

Наблюдения и эксперименты показывают, что даже в наиболее просто организованных стаях рыб и птиц расстояние между особями регулируется таким образом, что их взаимное расположение приобретает адаптивный характер. Показано, что в стаях рыб скоординированное расположение особей улучшает гидродинамические условия передвижения как отдельных особей, так и стаи в целом. Это основывается на взаимодействии вихревых следов, оставляемых отдельными особями в плотной среде, при котором часть их кинетической энергии используется соседними особями (рис. 10.3); видимо, в связи с этим стаи рыб, как правило, состоят из особей, близких по размерам (С. Breder, 1965; Д.В. Радаков, 1967; D. Weihs, 1973).

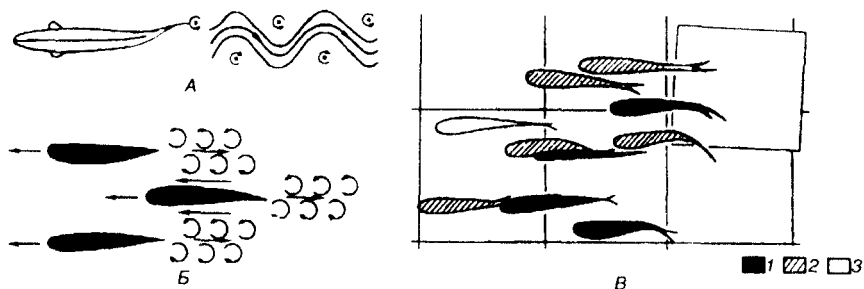


Рис. 10.3. Вихревые следы от плывущих рыб и расположение рыб в стае. *А* — вихревые следы позади плывущей рыбы (по Н.В. Кокшайскому, 1974); *Б* — использование вихревых следов в группе рыб (по D. Weihs, 1973); *В* — прорисовка движущейся стаи рыб по стереофотографии (по J. Cullen et al., 1965);

1 — рыбы, плывущие на расстоянии 11—13 см от дна; 2 — то же, 14—16 см; 3 — то же, 19,8 см

Формы построения птичьих стай также улучшают аэродинамические условия полета. Конкретный тип построения определяется размерами птиц, особенностями их зрительного аппарата, условиями полета (высота, направление, погода), количеством птиц в стае. Расчеты показывают, что плотный фронтальный строй из 25 крупных птиц и более позволяет снизить мощность, потребляемую для создания подъемной силы, почти в три раза. Это происходит путем утилизации соседями зон восходящих потоков воздуха, возникающих сбоку от концов крыльев каждой птицы. Реально энергетический выигрыш не столь значителен и отличается у разных видов, завися от частоты и степени синхронности движения крыльев, положения птицы в строю и ряда других факторов (J. Badgerow, 1988; F. Hainsworth, 1989; D. Hummel, M. Veukenberg, 1989). В клинообразном строю оптимальный угол зависит от числа птиц в стае; наименьшие аэродинамические преимущества имеет птица, летящая в вершине угла. Скученность стаи, занимающей трехмерное пространство, создает меньше аэродинамические выгоды. Однако и в скученных стаях, более свойственных птицам мелких размеров, взаимное расположение особей упорядочено и напоминает таковое в косяках рыб. Помимо улучшения механических условий движения, характер построения стаи обеспечивает свободу маневра как всей стае, так и отдельных особей в пределах их «жизненного пространства»; все это весьма важно для группы, находящейся в движении.

Определенная структура («строй») стаи поддерживается системой специальных адаптаций, основывающихся на свойственных стадным животным стереотипах поведения, направленного на постоянную ориентацию на соседних особей. Этот процесс облегчается такими морфологическими приспособлениями, как контрастные элементы окраски, различные формы локации, ольфакторное восприятие сосе-

дей и др. У птиц и млекопитающих большую роль в поддержании строя играет активная звуковая сигнализация: реагируя на звуки соседей, отдельные животные направленно поддерживают свое положение в стае. Этим обеспечивается сохранение целостности стаи и поддержание устойчивых информационных связей, лежащих в основе функциональной структуры групп.

10.3. ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ИНТЕГРАЦИЯ

Рассмотренные формы пространственной дифференциации представляют собой механизмы увеличения дисперсности в распределении популяции по территории. Их основное адаптивное значение заключается в снижении конкуренции за ресурсы. Но, как уже говорилось, «центробежный» процесс пространственной дифференциации не может быть бесконечным — этому противостоит задача интеграции особей в пространстве, без чего не могут быть реализованы важнейшие общепопуляционные функции: воспроизводство, регуляция плотности населения, общепопуляционная реакция на внешние условия, взаимоотношения с популяциями других видов. Поэтому в общей системе популяционных адаптаций механизмы, определяющие устойчивое поддержание контактов между особями, их интеграцию в единую функциональную систему, имеют важнейшее биологическое значение. Эти механизмы действуют «центростремительно», у территориальных животных как бы уравновешивая действие пространственного разобщения в создании суммарной пространственно-этологической структуры, в которой достаточно низкий уровень конкуренции сочетается с достаточно высокой контактностью, обеспечивающей бесперебойное функционирование популяции. У стадных животных поддержание устойчивых информативных контактов не только предоставляет условия сохранения адаптивного построения стада (стаи), но и лежит в основе поддержания целостности стада как функциональной популяционной системы.

Поддержание информационных контактов. В основе механизмов интеграции лежат два взаимосвязанных процесса: непрерывная информация о месте локализации отдельных особей и их группировок и наследственно детерминированный стереотип поведения, стимулирующего животное к поиску и поддержанию контактов с себе подобными.

Информация о присутствии особей своего вида обширна и многообразна. В нее входят как «личные сигналы», воспринимаемые визуально, на слух и по запаху, так и различные «попутные» формы информации: следы, тропы, поеди, норы, гнезда, фекалии и т. п. У некоторых рыб в качестве такой информации могут выступать электрические разряды, у ряда видов беспозвоночных — механические колебания воды. Немалое значение имеют все формы обозначения занятой территории, попутно с основной функцией несущие инфор-

мацию о присутствии особей своего вида, пригодности данной территории для жизни. К этому добавляются специальные формы общения — такие, как сигналы об опасности, половые призывы, реакции испуга и т. п. Вся сумма информации в виде различных сигналов, характерных изменений рельефа и растительности, иных следов жизнедеятельности образует в местах постоянного обитания животных *биологическое сигнальное поле* (Н.П. Наумов, 1973, 1975, 1977), которое служит мощным стимулом реализации интеграционного поведения.

На сумму информации животные реагируют проявлением специфического поведения. Показано, например, что большие песчанки *Rhombomys opimus* охотнее селятся на колониях того же вида (даже пустующих), чем в аналогичных местах по соседству; их привлекают норы и измененный рельеф вокруг них. В колониях северных качурок *Oceanodroma leucorhoa* новые особи охотнее селятся вблизи от загнездившихся ранее, ориентируясь на вид гнездовых нор и голоса птиц; сооружение искусственных нор и проигрывание записанных на магнитофон криков успешно способствовали формированию таких колоний (R. Podolsky, S. Kress, 1989).

Подобное явление характерно для многих других животных. Так, в лабораторных условиях ящерицы *Anolis auratus* активно стремятся присоединиться к особям своего вида. Ориентация идет, по-видимому, на основе зрительной рецепции: при отсутствии особей своего вида эти ящерицы присоединялись к внешне похожим особям близкого вида *A. tropidogaster*.

У ряда видов морских беспозвоночных (морские уточки *Balanus*, медузы *Aurelia* и др.) подвижные личинки оседают и успешно развиваются преимущественно в тех местах, где уже прикрепилась другая особь; так рассеянные в толще воды личинки формируют компактные колонии прикрепленных форм. Более подробные данные по мидиям *Mitilus edulus* показывают, что наиболее эффективное оседание идет не в центре колонии, а по периферии ее; такое поведение личинок регулируется, вероятно, через концентрацию метаболитов в воде.

Икрометание ряда видов рыб определяется местом расположения уже отложенных кладок. В опытах с *Cichlasoma nigrofasciatum* выяснено, что если место откладки первой порции икры формируется случайным образом, то последующие кладки с высокой степенью достоверности определяются местом ранее отложенной икры (P. Weber, S. Weber, 1971). То же известно для других видов рыб, а также для амфибий. Так, в полевых опытах с лесной лягушкой *Rana sylvatica* кладку икры перенесли в пруд, в котором икрометание еще не началось. Через несколько дней все отложенные в этом пруду кладки концентрировались в непосредственной близости от интродуцированной икры (R. Howard, 1980).

Известно, что головастики бесхвостых амфибий образуют скопления. В экспериментах с жабой *Bufo americanus* было показано, что они формируются не случайно: при запуске в общий аквариум головастиков разных кладок они вскоре группировались по «родственному» принципу, образуя скопления головастиков одной кладки. Во всех этих случаях интеграция особей скорее всего определяется химическими стимулами.

Давно известно, что в годы депрессии численности грызунов зверьки распределены группами, которые могут располагаться далеко одна от другой, сохраняя внутри себя характерные для вида формы расположения участков и взаимодействия особей. Образованию таких групп предшествует период повышенной подвижности, который можно характеризовать как «поиск контактов». Так, в Московской области при резком (десятикратном) снижении численности обыкновенных полевков *Microtus arvalis* подвижность зверьков возросла в три раза. Более высокая подвижность при низкой плотности была зарегистрирована и у американских «белоногих мышей» *Peromyscus leucopus*. Наблюдения в естественных популяциях полевых мышей *Apodemus agrarius* в Польше показали, что количество расселяющихся зверьков, оседающих в данном месте, прямо пропорционально числу оседло живущих здесь особей (Р. Троян, 1965). Эти наблюдения показывают роль интегративного поведения в формировании естественных внутрипопуляционных группировок.

Реальные пути формирования таких групп прослежены, например, при работе по борьбе с грызунами в природных очагах инфекций. Так, монгольские песчанки *Meriones unguiculatus*, выжившие после обработки ратицидами больших территорий, оставили свои участки и перешли к ненаправленным перемещениям, в процессе которых встречались с другими животными и уже группами вновь переходили к оседлому образу жизни. Характерно, что в период кочевок между песчанками явно преобладали мирные, контактные формы поведения (Д.П. Орленев, 1981; Д.П. Орленев, С.В. Переладов, 1981). Увеличение подвижности серых крыс после дератизации животноводческих помещений наблюдал А.Н. Козлов (1980), также связывающий это явление с формированием новых групп. «Тяга к контактам» показана и в экспериментах с грызунами, хотя в целом этот вопрос изучен еще явно недостаточно. Не исключено, что это свойство неодинаково выражено у представителей разного пола и возраста. В опытах с древесной ящерицей *Urosaurus ornatus* в естественных популяциях удаление самок вызывало резкое повышение подвижности самцов: лишь 5 % их остались на своих участках; в тех же условиях удаление самцов не вызывало увеличения подвижности самок.

В сложившихся популяциях активный поиск информации и контактов составляет одну из характерных сторон исследовательского

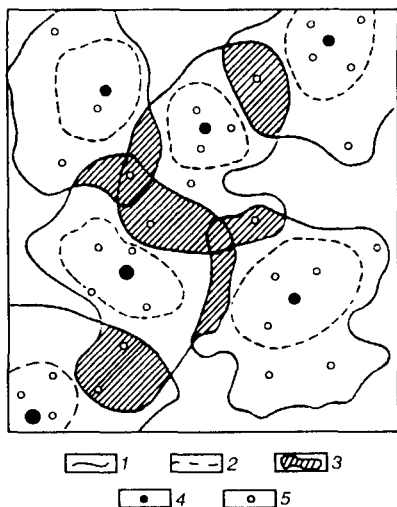


Рис. 10.4. Схема взаимного расположения участков обитания (по W. Vurt, 1943):

1 — границы участков обитания, 2 — границы их охраняемой части, 3 — зоны перекрытия ("нейтральные"), 4 — гнездовые убежища, 5 — дополнительные убежища

охрана участка проявляется лишь в отношении территории, на которую не налегают участки соседей¹, зоны же совместного использования маркируются всеми животными-сосеями, а активно защищаются только от «чужаков» (рис. 10.4). Области перекрытия участков представляют собой своеобразные «зоны контактов», в которых между соседними животными устанавливаются нейтральные или даже дружелюбные отношения на основе индивидуального опознавания. Так, наблюдения за малыми сусликами показали, что на общей части территории зверьки-соседи мирно кормятся рядом, при опасности прячутся в соседние защитные норы, совместно прогоняют с этой территории «чужаков» (А.Н. Солдатов, 1962).

Аналогичные наблюдения имеются и по другим видам. Показано, например, что пойманные в природе полевки-экономки *Microtus oeconomus* при парном объединении в экспериментальной камере демонстрировали преобладание агрессивных контактов, если это были

¹ В западной литературе понятие «территория» («territory») часто применяется именно в этом, узком, смысле — для обозначения активно охраняемой части участка обитания.

поведения: «патрулирование» участков, а также спонтанные выходы за их пределы с последующим возвращением характерны для хорошо изученных в этом отношении грызунов, а также других млекопитающих, птиц в репродуктивный период и некоторых других животных.

Интеграция у территориальных животных. В результате стремления к установлению контактов с особями своего вида у оседлых животных с интенсивным типом использования территории полное пространственное разобщение участков обитания встречается не так часто. Такой тип структуры свойствен, например, многим птицам, у которых гнездовые участки формируются только на время высидывания и выкармливания птенцов. У большинства млекопитающих и у многих других животных участки соседних особей в той или иной степени перекрываются. При этом активная

животные, пойманные в разных местообитаниях, и дружелюбных — если это оказывались зверьки с соседних участков (рис. 10.5). Такие же результаты ранее были получены в опытах с хлопковыми крысами *Syngmodon hispidus*. В экспериментах с разными видами рыб и птиц также было установлено, что предварительное визуальное знакомство снижало агрессивность при последующем ссаживании на общей территории.

Аналогичные зоны перекрывания имеются и у стадных животных, которым свойственно обладание групповыми участками. У волков, например, на стыках участков соседних стай имеются особые «буферные зоны», которые посещаются стаями лишь на короткое время и при обилии пищи не используются для охоты. Последнее обстоятельство послужило основанием для предположения о том, что «буферные зоны» функционируют как места беспрепятственного воспроизведения популяций жертв (D. Mech, 1977). У кошачьих лемуров *Lemur catta* лишь небольшая часть группового участка используется только одним стадом. В местах перекрывания соседние стада контактируют друг с другом, что, в частности, облегчает переход самцов из группы в группу, а соответственно ведет к снижению уровня инбридинга (K. Jones, 1983).

Дифференцированное проявление территориальности с выделением в пределах участка активно охраняемой части открывает возможность «маневра» в использовании пространства: у грызунов, например, при увеличении плотности населения отмечается уменьшение размеров активно охраняемой территории, возрастание степени перекрывания участков и уменьшения их площади (рис. 10.6). Такая реакция адаптивна на уровне популяции как целого: это предохраняет популяцию от потерь на время, пока включаются и реализуются механизмы приведения плотности населения в соответствии с конкретной экологической обстановкой (см. гл. II).

Усилению контактности способствует и различное отношение особей-резидентов к представителям того же вида, проникающим на территорию их участка. Активная охрана территории не абсолютна. Известно, что рецептивные самки бурундуков и бурундуковых белок перестают защищать свои участки от самцов, которых до начала течки на свою территорию не допускают. В большинстве же случаев во все периоды года агрессия по отношению к особям противоположного пола отсутствует или проявляется вяло. У многих видов грызунов

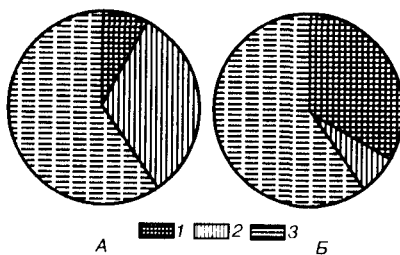


Рис. 10.5. Соотношение различных типов контактов в поведении «знакомых» (А) и «незнакомых» (Б) полевок-экономок при ссаживаниях на нейтральной территории (по Е.В. Иванкиной, 1974):

1 — агрессивные контакты, 2 — дружелюбные, 3 — нейтральные

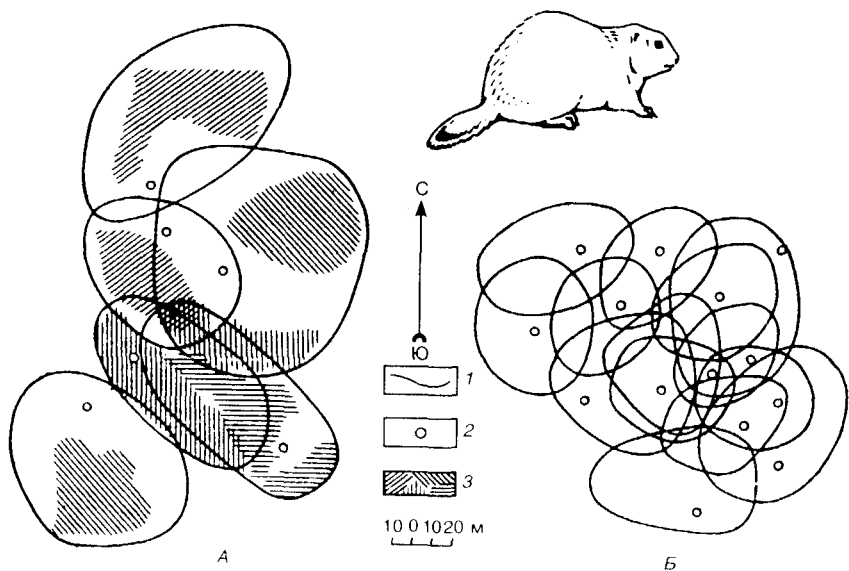


Рис. 10.6 Участки обитания взрослых сусликов *Citellus pygmaeus* в годы низкой (А) и высокой (Б) плотности населения (по А.Н. Солдатовой, 1962):

1 — границы участков, 2 — постоянные норы, 3 — предпочитаемые места кормежки

участки самок, как и самцов, практически изолированы друг от друга, тогда как участки особей разного пола могут широко перекрываться. Исключение представляют виды, у которых забота о потомстве выражена только у самок: в этом случае в период выкармливания проявляется агрессия самок по отношению к самцам.

У грызунов и некоторых других позвоночных в ряде случаев регистрируется терпимое отношение к молодым животным. Показано, что у грызунов это определяется спецификой их запаха (D. Stoddart, 1974; M. Gorman, 1982). Этим объясняется слабая выраженность стресса у молодых расселяющихся животных в отличие от взрослых внутрипопуляционных мигрантов, встречающих неизбежную агрессию со стороны резидентов (И.А. Шилов и др., 1969; И.Н. Ивашкина, 1975). Таким путем обеспечивается важная общепопуляционная функция дисперсии молодых особей, способствующей увеличению занятого популяцией пространства.

Внутрипопуляционные группировки. На основе рассмотренных механизмов интеграции общая пространственная структура популяции реализуется в виде системы отдельных внутрипопуляционных группировок, в каждой из которых особи находятся в тесном информационном и функциональном контакте, поддерживая устойчивые взаимоотношения. У высших животных эти отношения строятся на личном опознавании членов группы, и пространственно-

этологическая структура служит основой стабильности и «управляемости» популяции как биологической системы.

Многочисленные наблюдения за различными видами животных из разных таксонов показывают, что даже в относительно однородных условиях местообитания равномерное или диффузное распределение особей встречается практически как исключение; у самых разных видов явно преобладает агрегированный тип распределения, при котором в составе популяции формируются группировки особей, более тесно связанных друг с другом, чем с другими аналогичными группировками. Их называют демами (J. Gilmer, J. Heslop-Harrison, 1954), субпопуляциями (С.С. Шварц, 1967), парцеллярными группировками (Н.П. Наумов, 1967, 1971), мерусами (В.Е. Флинт, 1977), внутрипопуляционными группировками (И.А. Шилов, 1977). Не вдаваясь в тонкие отличия этих понятий, констатируем лишь, что *внутрипопуляционные группировки* представляют собой совокупность особей и семей, живущих в ближайшем соседстве и непосредственно связанных друг с другом теми или иными формами сигнализации. Они возникают активно, и их биологическая роль заключается в различных типах взаимопомощи (Н.П. Наумов, 1967).

Дальнейшие исследования показали, что роль внутрипопуляционных группировок еще более значительна: они представляют собой элементарную структурную единицу популяции, и именно на их основе обеспечивается адаптивный ответ популяции в целом на изменения вне- и внутрипопуляционных условий. Несмотря на индивидуальную неустойчивость самих таких группировок (они могут у ряда видов распадаться и формироваться вновь; состав индивидов в каждой такой группировке может все время меняться), именно их существование обеспечивает устойчивость популяции в целом.

Интеграция особей в составе различного рода внутрипопуляционных группировок всегда сопровождается определенной степенью их пространственного сближения (перекрывание участков, тяга к контактам). Это ведет к некоторому повышению вероятности обострения внутрипопуляционной конкуренции. Ослабление негативных отношений, повышение рациональности использования ресурсов среды идет в этом случае через упорядочение взаимных отношений особей в группах. У высших животных это связано с проявлением специфических форм социального поведения, комплекс которого рассматривается как *этологическая структура внутрипопуляционных групп*.

В общей форме характер взаимоотношений особей во внутрипопуляционных группировках можно определить как более или менее выраженную систему типа «доминирование-подчинение», при которой отдельные особи отличаются в различных видах деятельности. Конкретное выражение форм доминирования-подчинения широко варьирует у разных видов, но всегда основывается на неравнозначности

особей, входящих в состав группировки. Такую систему взаимоотношений принято называть *иерархической*. При такой системе в составе группы выделяются особи разных рангов: «доминанты», «субдоминанты» (подчиняются доминантам, но господствуют над другими) и различные ступени «подчиненных» особей (субординанты).

Такая система иерархии имеет место у многих видов. В частности, она изучена у лабораторных белых мышей. В природных условиях линейный тип иерархии, по-видимому, свойствен серой белке *Sciurus carolinensis* (J. Pack et al., 1967); у пустынных кавий *Microcavia australis* в Аргентине участки самцов широко перекрываются, и на совместно обитаемой территории среди них устанавливается линейный тип доминирования-подчинения (J. Rood, 1970).

Иерархия такого же типа описана для некоторых рептилий, в частности для ящериц-игуанид, у которых такие отношения формируются в одноразмерных группах особей наряду с территориальностью; доминирующие особи заходят на участки соседей, не подвергаясь нападению с их стороны (D. Hunsaker, B. Burrage, 1969).

Однако в большем числе случаев линейная иерархия замещается групповой, при которой если и выделяется единственный доминант (по крайней мере, в экспериментальных условиях), то остальные особи не составляют линейного ряда соподчинения, а распадаются на две-три группы, в пределах которых животные более или менее равнозначны. Так, в частности, складывается структура отношений у многих видов полевок и других мелких грызунов.

Есть и иные варианты внутрипопуляционной иерархии. Так, у нильских крокодилов *Crocodylus niloticus* популяция, по-видимому, распадается лишь на две категории особей: доминантные самцы захватывают участки на отмели и защищают их, а все остальные особи участков не имеют. У отдельных видов наблюдается «деспотическое» доминирование одной особи при относительно равнозначном подчинении остальных. Такая структура отношений характерна, например, для хомячков *Onychomys lucogaster breviauritus*, по крайней мере, в условиях искусственного ограничения территории; близкая к ней — у черных крыс *Rattus rattus*. Особенно отчетливо, хотя и в своеобразной форме, такой тип взаимоотношений проявляется у диких домовых мышей, заселяющих замкнутые пространства построек человека.

Отношения доминирования-подчинения чаще наблюдаются только среди самцов, хотя у ряда видов параллельно формируются и среди самок, а у некоторых животных возникает общая система иерархии. Главное биологическое значение структурированности взаимоотношений заключается в том, что при этом повышается степень организованности и «управляемости» группы, что важно при нарастающей по мере совмещения участков вероятности конкуренции. Видимо, поэтому выраженность структуры взаимоотношений тем более отчетлива,

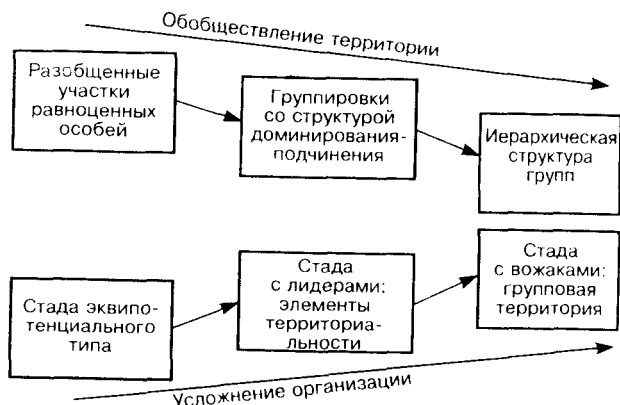


Рис. 10.7. Схема различных типов соотношения пространственной и этологической структуры популяций позвоночных животных (по И.А. Шилову, 1985)

чем в большей степени объединяются территории отдельных особей. В частности, деспотическое доминирование одного самца в группах домовых мышей напрямую связано с обитанием в замкнутых ограниченных пространствах: при поселении в природных биотопах этот вид формирует структуру в виде участков отдельных особей с мягкими формами доминирования-подчинения в группах.

В целом связь системы взаимоотношений в территориальных группах с характером использования пространства можно представить следующей схемой (рис. 10.7):

а) система неперекрывающихся участков обитания. Отчетливо выраженная охрана и маркировка территории; однородность особей по эколого-физиологическим свойствам; отсутствие доминантно-подчиненных отношений между ними (многие коралловые рыбы, неколонизальные птицы в период гнездования, млекопитающие семейства куновых и др.);

б) группа перекрывающихся участков обитания. Разделение участков на охраняемую часть и «зоны контактов»; отношения типа доминирования-подчинения, иерархия (многие ящерицы, мелкие грызуны и др.);

в) общая групповая территория. Жесткая иерархия с деспотическим доминированием (домовая мышь в постройках).

Ранговые отличия особей. Иерархическая соподчиненность особей в группах определяет различия в их поведении. Особи-доминанты обладают явными преимуществами и свободно проявляют различные формы деятельности. Так, у мозамбикских тилапий *Oreochromis mossambicus* более крупные самцы, имеющие высокий иерархический статус, чаще занимают территории, имеющие укрытия. В экспериментальных группах грызунов доминанты неогра-

ниченно передвигаются по всей территории, беспрепятственно подходят к корму, используют любые убежища и т. д. Подчиненные животные, напротив, ограничены в своих действиях поведением более высокоранговых: их перемещения лимитируются присутствием доминанта, то же относится к использованию укрытий и мест кормления. Чаще всего низкоранговые особи избегают контактов с доминантом, но иногда последний активно сдерживает передвижения подчиненных особей, отгоняет их от кормушек и т. п. При встрече с особями более высокого ранга субординанты демонстрируют особые формы «поведения подчинения», сдерживающие агрессию со стороны доминантов. Вообще, ритуальные формы поведения играют большую роль в снятии агрессии и нормализации деятельности группы в целом.

Нередко в результате таких взаимоотношений у наиболее низкоранговых животных смещается тип суточной активности: в опытных группах такие особи проявляют активность, в том числе кормовую, в периоды, когда неактивны доминантные животные. Нечто подобное можно отметить и в природе: наблюдения за мечеными грызунами показывают, что, в частности, активность молодых самцов, обычно занимающих низшие ранги, не совпадает с активностью взрослых высокоранговых особей либо во времени, либо в пространстве. В некоторых опытах у подчиненных животных отмечалась повышенная исследовательская активность, что можно рассматривать как стимул к миграции. Это подтверждается и наблюдениями в природе: низкоранговые особи, покинувшие свои участки и вошедшие в состав «внутрипопуляционных мигрантов», — обычное явление.

В поведении доминантных особей отмечаются специфические элементы, которые можно рассматривать как проявление некоторых общегрупповых функций. Отмечено, например, что доминирующие самцы домовых мышей активно маркируют и патрулируют территорию группы; то же наблюдается у монгольских песчанок и ряда других видов грызунов и зайцеобразных. У сумчатых летяг *Petaurus breviceps papuanus* самцы-доминанты метят не только территорию, но и подчиненных особей; таким образом индивидуальный запах доминанта приобретает роль фактора групповой интеграции. Подобным же образом поддерживается целостность «кланов» (групп, заселяющих единую систему нор) у барсуков с той разницей, что в этом случае мечение в группе взаимное, без четко выраженной иерархии.

У некоторых видов существенна роль доминантов во взаимоотношениях с «чужими» особями. Так, у домовых мышей именно доминирующие самцы активно охраняют групповую территорию от вторжения животных извне. Остальные особи, если и вовлекаются в борьбу, то обычно в меньшей степени; при этом активность нападений на «чужаков» обычно коррелирует с положением данной особи в структуре группировки. В семейных группах монгольских песчанок функцию

охраны групповой территории выполняют доминантные самки. Аналогичное «разделение обязанностей» в территориальных группах описано и у некоторых других видов.

Как показывают многочисленные наблюдения за искусственными популяциями лабораторных и диких домовых мышей, а также других видов млекопитающих, доминирующие самцы имеют определенное преимущество в половых контактах — как правило, тем большее, чем более четко выражена иерархическая структура. Таким образом, значение внутривидовых группировок как элементарных размножающихся единиц («демов») связано в первую очередь с высокоранговыми самцами.

Иерархическая соподчиненность животных в группах накладывает отпечаток и на их физиологические особенности. В опытах с белыми мышами выяснилось, что у подчиненных особей уровень обмена веществ был ниже, чем у доминантов; при удалении доминантов из групп уровень потребления кислорода у животных, занявших их место, повышался; при рассаживании поодиночке в течение недели повышался уровень обмена и у тех особей, которые не сумели занять высокоранговое положение (табл. 10.1). Это показывает, что снижение уровня обмена вызвано угнетающим влиянием высокоранговых особей.

Т а б л и ц а 10.1. Уровень потребления кислорода у самцов белых мышей, занимающих различные ранги в искусственных группах (по А. Murcha, М. Szwycowska, 1969)

Ранговое положение	Число особей	Средняя масса тела, г	Потребление O ₂ , мг/(г · ч)
Доминанты А, В, С	19	27,1 ± 0,94	5,264 ± 0,380
Доминанты D, E и субдоминанты	20	24,4 ± 0,83	3,280 ± 0,350
Субдоминанты через неделю	12	25,9 ± 1,38	5,303 ± 0,380

То же прослежено при исследовании зимних стай синиц-гаичек *Parus montanus*: у доминантов обмен веществ был выше, чем у других особей; если доминанта удаляли, его место занимала другая особь, после чего уровень потребления кислорода у этой птицы заметно возрастал (О. Hogstad, 1987).

Аналогичные данные получены в опытах с хомячками *Peromyscus maniculatus* («оленьи мыши»): уровень потребления кислорода был выше у доминантов, особенно ночью, в период активности. У подчиненных самцов, изъятых из групп, уровень и ритм потребления кислорода постепенно возвращались к норме.

В сложившихся группах различных видов грызунов и некоторых других млекопитающих подчиненные особи всегда проявляют определенно выраженную реакцию стресса, тогда как у доминантов стресс не выражен или выражен слабо. В природных условиях во внутривидовых группировках изученных в этом отношении видов грызунов также отмечается дифференциация особей по уровню стресса,

которая в целом соответствует различиям в размерах участков и их расположении. Поэтому есть все основания считать, что и в природе внутривидовые группировки строятся по иерархическому принципу на основе физиологической разнокачественности особей (И.А. Шилов, 1972; И.А. Шилов и др., 1973, 1977).

При всем различии особей, составляющих внутривидовую группировку, последняя, несомненно, представляет собой единое целое. Это видно уже из того, что, невзирая на определенную степень взаимного угнетения, отношения в группе более стабильны и терпимы, чем отношение тех же животных к вторгающимся в группу «чужакам». Агрессия по отношению к чужим особям зарегистрирована у многих видов как в экспериментах, так и в природной обстановке. Показано, в частности, что в природе грызуны, проникающие в состав оседлых группировок, характеризуются повышенным уровнем стресса (И.Н. Ивашкина, 1975). В приближенных к естественным условиям опытах с красно-серой полевкой в Японии было выяснено, что внедряющиеся в сложившиеся группировки новые особи, особенно самцы, занимают в них низшие ранги (М. Kawata, Т. Saitoh, 1988).

Целостность сложившейся группировки прослеживается и в более прямой форме. Так, изучение свободно размножающейся группы кроликов *Oryctolagus cuniculus* на большом (18 га) выгоне показало, что при нарастании численности популяции, происходящей от трех исходных пар, практически все население было сконцентрировано в три группы; обмен особями между ними был ограничен, расселения кроликов по свободной части выгона не наблюдалось (R. Mykitowycz, S. Gambale, 1965). По другим наблюдениям свободно живущая популяция домовых мышей, заселяющая чердачное помещение, распадалась на две группировки, которые не смешивались, несмотря на отсутствие препятствий к передвижению и отдельные переходы зверьков из группы в группу (К. Petruszewicz, R. Andrzejewski, 1962; К. Adamczyk, W. Walkowa, 1971). Подобная же реакция прослежена в эксперименте: при предоставлении двум сложившимся группам домовых мышей доступа друг к другу объединения этих групп не произошло, и особи чужой группы неизменно вызвали агрессивную реакцию (F. Rowe, R. Redfern, 1969). В аналогичных опытах с лабораторными мышами объединение групп состоялось после схватки между доминантами; в образовавшейся таким путем группе все мыши из группировки проигравшего схватку доминанта заняли подчиненное положение (Z. Nowak, 1971).

При контактах стаяк чижей *Carduelis spinus* члены стай, постоянно обитающих на данной территории, неизменно доминировали над проникающими в ее пределы группами; в то же время внутри стаяк сохранялись ранее сложившиеся отношения (J. Senar et al., 1990).

Таким образом, в результате тесных взаимодействий в территориальных группировках позвоночных животных формируется определенная разнокачественность особей по физиологическим свойствам, поведению и «вкладу» в общепопуляционные функции. Как будет показано далее, такая функциональная структурированность лежит в основе авторегуляторных реакций на уровне популяции как интегрированной целостной системы.

Группировки в популяциях растений. Групповое распределение в пространстве свойственно и структуре ценопопуляций растений. Элементы ценопопуляции размещены в пространстве закономерным образом; распределение субпопуляционных структур связано с поддержанием оптимальной плотности в условиях ценотической конкуренции. Структура популяций растений трехмерна и может рассматриваться как в горизонтальном, так и в вертикальном векторах. Вертикальная структура связана с размерами и возрастным составом растений; ярусность во многом определяет фотосинтетическую активность ценопопуляции и фитоценоза в целом.

В качестве элементов горизонтальной структуры популяций растений выступают ценопопуляционные локусы (субпопуляции), в роли которых могут рассматриваться любые участки ценопопуляции, отличающиеся по плотности особей, возрастному составу и общей фитомассе.

В пространственной структуре ценопопуляций широко распространено групповое распределение. Агрегированность растений в популяциях разномасштабна; в популяциях выделяются группы, существенно отличающиеся по размеру. Отличия в размерах группировок и плотности расположения растений в них определяются отчасти неоднородностью условий существования, а отчасти особенностями экологии: дальностью разноса семян и этапом формирования группировки. Последнее отражает динамику структуры, связанную с онтогенезом: развитие скопления начинается, как правило, с образования мелких сгущений за счет рассеивания семян материнской особи, затем следует развитие молодых растений и появление новых поколений. На этой основе увеличивается плотность и усложняется возрастной состав группировок, которые в конечном итоге смыкаются друг с другом в объединения более высокого уровня. По мере их развития меняется плотность, возрастная структура и степень дискретности растений. Как правило, молодые группировки характеризуются достаточно высокой плотностью и степенью дискретности; старые скопления более изрежены и часто смыкаются с соседними.

Если ценопопуляционные локусы представляют горизонтальную составляющую пространственной структуры, то вертикальная ее составляющая представлена ярусным распределением элементов структуры и тесно связана с размерами и возрастным состоянием растений.

Так, в лесных фитоценозах, отличающихся наиболее выраженной ярусностью, вертикальная структура отражает распределение крон деревьев разных возрастных групп: в схеме кроны генеративных¹ и сенильных¹ деревьев образуют первый ярус, молодые генеративные — второй, виргильные¹ — третий. Подобная ярусность связана с морфофизиологическими отличиями; в частности, разные возрастные группы отличаются строением листьев, что отражает приспособления к различиям условий освещения, влажности и температуры в разных ярусах. Сходным образом формируется ярусность подземной составляющей пространственной структуры: корневые системы разных возрастных групп «делят» подземное пространство, образуя ярусы, уходящие в глубину почвы.

Структурированность ценопопуляции в пространстве создает условия реализации адаптивных возможностей популяции и устойчивого участия ее в биогенном круговороте веществ. На уровне популяции в целом важное значение имеет неоднородность возрастного состава отдельных ценопопуляционных локусов, возникающая как результат их асинхронного развития. Возникновение неоднородности основывается на динамике формирования и развития локусов и связано с неравномерностью возобновления на разных участках и неодинаковыми темпами развития и отмирания особей в отдельных группировках. Для нормального существования целостной ценопопуляции необходим полный набор разновозрастных локусов; их неоднородность и асинхронность развития представляют собой основу устойчивости ценопопуляций (Л.Б. Заугольнова и др., 1988).

Интеграция в стадах и стаях. У кочующих групповых животных элементарной единицей популяции является отдельное стадо (стая). Формирование стад как целостных единиц полностью определяется врожденным стремлением находиться в контакте с другими особями своего вида. Это, в частности, выражается в постоянном слежении за соседями, поддержании внутростадных дистанций и проявлении раздражительных реакций, свойственных практически всем стадным животным. На этой основе формируется не только адаптивная пространственная структура стад (стай), но и синхронизация деятельности всех особей, без чего невозможно поддержание целостности подвижной группировки. Степень сложности структуры и внутренней организации стада варьирует у разных видов животных.

Стаи эквипотенциального типа. В относительно просто организованных стаях рыб и некоторых (особенно мелких) птиц каждая особь в равной степени ориентируется на группу ближайших соседей, с которыми находится в постоянном информационном контакте. Особи в составе стаи сходны по своим индивидуальным свой-

¹ См. пл. 12.

ствам и практически равноценны по их экологическому значению для стаи в целом. Такие стаи принято называть *эквипотенциальными*; особи в них, подражая действиям соседей, одновременно являются объектами подражания для других.

Роль врожденных имитационных рефлексов наглядно продемонстрирована в экспериментах на нескольких видах рыб. Так, в аквариуме, разделенном продольной стеклянной перегородкой, размещались две группы рыб, поддерживающих между собой визуальный контакт. Одна из групп время от времени подвергалась раздражению электрическим током, что вызывало бросок в дальнюю половину аквариума. Вторая, интактная, группа в 83—95 % опытов совершала такой же бросок, имитируя поведение первой. На этой основе оказалось возможным выработать у рыб условный рефлекс, безусловной основой которого является подражательная реакция. Характерно, что такая реакция регистрируется только у стайных видов рыб и проявляется тем более отчетливо, чем более четко выражена стайность у данного вида. Отмечается одно важное обстоятельство: подражательная реакция проявляется сильнее, если объектом для подражания служит группа рыб; на действия одиночной особи такая реакция нередко вообще отсутствовала (Э.Ш. Айрапетянц, В.В. Герасимов, 1965; В.В. Герасимов, 1965, 1967). На этой основе открывается возможность индивидуального маневра отдельных членов стаи в пределах их «жизненного пространства», не нарушающего движения стаи в целом (E. Shaw, 1965).

У рыб, помимо подражания, определенное значение в интеграции групп имеет химическая коммуникация. На примере золотого караса *Carassius auratus* показано, что если экстракт соскобов эпителия выступает в качестве «вещества испуга», то смывы с поверхности кожи интактной рыбы обладают привлекающим действием и, видимо, способствуют поддержанию целостности стаи (P. Saglio, J. Blanc, 1989).

Многочисленные наблюдения за стаями птиц в природе показывают, что и у них подражательные реакции (часто — в сочетании с активной звуковой сигнализацией) имеют большое значение в интеграции поведения стаи при реакции на опасность, условия кормления, смену направления полета и пр. Эксперименты с большими синицами показали существенную роль взаимного подражания в эффективности питания (J. Krebs et al., 1972). Показано также, что объединение птиц в стаи улучшает способность выбора направления полета при «хоминге» и во время миграций. Причина этого, вероятно, заключается в том, что в стае всегда находятся птицы, быстрее ориентирующиеся и более уверенно выбирающие направление полета; подражательная реакция, направленная на этих птиц, облегчает ориентацию всей стаи.

При всей однородности составляющих эквипотенциальную стаю особей иногда обнаруживается внутренняя структурированность стаи в виде образования в ее составе нескольких группировок. Это харак-

терно как для рыб, так и для птиц. Происхождение и биологическая роль таких группировок не совсем ясны; не исключено, что они имеют определенное гидро- (аэро-) динамическое значение.

Гораздо чаще в таких стаях можно наблюдать «временную разнокачественность», связанную с тем, что одна или (чаще) несколько особей по каким-либо причинам резко изменяют свое поведение. Так бывает, например, когда к стае птиц или рыб приближается хищник: первыми его замечают особи, находящиеся в стае со стороны его приближения. Реакция этих особей на основе подражания определяет собой изменение поведения всей стаи; на какое-то время эти особи оказываются в положении лидеров. То же бывает, когда стая встречается с препятствием, попадает в места скопления пищевых объектов и т. п. У птиц такие ситуации обычно сопряжены с подачей звуковых сигналов.

В отдельных случаях в стаях такого типа обнаруживается и более сложная структура взаимоотношений. Так, в стаях верховки в определенных условиях проявляются элементы доминантно-соподчиненных отношений (Б.В. Выскребенцев, Н.В. Савченко, 1971), что названные авторы рассматривают как приспособление к выживанию при ухудшении условий обитания. Подобная же система отношений обнаружена в опытах с мальками атлантического лосося *Salmo salar*, причем агрессивность и четкость взаимной подчиненности усиливались при отсутствии корма. Впрочем, и при достаточной обеспеченности кормом наблюдалась разнокачественность в таких группах, выражавшаяся, в частности, в более низких темпах роста подчиненных особей (Р. Symons, 1968, 1971).

Стада с лидерами. В более сложных случаях структура взаимоотношений строится на основе функциональной неоднородности особей, основанной на их отличиях по морфофизиологическим свойствам. Такая система взаимоотношений наиболее характерна для стадных млекопитающих, но в упрощенной форме встречается и у некоторых птиц. На основе разнокачественности особей в стадах такого типа наблюдается уже не просто синхронизация деятельности отдельных особей, но и проявление целостной реакции стада, основанной на элементах управления, разделения функций, «опеки» и других сложных форм общественного поведения.

«Первой ступенью» в упорядоченном взаимоотношении особей в стаде, а соответственно и в его управляемости можно считать стада с лидерами. Под лидером понимается особь, на которой постоянно или в течение определенного времени концентрируется внимание других особей и которая благодаря этому своим поведением определяет направление и скорость движения, места и время кормежки и отдыха и другие формы деятельности стада в целом. При этом в отличие от вожаков, о которых речь пойдет ниже, лидерам не свойственны

действия, направленные на активное руководство стадом; их роль в синхронизации деятельности стада целиком основывается на подражании со стороны других особей. Подражательная реакция играет в существовании стад такого типа не меньшую роль, чем в эквипотенциальных стадах, с той разницей, что она более направлена и в течение долгого времени фиксируется на определенных особях — лидерах.

В большинстве случаев в положении лидеров оказываются наиболее опытные взрослые животные. В стадах северных оленей лидерами становятся взрослые самки, которые по сравнению с самцами обладают более богатым индивидуальным опытом: помимо навыков жизни в стаде важности приобретают еще и самостоятельный опыт, так как ежегодно во время отела уходят из стада и некоторое время живут отдельно (Л.М. Баскин, 1970). У многих других копытных (зебры, антилопы) лидерами в смешанных стадах, напротив, бывают самцы; в этом случае именно они обладают более широким опытом, так как во время гона ведут одиночный территориальный образ жизни. Биологическое значение лидерства заключается в том, что индивидуальный опыт отдельных животных становится достоянием всего стада. Это повышает уровень адаптивности его действий, а соответственно и выживаемости.

Физиологические механизмы, определяющие концентрацию внимания и направленность подражания на лидеров, изучены недостаточно. Наиболее вероятно, что внимание стада привлекают особи, чем-то отличающиеся от других. Описан, например, нетипичный случай лидерства в стае карасей: во главе стаи оказались особи-альбиносы. Видимо, необычность окраски привлекала внимание и способствовала реализации подражания именно этим особям (С. Breder, 1959). Явление «временного лидерства», упомянутое выше, основывается на том же: подражание особям, отличающимся своим поведением. Л.М. Баскин (1970) описывает проявление такого механизма у северных оленей: в некоторых случаях резкий бросок неопытных, пугливых молодых оленей может временно увлечь за собой все стадо. Можно полагать, что в обычных ситуациях лидерство старых опытных животных обусловлено их более уверенным и направленным поведением, особенно при смене обстановки, когда у менее опытных животных возникает ориентировочная реакция.

Таким образом, стереотип поведения, выраженный в концентрации внимания на лидерах и подражании им, вносит в систему взаимоотношений в стаде элементы управляемости, что повышает его устойчивость.

Помимо выделения лидеров, в стадах такого типа отмечаются и другие формы усложнения структуры. В частности, в крупных стадах копытных обычно формируются внутростадные группировки особей, более тесно связанных друг с другом, чем с другими животными в

стаде. В больших стадах зебр такие группировки численностью 10—15 голов выявляются во время пастбы, тогда как в движении стадо выглядит вполне монолитным (Н. Klingel, 1970). У северных оленей такие группировки имеют семейный характер. Аналогичные внутристадные структуры описаны у гиеновых собак, сеймурий, благородных оленей, серн, а также у ряда других видов.

Значение таких внутристадных группировок весьма существенно. Они являются структурной основой управляемости стада и сохранения его целостности; в них молодые животные приобретают жизненный опыт и на базе подражания взрослым формируют стереотип адаптивного поведения. Известно, что отделение молодых (шестимесячных) северных оленей от матерей приводит к резкому увеличению зимних потерь веса. Показано, что при нарушениях внутристадных группировок ослабевают внутренние связи, стадо теряет устойчивость и легко распадается (Л.М. Баскин, 1970; Y. Espmark, 1970).

В ряде случаев в стадах с лидерами возникают некоторые формы доминантно-подчиненных отношений, чаще всего временных, связанных с какой-то определенной формой деятельности. Такие отношения складываются независимо от лидерства, как самостоятельная форма структурированности стада. Например, у северных оленей лидируют в стаде важеньки, а при добывании корма из-под снега в кормящихся группах доминируют взрослые быки. В стадах лошадиных антилоп *Hippotragus equinus* высшее место в иерархии занимает самец, а в качестве лидера выступает наиболее высокоранговая самка. У бизонов образуется система иерархического соподчинения среди самцов с преимуществом высокоранговых особей в спариваниях. На основе внутренней структурированности определяются такие общестадные функции, как наблюдение за опасностью и активная охрана от нападения хищников. В частности, у ряда видов отдельные особи в большей степени, чем другие члены стада, несут сторожевую функцию. Это могут быть животные, не являющиеся лидерами (но чаще всего доминирующие в одном из внутристадных подразделений), а могут быть и лидеры. В последнем случае (он характерен, например, для некоторых видов козлов и баранов) роль лидера становится более сложной, и по своему положению и значению для стада эти животные приближаются к настоящим вожакам.

В стадах, построенных по принципу лидерства, наряду с широкими миграциями наблюдаются и некоторые формы привязанности к территории. Это характерно, в частности, для ряда видов антилоп. Так, самки водяных козлов *Kobus defassa*, *K. ellipsiprimnus* держатся стадами, каждое из которых перемещается в границах, перекрывающих участки нескольких самцов; последние ведут одиночный территориальный образ жизни (М. Kiley-Worthington, 1965). У буйволов *Bubalus bubalus*, акклиматизированных в Австралии и затем одичавших, стада представ-

лены семейными группами и занимают небольшие участки, часто перекрывающиеся с участками других групп. Использование участка упорядочено: имеются определенные места отдыха, пастбы, водопоя и т. п.; привязанность к ним выражена весьма отчетливо (D. Tulloch, 1969). Уже говорилось, что на время гона самцы многих стадных копытных переходят к оседлому образу жизни, формируя участки обитания. В большинстве описанных случаев направленная охрана и маркировка участка не выражены или выражены слабо, хотя имеются и исключения. Например, у ошейникового пекари *Dicotyles tajacu* небольшие стада держатся в пределах участков площадью от 0,5 до 1,6 км² (иногда больше), причем отмечены случаи активной охраны этой территории или части ее, а также маркировка с помощью секрета пахучих желез. Периферические части участков соседних стад могут перекрываться (R. Schweinsburg, 1971).

Стада с лидерами наиболее характерны для копытных млекопитающих; некоторые элементы такого типа структуры встречаются в стаях птиц.

Стада с вожаками. Наиболее сложна структура взаимоотношений в стадах, построенных по доминантно-иерархическому принципу во главе с вожаками. Вожак, в отличие от лидера, активно направляет деятельность стада путем специальной сигнализации, а подчас и с применением прямой агрессии. Эти особи выполняют ряд функций общестадного значения и выступают в качестве доминантов в данной группе животных. Стада такого рода наиболее характерны для приматов, но встречаются и у некоторых видов копытных, крупных хищных млекопитающих, а в упрощенной форме — у некоторых куриных птиц и китообразных.

Иерархическая структура отношений в стаде помимо присутствия вожака-доминанта может отличаться у разных видов, а иногда изменяется даже у одного стада при смене экологических ситуаций. Так, у большинства видов зебр формируются смешанные стада, состоящие чаще всего из одного жеребца (вожак-доминант) и нескольких кобыл с жеребятами; среди кобыл устанавливается иерархическая система соподчинения. Вожак охраняет стадо и не допускает к нему холостых жеребцов. В движении лидирует старая кобыла, за ней следуют жеребята в порядке увеличения возраста, далее — взрослые члены стада; замыкает строй стада жеребец-вожак (H. Klingel, 1964, 1968, 1970, 1972). По сходному принципу построены табуны одичавших лошадей и ослов.

Весьма разнообразна структура стад приматов. У некоторых лемуров в группах самки доминируют над самцами либо постоянно (*Lemur catta*), либо только при кормлении (*L. coronatus*). Но это свойственно не всем видам: у всеядных *L. fulvus* доминирования в группах не обнаружено (P. Kappeler, 1990; M. Pereira et al., 1990). У игрунковых

обезьян *Callithrix jacchus* (наблюдения за модельными группами) один из взрослых самцов доминирует над другими самцами, но не над самками и детенышами. Среди самок строится своя система иерархии, не распространяющаяся на самцов и детенышей. Доминирование не сопровождается агрессией, но на незнакомую особь активно нападают доминанты (в зависимости от пола «чужака»), которых поддерживает вся группа (G. Epplé, 1970).

У различных видов макак (*Macaca mulatta*, *M. sylvana*, *M. nemestrina*, *M. irus*, *M. radiata*), помимо доминирования самца-вожака, устанавливается очень стабильная линейная иерархия остальных членов стада. В эту систему включаются и самки, ранг которых может меняться соответственно рангу спаривающегося с данной самкой самца. Ранг молодых зависит от ранга матери. Внутри стада образуются группировки со своей внутренней системой иерархии. Со стороны самцов-вожачков проявляются все элементы активного управления стадом, вплоть до проявления прямой агрессии.

Сходную структуру имеют стада павианов, например гелад *Theropithecus gelada* и гамадрилов *Papio hamadryas*. Эти обезьяны держатся небольшими группами, состоящими из самца-вожака и нескольких самок с молодым. Иногда такие группы объединяются в большие (более 100 особей) стада. Самец-вожак охраняет стадо, подавляет сексуальную активность других взрослых самцов в смешанных стадах; вожаки семейных групп нетерпимо относятся друг к другу и, используя сигналы угрозы, не позволяют самкам приближаться к другим группам (H. Kummer, 1972). Четкая система иерархических взаимоотношений характерна и для стад бабуинов *P. papio*; у этого вида особи четко дифференцированы во время передвижений стада: в центре находятся самки с детенышами, а по периферии — самцы, причем наиболее старые составляют арьергард.

У лангуров *Presbytis entellus*, *P. johnii* стадо формируется на основе деспотического доминирования взрослого самца-вожака при относительно слабой дифференцированности остальных членов стада (5—10 взрослых самок с детенышами, неполовозрелые особи). Внимание сосредоточено на вожаке, взаимоотношения носят мирный характер, за исключением периода формирования группы, когда наиболее сильный самец изгоняет соперников и даже убивает более слабых неполовозрелых самцов. В сложившихся группах вожак активно нападает на чужих самцов, пытающихся проникнуть в группу. Во время передвижений стада самцы охраняют и защищают самок и детенышей, не давая им рассиваться.

Неодинакова структура стад гоминид. У гориллы *Gorilla gorilla* она весьма сходна со структурой макак и павианов. У гиббонов *Hylobates lar*, *H. pileatus*, *H. syndactylus* группы моногамны и состоят из взрослых самца и самки с молодым; иерархическое соподчинение выражено

слабо, в группе преобладают дружественные формы контактов. Шимпанзе *Antropopithecus troglodytes* образуют группы различного состава с преобладанием мирных форм контактов, но все же структурированные, так как в стаде отчетлива тенденция к интеграции особей — в основном на возрастной основе. Показано, в частности, что самцы старше 21 года сильно связаны друг с другом и с α -самцом; последний представляет собой центральное интегрирующее звено в группе. В неволе в группах шимпанзе всегда выделяются вожаки.

В стадах рассматриваемого типа структура и организация деятельности группы поддерживается на основе подражания, а также в большей степени благодаря обширной системе коммуникации. Подражательные реакции усложнены: лишь у копытных и немногих приматов они направлены непосредственно на вожака; в большинстве же случаев эти реакции проявляются внутри подгрупп по отношению к более высокоранговым особям. Вожак воздействует на стадо более активно (сигнализация, ритуализированная, а иногда и прямая агрессия), нежели личным примером.

Для животных, стада которых построены по доминантно-иерархическому принципу, обычна привязанность к определенной территории. Так, наблюдения за джунглевыми курами *Gallus gallus* показали большую привязанность к определенным участкам: за три года окольцованные птицы перемещались в среднем всего лишь на 75 м. На участках каждой стаи имеются места ночевки и дневного отдыха, определенные места кормления. Перемещение птиц по участку имеет строго закономерный характер (M. Collias et al., 1966).

Наиболее выражены групповые территории у обезьян. Обычно в пределах стадного участка выделяется центральная часть, используемая наиболее интенсивно и, как правило, только одной группой животных. Широко используется маркировка территории, в том числе акустическая. У ряда видов (тонкотелы, макаки и др.) она дополняется прямой агрессией по отношению к другим стадным группам. В то же время периферические области участков соседних стад чаще всего перекрываются даже в условиях невысокой численности. Использование стадного участка довольно четко регламентировано: имеются постоянные пути переходов, места кормления, которые могут меняться в зависимости от сезонного хода кормности, водопой, места ночлега и т. п. Иными словами, усложнение внутренней структуры стад открывает возможность более эффективного использования ресурсов на ограниченной территории.

Сравнение соотношения пространственного и этологического аспектов структуры популяций оседлых одиночно-семейных животных и стадных (стайных) видов показывает одну общую закономерность: увеличение интегрированности внутрипопуляционных групп открывает возможность совмещения преимуществ группового образа жизни и интенсивного использования освоенной территории (см. рис. 10.7).

10.4. РАЗНОКАЧЕСТВЕННОСТЬ ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННЫХ СТРУКТУР

Разнокачественность особей в составе внутривоупуляционных группировок дополняется на уровне популяции в целом неоднородностью самих таких группировок, которые отличаются друг от друга по составу входящих в них особей и по роли отдельных группировок в общепопуляционных процессах. Известно, что у многих видов рыб отдельные стада неодинаковы по возрасту и морфологическим особенностям составляющих их особей. Как было установлено, такие стада формируются, начиная с нереста и сохраняются практически в течение всей жизни (Н.В. Лебедев, 1946; А.Н. Паюсова, 1965); этим определяется однородность особей в их составе. На уровне популяции в целом однородность отдельных стад компенсируется разнородностью самих стад.

В популяциях кашалотов *Phueter catodon* описано шесть типов стад. Каждый из них характеризуется своей формой организации и играет специфическую роль в жизни целой популяции (S. Ohsumi, 1971). Различные типы стад свойственны копытным: у многих видов помимо смешанных по полу и возрасту стад существуют скопления холостых самцов; то же характерно для некоторых обезьян (например, тонкотелов). В ряде случаев встречается и более дробная дифференциация внутривоупуляционных группировок: например, у антилопы импала *Aepiceros melampus* описано четыре типа стадных групп плюс одиночно кочующие самцы; сходная картина характерна для ряда других копытных. В островной популяции одичавших лошадей гаремные группы составляли основу популяции (72,0—77,4 %), несколько менее многочисленны стада молодых холостых самцов (11,3—14,3 %); 5,7—9,7 % составляли пары и около 1,6—3,0 — старые одиночные самцы (Н.В. Паклина, В.В. Климов, 1990).

У оседлых животных составляющие популяцию внутривоупуляционные группировки также отличаются по составу особей, формам активности и участию в общепопуляционных процессах. Например, в популяциях полевок-экономок на берегах и островах Рыбинского водохранилища основу популяции составляют устойчивые группировки взрослых размножающихся особей. Они хорошо структурированы пространственно (закономерно расположенные участки обитания) и по взаимоотношениям (дифференцировка особей по выраженности стресс-реакции). Такие группировки занимают наиболее благоприятные станции. Наряду с ними встречаются группировки молодых особей, видимо, вытесненных из группировок первого типа¹ и заселяющих второстепенные местообитания. В таких местах участки отдельных особей были невелики и широко перекрывались; по уровню стресса

¹ В некоторых случаях это удалось установить объективно наблюдениями за индивидуально помеченными животными.

зверьки отличались незначительно, что, видимо, говорит о менее четкой системе взаимоотношений. Эти группировки были не столь устойчивы, состав особей в них довольно быстро менялся. Наконец, регистрировались временные группировки полевков на путях миграции расселяющихся зверьков. В их состав входили как молодые, так и взрослые мигранты; практически в них не формировалась сколько-нибудь выраженная структура. Миграционные пути пролегали по благоприятным местам, и во второй половине лета здесь формировались устойчивые размножающиеся группировки, главным образом из созревших сеголок (И.А. Шилов и др., 1977).

В наиболее общем виде пространственно выраженная разнокачественность представлена разделением популяции на «ядро» и «периферию», регистрируемым у многих видов млекопитающих и птиц. Как правило, ядро популяции представлено относительно устойчивыми, четко структурированными группировками размножающихся животных в наиболее благоприятных станциях, тогда как в состав периферии входят особи, выселившиеся из ядра и занявшие второстепенные местообитания. Это явление отмечено уже давно: Н.П. Наумов (1948), изучая структуру популяций мышевидных грызунов, ввел понятия «станций переживания» и «станций расселения», по сути аналогичные понятиям о ядре и периферии популяций.

Хороший пример экологической дифференциации популяций описан А. Ньюсомом (A. Newsome, 1969) для диких домашних мышей в Южной Австралии. Ядро популяции формируется здесь в обширных тростниковых зарослях, а на расположенных по соседству полях возникают группировки мышей, выселяющихся из тростников. В течение сезона размножения численность мышей в ядре популяции регулируется главным образом внутрипопуляционными механизмами, включающими контроль уровня размножения и вытеснение «излишков» населения в поля. В полях также формируются размножающиеся группировки, но контроль численности в них осуществляется преимущественно внешними факторами, что свидетельствует о разнице в структуре и работающих на ее основе механизмах в разных частях популяции.

Многолетние наблюдения за рыжими полевками в Подмоскowie (Звенигородская биологическая станция МГУ) показали, что часть популяции, расположенная на облесенных склонах древних террас р. Москвы, характеризуется устойчивостью населения и меньшим размахом колебаний численности по сравнению с той ее частью, которая занимает водораздельные леса. Это вполне соответствует понятиям ядра и периферии: заселение водораздельных лесов происходит каждый год путем выселения особей из ядра по ходу размножения. Сформировавшиеся на водоразделе группировки успешно размножаются и, как правило, к осени достигают высокой численно-

сти. Обычно они успешно перезимовывают, но весной практически полностью погибают, не находя спасения от талых вод. В ядре популяции весенняя гибель невелика, поскольку характер рельефа обеспечивает быстрый сток талых вод (Ю.М. Смирин, 1964). В результате периферия популяции все время «пульсирует», но в течение большей части года выступает в качестве «резерва» популяции. Аналогичная картина описана для ряда видов птиц.

По наблюдениям за длиннохвостыми сусликами *Spermophilus undulatus* на Аляске (Е. Carl, 1971) было установлено, что ядро популяции формируется в таких условиях рельефа, которые обеспечивают достаточное для устройства выводковых и зимовочных нор оттаивание грунта. Здесь и формируется свойственная виду структура, обеспечивающая эффективное размножение. Вытесненные из ядра особи занимают менее удобные (не допускающие устройство глубоких нор) места и образуют здесь группировки, в которых не складывается полноценная структура и не происходит размножения. В частности, в этих периферийных группировках практически отсутствует сигнализация об опасности, благодаря чему здесь повышена гибель зверьков от хищников. Таким образом, и в этом случае разные группировки выполняют разные функции: ядро обеспечивает размножение, а периферия служит своеобразным «буфером», снижающим уровень гибели размножающихся животных, в то же время выступая в качестве резерва, из которого компенсируется естественная гибель особей в ядре популяции.

Изучение структур природных очагов чумы в Монголии показало, что в популяциях основного носителя этого заболевания — длиннохвостого суслика — наблюдается пространственное подразделение на ядро и периферию. Для ядра популяции характерны относительно стабильная численность, оседлость, преобладание зверьков старших возрастов. Периферия популяции отличается резкими колебаниями численности, преобладанием молодых, низким уровнем оседлости. Возбудитель чумы обнаруживался только в периферических частях популяции (Г.Б. Зонов и др., 1988).

При всем разнообразии конкретных выражений, в функциональном смысле подразделение популяции на ядро и периферию однозначно: ядро представляет собой устойчивую внутривидовую структуру, обеспечивающую эффективное воспроизводство популяции, а периферия — резерв популяции, из которого при необходимости поступает пополнение, компенсирующее гибель особей в ядре популяции; при благоприятных условиях периферические группировки способствуют расширению границ занятого популяцией пространства, а при неблагоприятных — сокращают эту площадь. Пульсация численности и пространственного распределения популяции касается в первую очередь этого «резервного» контингента животных.

Подразделение популяции на ядро и периферию характерно для животных, ведущих оседлый образ жизни. Свойственные стадным животным широкие перемещения в пространстве практически снимают вопрос о подобном подразделении. Но и в этом случае можно говорить о наличии «резерва» популяции, в качестве которого выступают стада (или внутростадные группировки) молодых, а иногда и взрослых животных (в первую очередь самцов), исключенных из размножения в силу социальной структуры групп.

Динамичность пространственно-этологической структуры. Общий тип пространственно-этологической структуры отражает биологические особенности вида и адаптивен по отношению к этим особенностям. Динамичность и разнообразие условий среды вызывают соответствующие адаптивные сдвиги в экологии вида, в том числе и конкретную реализацию тех или иных форм пространственно-этологической структуры. Уже говорилось об изменении размеров участка обитания в зависимости от кормности угодий и от плотности населения. У стадных животных обеспеченность кормом чаще определяет размеры стад и степень сложности внутростадных отношений. Так, среди павианов виды, заселяющие относительно малокормные районы (безлесные плоскогорья — гелады, скалы с кустарниками — гамадрилы), держатся семейными группам, лишь временно объединяющимися в большие стада. Виды же, населяющие плодородные лесные долины (анубисы), обычно образуют крупные стада, не расчлененные на подгруппы. У зеленых мартышек *Cercopithecus aethiops* подобная закономерность отмечена на уровне отдельного стада. Крупное стадо этих обезьян на время кормежки распадается на мелкие подгруппы, рассредоточенные по стадному участку. Это связано с пятнистым распределением пищевых ресурсов.

Сходная зависимость деталей структуры популяции от трофических условий прослеживается у некоторых хищников. Так, в Танзании пятнистые гиены *Crocota crocuta*, охотящиеся на крупную добычу, образуют группы (кланы) численностью от 10 до 100 особей, которые охотятся сообща и защищают свой участок от других кланов. Подмечено, однако, что так устроены популяции лишь в местах, где передвижения копытных ограничены (например, в кратере Нгоро-нгоро), тогда как на равнинах (Серенгети) такой системы кланов нет, так как гиены вынуждены следовать за стадами копытных на большие расстояния (Н. Круук, 1966). Другие виды гиен (полосатая *Hyuena hyuena*, бурая *H. Brunnea*) — одиночные собиратели, что коррелирует с разнообразием их пищи. Но в условиях недостатка кормов и неравномерности их распределения бурые гиены образуют группы, формирующие участок и защищающие его (М. Миллс, 1978).

В ряде случаев изменения пространственной структуры популяции могут иметь сезонный характер. Так, большинство мелких воробьиных

птиц в период гнездования распределены в пространстве дисперсно; структура их популяций в это время представлена в виде классической системы участков обитания (гнездовых участков) отдельных пар. Такая структура адаптивна: «привязанные» к месту расположения гнезда, птицы интенсивно используют кормовые ресурсы на ограниченной территории. После вылета птенцов из гнезда биологически более эффективными оказываются кочевки по большой территории. В этот период структура популяции коренным образом меняется: в выводках (а позднее в стайках из нескольких выводков) формируется типичная стайная структура с присущими ей интеграционными формами поведения: взаимное слежение, подражание, сигнализация и т. п. У некоторых видов в стаях формируются элементы доминантно-подчиненных отношений.

Сходным образом у волков в период выведения потомства существует хорошо выраженная территориальность, а в зимнее время семейные (а иногда более сложные по составу) группы обнаруживают все особенности структуры, свойственные стадам с доминантно-подчиненной структурой отношений. Смена характера структуры объясняется привязанностью к логову летом и трудностями добывания пищи зимой.

Размеры участков и другие параметры структуры популяций могут меняться и в зависимости от других факторов, обобщенное представление о которых может быть выражено понятием структурированности среды. Отмечено, например, что у антилопы импала размеры стад больше в открытой местности, чем в лесу, что связано с условиями коммуникации. Совершенно аналогичные отличия наблюдаются у тундровой и лесной форм северных оленей. У бабуинов *Papio cynocephalus* в Танзании в сезон максимальной густоты и разнообразия растительности уменьшается размер групповой территории, увеличивается сплоченность групп. Это в первую очередь связано с затруднением раннего обнаружения хищников.

Известно, что домовые мыши, обитающие в постройках человека, формируют группы, построенные по принципу деспотического доминирования одного самца. Это явное приспособление к обитанию на ограниченной по пространству и ресурсам территории. В открытых стациях (заросли травянистой растительности) этот же вид формирует территориальную структуру с закономерно расположенными участками отдельных особей (G. Singleton, 1983; И.С. Хохлова, 1987).

Во многих случаях отмечено, что ограниченность пространства и ресурсов закономерно ведет к формированию иерархии даже у видов, в норме формирующих индивидуальные участки обитания. Это показано для ящериц-игуанид и некоторых других рептилий, снежных коз *Oreamnos americanus* при выпадении глубокого снега, а также ряда других видов. У благородных оленей *Cervus elaphus* в Западной Европе

в глубокоснежный период тоже образуются смешанные по составу стада, построенные по доминантно-иерархическому принципу. Весной такие стада распадаются, и взамен их образуются крупные однополые стада как у самцов, так и у самок с системой взаимоотношений, отклоняющейся от линейной иерархии. К осени распадаются и эти стада, формируются группы из одного самца и двух-трех самок, которые распределяются по местам будущего гона на основе иерархических отношений между самцами. Для рыб *Prochilodus nigricans* при достаточном снабжении кормом характерна территориальность, а при голодании формируются стаи эквипотенциального типа (А.Д. Мочек, С.П. Мусатов, 1988).

В целом как общий видовой тип структуры популяций, так и его географические, экологические и сезонные варианты направлены на обеспечение нормального существования вида при максимальной приспособленности к конкретным условиям среды.

Глава II

ГОМЕОСТАЗ ПОПУЛЯЦИЙ

Устойчивость популяции, ее относительная самостоятельность и «индивидуальность» зависят от того, насколько структура и внутренние свойства популяции сохраняют свои приспособительные черты на фоне изменчивых условий существования. Именно в поддержании динамического равновесия со средой и заключается принцип *гомеостаза популяции* как целостной биологической системы.

Во всех аспектах проявления популяционных функций поддержание их устойчивости имеет первостепенное значение; от этого зависят условия функционирования и динамика вышестоящих уровней организации: обеспечение популяционного гомеостаза лежит в основе устойчивого функционирования всего ряда взаимосвязанных систем повышающейся интегрированности (см. гл. 9). При всем многообразии механизмов популяционного гомеостаза их можно сгруппировать в три важнейшие функциональные категории: 1 — поддержание адаптивного характера пространственной структуры, 2 — поддержание генетической структуры, 3 — регуляция плотности населения.

Гомеостатические функции свойственны популяциям всех групп живых организмов, но достаточно хорошо изучены лишь у животных. Высшие животные включают в реализацию этих функций не только физиологические процессы, но и сложные формы высшей нервной деятельности. Поэтому, рассматривая проблему популяционного гомеостаза, мы будем ориентироваться преимущественно на позвоночных животных.

Отличительные особенности популяционных систем заключаются в том, что составляющие их элементы — организмы (особи) — спо-

собны к автономному существованию и не образуют в составе популяции специализированных функциональных систем, подобных таковым в организме. Все формы взаимодействия популяции со средой и осуществления общепопуляционных функций опосредуются через физиологические реакции отдельных особей. Это возможно лишь при определенных формах интеграции деятельности особей, при которых физиологические процессы в отдельных организмах осуществляются в направлении, адаптивном на уровне популяции в целом. Именно эти процессы и лежат в основе сложных форм внутривидовых отношений, в результате которых общий тип и конкретный характер пространственной структуры, уровень и динамика плотности населения, генетическая структура и другие свойства популяции приводятся в соответствии с условиями ее существования.

Основа согласованных действий особей в составе популяции — непрерывный поток информации о состоянии внешней среды и самой популяции. Каждая особь одновременно является и источником, и реципиентом информации, на основе которой регистрируются изменения экологической ситуации и формируется приспособительный ответ составляющих популяцию организмов. Интеграция этих процессов обуславливает общую адаптивную реакцию на уровне популяции в целом.

Формирование адаптивной реакции на популяционном уровне определяется разнокачественностью особей по основным эколого-физиологическим свойствам, благодаря которой особи и их группировки служат источником неодинаковой информации, по-разному реагируют на одни и те же условия, а общий ответ популяции не представляет собой простой суммы ответов отдельных особей. Пространственная («морфологическая») структура популяции обеспечивает оптимальное осуществление этих процессов, но не является непосредственным их «носителем»; физиология и поведение изменяются на уровне отдельных организмов как ответ на полученную информацию. Поэтому в отличие от организма — морфологически структурированной системы — популяция может рассматриваться как система информационно-структурированная¹.

11.1. ПОДДЕРЖАНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ

Видовые особенности питания, биологии размножения, отношения к абиотическим факторам формируют свойственный виду общий характер использования территории и тип социальных отношений. Это, в конечном итоге, и определяет видовой тип пространственной (пространственно-экологической) структуры популяций, наиболее по-

¹ Следующий уровень организации — биоценотический (экосистемный) — в основе своей имеет отношения, направленные на поддержание биогенного круговорота. В соответствии с этим строятся принципы организации и функционирования экосистем (см. следующий раздел); биоценоз поэтому можно рассматривать как энергетически структурированную систему.

казательными критериями которого являются общий характер видоспецифических местообитаний, степень привязанности к территории, наличие и характер агрегаций особей и степень их дисперсности в пространстве. Видовой тип пространственной структуры включает и закономерные, периодически повторяющиеся (например, сезонные) изменения перечисленных параметров.

Как было показано выше, конкретные формы пространственного размещения особей в популяциях даже одного и того же вида могут заметно изменяться в зависимости от динамики количества и распределения пищевых объектов (элементов питания), сезонных и непериодических изменений микроклимата, условий, определяющих дальность действия информационных связей, и т. д. Вызываемые этими факторами различия в дистанции между особями и их группировками, размерах последних, характере перемещения в пространстве представляют собой адаптивные варианты видового типа пространственной структуры популяций. Последний же целиком определяется наиболее общими особенностями биологии данного вида.

Механизмы «индивидуализации» территории. Биологические преимущества обитания на постоянном участке могут быть реализованы только при условии «индивидуализации» территории, использовании ее лишь постоянно обитающими на ней особями или группами. Как уже было отмечено, особи-резиденты привязаны к территории участка системой знакомых ориентиров, выход за пределы которой вызывает ориентировочную реакцию, служащую стимулом возвращения на участок. Но такой стереотип поведения не гарантирует резидентов от проникновения на их территорию других особей того же вида. Такая гарантия определяется комплексом территориального поведения, свойственного оседлым видам с интенсивным использованием ресурсов.

Территориальная агрессия. Наиболее прямая форма территориальных взаимоотношений представлена генетически детерминированным стереотипом агрессивного поведения, направленного на особей своего вида, проникших на территорию участка. Территориальная агрессия в той или иной форме свойственна всем видам, имеющим участки обитания, в том числе и беспозвоночным (некоторые насекомые, ракообразные и др.). Биологически важно, что при территориальных конфликтах победителем (по крайней мере, у позвоночных) в большинстве случаев оказывается особь, на участке которой произошла встреча (особь-резидент, «хозяин» данного участка). Наблюдения, подтверждающие эту закономерность, сделаны для многих видов в естественных популяциях.

Так, длительные наблюдения за индивидуально помеченными малыми сусликами в природных условиях показали, что суслик, кормящийся на своем участке, немедленно бросается на другого зверька

(даже визуально знакомого соседа), как только тот пересечет невидимую, но строго соблюдаемую границу охраняемой части участка обитания. При этом пришелец, как правило, тотчас обращается в бегство, преследуемый «хозяином» участка до его границ, после чего погоня прекращается. В отдельных случаях, когда «хозяин», увлекшись погоней, сам оказывается на чужой территории, положение меняется: убежавший зверек, оказавшись на своем участке, переходит в нападение и изгоняет своего преследователя (А.Н. Солдатов, 1962, 1966, 1967).

Весьма показательны опыты, проведенные в естественных условиях с мухоловками-пеструшками *Ficedula hypoleuca*. Дуплянку с гнездом этих птиц постепенно перемещали, пока она не оказывалась на территории гнездового участка соседней пары. Хозяева участка немедленно начинали атаковать пришельцев и оказывались победителями в завязывающихся схватках. После восстановления исходного положения передвигали гнездовые победителей на территорию ранее побежденной пары. Как только граница их гнездового участка была нарушена, вновь начинались схватки, но при этом активной стороной в инициации агрессии выступали птицы, территория которых подверглась вторжению. Они же и одерживали победу. Если обе дуплянки сближались на «нейтральной» (находящейся вне пределов обоих участков) территории, агрессивных взаимодействий между птицами не возникало (К.Н. Благосклонов, 1962, 1964).

Опыты в аквариумах с рыбами *Etheostoma flabellare* показали, что при формировании участков лучшие места захватывали более крупные особи. Однако когда участки уже сформировались, то рыбы-резиденты успешно защищали их, в том числе и от более крупных, но новых, впервые появившихся в аквариуме особей (М. Seifert, 1963). В опытах с *Chasmodes bosquianus* особи, выпущенные в аквариум первыми и раньше занявшие территорию, активно препятствовали поселению на ней других рыб (R. Phillips, 1971).

Аналогичным образом в опытах с зеленой саламандрой *Aneides aeneus* из 45 агрессивных встреч 43 выиграли самцы, первыми освоившие экспериментальную камеру: «чужие» особи проявляли агрессию менее чем в трети случаев и только в ответ на нападения резидента. Когда «хозяев» и «чужаков» поменяли ролями, агрессия и победы преобладали у новых резидентов (P. Curre, 1980). У красноспинной саламандры *Plethodon cinereus* особи, находившиеся на своей территории 12 суток, достоверно сильнее проявляли агрессию и слабее — поведение подчинения, чем животные, владевшие территорией только 4 дня (N. Silva, R. Jaeger, 1989).

Аналогичные результаты получены при наблюдениях и экспериментах с другими видами позвоночных животных. Во всех случаях особи-резиденты проявляли отчетливую территориальную агрессию, а «пришельцы» либо демонстрировали подчинение, либо их агрессия

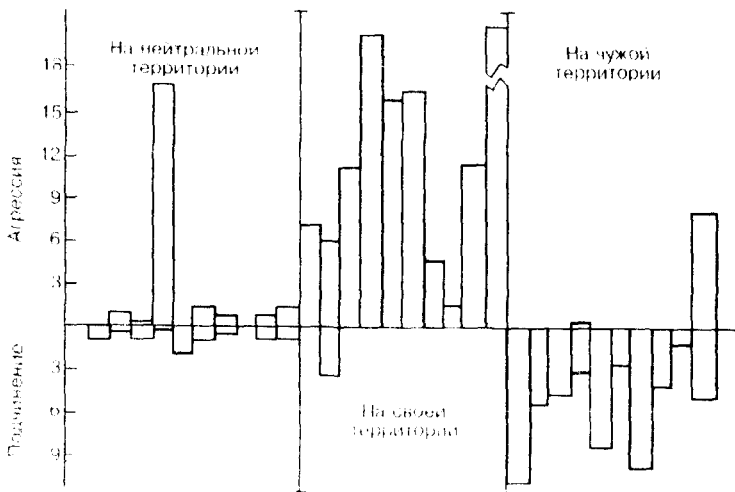


Рис. 11.1. Роль знакомства с территорией в проявлении агрессии и подчинения у самцов домовых мышей (по И.А. Шилову, 1977):

по оси ординат — сумма проявления данной формы поведения в расчете на 1 ч; каждый столбик соответствует одному зверьку

была ослаблена. При этом разница в поведении определялась не индивидуальными свойствами, а именно статусом резидента: у одной и той же особи агрессия и шансы на победу возрастают, если схватка происходит на ее территории (рис. 11.1).

В больших сериях опытов с дикими домовыми мышами показано что в парных встречах на знакомой одному из противников территории статус резидента определял победу в схватках надежнее, чем степени индивидуальной агрессивности. Так, в одной из серий экспериментов из пяти парных встреч лишь в одной победил «чужак» — в этой встрече резидентом был наименее агрессивный самец, а в качестве «чужака» выступал победитель всех предварительных схваток на нейтральной территории; к тому же он был на 10 г тяжелее противника. Совершенно такие же данные получены в опытах с обыкновенными бурозубками *Sorex araneus*; в этих опытах преимущества резидентов

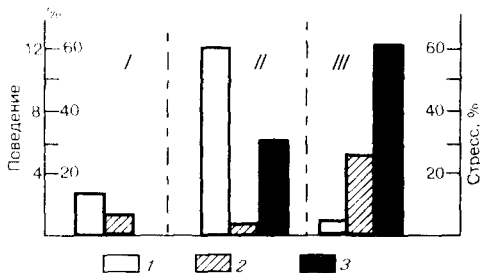


Рис. 11.2. Роль знакомства с территорией в проявлении агрессии и стресса у самцов домовых мышей (по С.А. Золотареву, 1978):

I—III — территория (I — нейтральная, II — своя, III — чужая); 1 — агрессия, 2 — подчинение (число нападения или подчинения за 1 ч), 3 — уровень стресса (процент подавления дыхания амиталом натрия)

возрастали по мере уменьшения количества доступной пищи. Во всех случаях «хозяева» территории были более агрессивны; на чужой территории агрессия была подавлена, а реакция стресса отчетливо выражена даже в том случае, когда зверек одержал победу (рис. 11.2).

Биологический смысл детерминированности победы резидентов в территориальных схватках ясен — в результате этого явления происходит стабилизация системы участков со всеми вытекающими отсюда преимуществами для каждой оседлой особи и для популяции в целом. Механизмы такого пути индивидуализации территории изучены слабо. Можно полагать, что в основе предопределенности решения территориальных конфликтов лежат различия в стереотипах поведения у особей-резидентов и у животных, оказавшихся на незнакомой территории. У первых доминирует врожденный стереотип территориальной агрессии, подкрепленный всей системой знакомых ориентиров, среди которых появляется объект нападения. У «чужаков» на незнакомой территории развивается ориентировочная реакция — «специфическая целостная деятельность организма, затормаживающая все остальные деятельности» (П.К. Анохин, 1958), которая ингибирует агрессию, и при нападении противника легко переходит в пассивно-оборонительную реакцию. Различная «ориентация» высшей нервной деятельности и решает исход конфликта в пользу «хозяина» участка.

Эта гипотеза подтверждается рядом полевых и лабораторных наблюдений. Уже упомянутые исследования А.Н. Солдатовой показывают, что у сусликов, попавших на незнакомую территорию, резко меняется поведение: они передвигаются неуверенно, часто поднимаются «столбиком», демонстрируя все признаки ориентировочного рефлекса. Аналогичным образом ведут себя на незнакомой территории многие другие грызуны. Если создается обстановка, при которой ориентировочный рефлекс возникает и у резидента, шансы партнеров выравниваются. В такой ситуации детерминированность победы определяется иными факторами, а иногда снижается и общий уровень агрессии. Так, в опытах с трехиглой колючкой *Gasterosteus aculeatus* было установлено, что агрессивность самца снижается, если увеличивается число одновременно присутствующих противников (J. Van den Assem, 1970). Аналогичные данные получены в опытах с землеройками, грызунами и некоторыми другими животными. Можно полагать, что одновременное присутствие нескольких соперников рассредоточивает внимание резидента, вызывает у него ориентировочную реакцию и этим как бы уравнивает положение всех особей.

В опытах с домовыми мышами выяснено, что детерминированная победа «хозяина» территории обеспечивается лишь в относительно коротких (до 60 мин) взаимодействиях. Если «чужака» оставить на экспериментальной территории на более длительное время (сутки и

более), зверек успевает «освоить» новую территорию, ориентировочная реакция у него затухает, и исход схваток определяется уже индивидуальными особенностями противников (И.А. Шилов, 1977). Таким образом, механизм рассматриваемого типа действует в течение относительно короткого времени. Важно, однако, что в природе исход встречи резидента с пришельцем решается именно в короткие сроки, что вполне удовлетворительно объясняется обсуждаемой гипотезой.

По всей вероятности, этот механизм не единственный. У пойклотермных животных, например, важную роль в исходе схватки играет температура тела, определяющая активность животного. Показано, что в схватках стенных ящериц *Podarcis muralis* в норме побеждают более крупные самцы, но это правило нарушается, если менее крупный соперник имеет более высокую температуру тела. Однако и в этом случае статус резидента увеличивает шансы на победу (L. Edsman, 1989).

Все эти и многие другие данные подтверждают, что победа «хозяев» участков — закономерное явление, биологический смысл которого заключается в стабилизации сложившейся пространственной структуры популяции. Агрессивное поведение эффективно способствует стабилизации системы участков обитания. В полевых опытах с краснокрылыми трупялами *Agelaius phoeniceus* отмечено, что если территориальный самец не проявлял агрессии (не нападал на предъявленное чучело трупяла) или агрессия его была выражена слабо, то соседние самцы достоверно чаще расширяли свою территорию за его счет, проявляя таким образом способность оценивать возможность агрессии со стороны соседа по его поведению (S. Freeman, 1987).

Роль агрессии в поддержании пространственной структуры популяций показана в ряде полевых экспериментов, в ходе которых производилось искусственное (фармакологическое) подавление агрессивного поведения. Серия таких опытов была, в частности, проведена с монгольскими пищухами *Ochotona pricei*. Этим зайцеобразным свойствен строго территориальный образ жизни, поддерживаемый отчетливо выраженной агрессией по отношению к соседним особям. В естественных популяциях этих животных доминантам и субдоминантам вводили резерпин, подавляющий агрессивное поведение. Это вызвало ослабление охраны участков, в результате чего началось хаотическое перемещение зверьков из одной норы в другую (С.А. Шилова, И.С. Туров, 1977). Аналогичные опыты с длиннохвостыми сусликами *Citellus undulatus* привели к сходным результатам: у оседлых зверьков снижалась агрессивность, а соответственно и способность к охране территории.

Монгольским песчанкам в летний период свойствен семейно-групповой образ жизни. Зверьки каждой семейной группы охраняют территорию участка от особей других семей. Введение подопытным

животным галопериодола, снимающего агрессивность, значительно нарушало территориальное поведение как в форме прямой агрессии, так и в виде маркировки территории. В результате произошло перераспределение территории между подопытными зверьками и изменение их положения в структуре семейных групп; в контроле подобных нарушений структуры не наблюдалось (В.С. Громов, С.В. Попов, 1979; В.С. Громов, Т.В. Воробьев, 1990). У полуденных песчанок *Meriones meridionalis*, у которых социальная структура популяций выражена относительно слабо, введение галопериодола увеличивало контактность особей, но не приводило к принципиальной перестройке отношений (С.А. Шилова и др., 1989). Все эти материалы подтверждают важную роль агонистического поведения в поддержании стабильности пространственной структуры популяций.

Комплекс территориального поведения отнюдь не исчерпывается прямыми нападениями, схватками, погонями и т. п. Более того, такие жесткие формы охраны в чистом виде встречаются относительно редко; практически прямая агрессия всегда сопровождается ритуальными формами поведения: позы угрозы, специфические звуковые сигналы, демонстрация нападения без доведения его до физического контакта и т. д. Значение угрозы имеет, например, определенный наклон туловища по отношению к горизонтали у ряда видов рыб, «приподнятые» позы некоторых бесхвостых амфибий, «кивание» головой, «приподнимание и опускание передней части тела и расправление горловой складки у ящериц-игуанид, многообразные формы демонстраций у разных млекопитающих. В подавляющем большинстве случаев демонстрации угрозы воспринимаются особью, попавшей на чужой участок, как сигнал к бегству, возможно, потому, что действуют на фоне развитого ориентировочного рефлекса.

Во многих случаях территориальное поведение полностью исчерпывается демонстрациями, не переходящими в прямую агрессию. Так, установлено, что у коралловых рыб *Pomacentrus jenkins* «сражения» целиком носят ритуальный характер и почти полностью исключают физический контакт между соперниками. Такая «условная» форма агрессии широко распространена и в других таксонах животных, смыкаясь с разнообразными формами мечения (маркирования) территории.

Маркирование территории. Представляет собой наиболее «мягкий», не связанный с агрессией способ индивидуализации участка. Способы маркирования разнообразны. У видов с хорошо развитым зрением нередко наблюдается визуальное мечение территории. Например, у коралловых рыб, занимающих небольшие участки с хорошими условиями видимости, яркая окраска с броским рисунком делают само присутствие рыбы достаточно осязаемым сигналом заня-

тости территории. В сочетании с демонстративным поведением такая система маркирования участка вполне эффективна.

У птиц отчетливо выражена акустическая маркировка участков в виде песни и других звуковых сигналов. Установлено, что в песне птиц всегда присутствует оттенок индивидуальности (D. Weary, J. Krebs, 1992); в сложном рисунке песни удается вычленить конкретную часть, несущую территориальный сигнал. Все это позволяет соседям четко определить маркируемые границы смежных участков. Показано, что физические характеристики звукового территориального сигнала соответствуют условиям акустической среды: например, песни лесных птиц содержат сигналы, наилучшим образом распространяющиеся среди стволов и зарослей (В.Д. Ильичев, 1972; Г.Н. Симкин, 1972).

Звуковая маркировка территории свойственна и другим животным. Так, взрослые самцы тюленя Уэддела *Loptonychotes weddellii* маркируют подводный участок вокруг своего убежища с помощью часто издаваемых трелей. Голосом метят групповой участок обезьяны-ревуны р. *Alouatta* и некоторые другие приматы. Звуковыми сигналами обозначают занятость участка американские бурундуковые белки *Tamiasciurus* и другие млекопитающие; встречается звуковая маркировка также у амфибий и ряда беспозвоночных животных.

У большинства млекопитающих наиболее важное значение в маркировании территории имеют запаховые метки, что соответствует ведущей роли обонятельной рецепции в жизни этих животных. «Носителем» запаха служат моча, экскременты, но наиболее специализированное значение имеют секреты особых желез, свойственных многим территориальным видам. Моча имеет специфический запах не только у разных видов, но и у отдельных особей; поведение псовых, обследующих мочевые метки, оставленные другими особями, не оставляет сомнений в способности индивидуального распознавания запахов. Достоверно установлена способность к отличению запаха мочи разных особей у толстого лори *Nycticebus coucang* (E. Seitz, 1969); грызуны отчетливо различают если не индивидуальный, то во всяком случае запах родственных и чужих особей, а также животных, находящихся в разном физиологическом состоянии.

Запах мочи и экскрементов усиливается и приобретает более специфический характер благодаря тому, что к нему примешивается запах выделений околоанальных желез и придаточных желез половой системы. Это свойственно практически всем млекопитающим, маркирующим свои участки мочой и пометом. У многих видов имеются специфические кожные железы, выделяющие секрет со стойким запахом. Такие железы свойственны многим видам полевок, песчанок и других мышевидных грызунов; описаны они также у сумчатой летяги, панголинов, копытных и ряда других видов. Выделения этих желез

используются при маркировании, увеличивая информативность запахового сигнала. Использование специфических желез превращает запаховые метки из чисто территориальных сигналов в сложную систему внутривидовую коммуникации.

Эффективность различных способов маркирования участков обеспечивается врожденными стереотипами негативной реакции на территориальный сигнал. Полевые наблюдения таких реакций, естественно, затруднены, однако описана, например, реакция бегства у сусликов не только в ответ на прямое нападение, но и на чисто ритуализированные демонстрации (А.Н. Солдатова, 1962, 1972). Наблюдалось, что косули активно избегают нарушения границ участков; то же описано для гепардов. Отмечена четкая реакция на визуальную территориальную метку у песчаной круглоголовки *Phrynocephalus interscapularis*: вспугнутая наблюдателем ящерица случайно попала на чужой участок и в ответ на характерные демонстрационные движения хвоста «хозяина» немедленно бросилась назад, не пытаясь продолжать движение в прежнем направлении (И.А. Шилов, 1977). Полевые наблюдения за волками в США показали, что встреча с чужими запаховыми метками надежно удерживает стаю от нарушения границы (R. Peters, L. Mech, 1975).

В опытах с лабораторными мышами выяснено, что запах чужих самцов действует как стрессор: у подопытных мышей масса надпочечников увеличивалась на 15—17 % (у животных с разрушенной обонятельной луковицей такая реакция отсутствовала). Установлено, что стрессовый эффект вызывается запахом выделяемого с мочой секрета придаточных желез половой системы, а также запахом секрета желез подушечек лап (P. Ropartz, 1968). В других опытах с тем же видом показано, что запаховая маркировка снижает проявления агрессивности у проникающих на меченую территорию особей и тем облегчает победу резидента (L. Gosling, H. McKay, 1990). Не исключено, что именно стремление к снятию стресса выступает в качестве механизма негативной реакции на метку. Несомненно и наличие генетического компонента такой реакции.

Регуляция территориального поведения. Маркировка и территориальная агрессия тесно связаны с физиологией животных, в первую очередь с состоянием генеративной системы и соответствующим гормональным фоном в организме. Функционально активное состояние половой системы — мощный стимул к проявлению всего комплекса территориального поведения. Показано, например, что у колюшки *Culaea incostanus* территориальное поведение стимулируется строительством гнезда. У многих видов рептилий защита и маркировка территории наблюдается только в период размножения и интенсивность проявления территориального поведения зависит от стадии репродуктивного цикла.

То же известно для многих птиц и млекопитающих. Показано, в частности, что специфические кожные подхвостовые железы у желтогорлых мышей *Apodemus flavicollis* развиты и функционируют только у готовых к размножению самцов (J. Niethammer, 1969), что у рыжей полевки повышение уровня тестостерона в организме увеличивает размеры обычных и специфических сальных желез и усиливает их секреторную активность (В.Е. Соколов и др., 1989). В опытах с гигантской бурозубкой *Suncus murinus viridescens* кастрация угнетала, а введение тестостерона, эстрадиола или прогестерона восстанавливало активность специфических запаховых желез и проявление маркировочного поведения (G. Dryden, C. Conaway, 1967).

Эти и многие аналогичные наблюдения и эксперименты показывают, что маркирование территории контролируется комплексом половых гормонов. Такой механизм регуляции территориального поведения биологически оправдан: именно в период размножения животные наиболее привязаны к территории, и индивидуализация ее особенно важна. У млекопитающих, ведущих территориальный образ жизни и вне репродуктивного периода, интенсивность охраны участков хотя и снижается, но в каких-то формах сохраняется в течение всего года. Так, у мелких грызунов характерные мочевые метки можно видеть на протяжении всех сезонов; у мышей кастрация не влияет на функцию запаховых желез на подушечках лап.

Анализируя рассмотренные механизмы стабилизации пространственной структуры популяций, можно заметить, что они составляют последовательный ряд постепенно «смягчающихся» форм внутривидовых отношений: от активной агрессии с нанесением противнику подчас тяжелых травм, через ритуализированные схватки с минимумом физического контакта к различным способам маркирования территории. Такая последовательность, разумеется, не отражает прямой путь эволюции территориальности, но тем не менее тенденция к эволюционному закреплению более «мягких» ее форм прослеживается в разных таксонах животных. Биологическое значение этого процесса заключается в том, что при всей значимости закономерного распределения ресурсов для выживания отдельных особей и их потомства, для популяции в целом важно, чтобы эта задача решалась с наименьшими потерями.

Механизмы поддержания иерархии. Как было показано в предыдущей главе, в основе функциональной интеграции особей в популяциях лежит система соподчинения животных, основанная на разнокачественности особей в составе популяции. Формирование и поддержание иерархической структуры взаимоотношений — важный процесс, определяющий пространственную целостность и функциональную стабильность отдельных внутривидовых групп и популяции в целом.

В основе формирования иерархии лежат сложные комплексы поведения и физиологических реакций. Среди последних у млекопитающих важное значение имеет комплекс реакций, обозначенный Гансом Селье (1960) как *общий адаптационный синдром*. Эта неспецифическая адаптивная реакция возникает в ответ на действие угнетающих (стрессорирующих) факторов; поэтому в литературе этот синдром чаще обозначается термином «*реакция напряжения*» или *стресса*.

В многочисленных опытах с грызунами начало формирования группы из ранее незнакомых особей у большинства видов сопровождается вспышкой агрессии. В процессе возникающих схваток и агрессивных демонстраций часть особей через некоторое время выбывает из борьбы; эти особи занимают соответствующие подчиненные ранги в иерархии. Доминантами становятся животные, выдержавшие период агрессии и одержавшие победы в схватках. Таким образом, фаза агрессивных контактов, хотя и непродолжительна (у мелких грызунов обычно менее суток), но имеет ведущее значение в формировании эволюлогической структуры групп. В дальнейшем структура поддерживается главным образом ритуальными формами поведения, лишь изредка сопровождающимися вспышками агрессии со стороны доминантов.

В экспериментах, проведенных на кафедре зоологии позвоночных и общей экологии Московского университета, установлено, что закономерная смена форм поведения сопровождается столь же закономерными изменениями выраженности реакции напряжения. Фаза агрессивных контактов характеризуется заметным повышением уровня стресса в группе; в дальнейшем, по мере упорядочения взаимоотношений, выраженность этой реакции ослабевает, однако, как правило, остается более высокой, чем у одиночных особей. Совпадение повышения уровня стресса со вспышками агрессии подтверждается опытами с неоднократным ссаживанием и рассаживанием животных: в такой ситуации подъем уровня стресса четко совпадает с периодами агрессии (рис. 11.3).

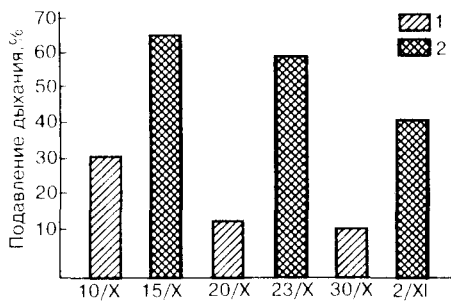


Рис. 11.3. Изменение уровня стресс-реакции при формировании иерархии в экспериментальных группах самцов белых мышей (по И.Н. Ивашкиной, 1974):

1 — зверьки, в течение недели содержавшиеся поодиночке, 2 — те же зверьки через 1 сут после объединения в группу

Механизм возникновения стресса на разных фазах формирования группы неодинаков. В начальный период эта реакция вызывается новизной ситуации и прямой агрессией, а в сложив-

шихся группах, в которых стресс демонстрируют более низкоранговые животные, эта реакция является следствием постоянной напряженности (ориентировочной реакции) подчиненных особей, изредка подкрепляемой нападениями доминантов (И.А. Шилов, 1972, 1977, 1984). В опытах с тупайями *Tupaia belangeri* доминанты не проявляли реакции стресса, тогда как подчиненные самцы сохраняли высокий уровень стресса даже будучи отсаженными в отдельную клетку, если они видели находящегося неподалеку доминанта (D. Holst, 1972, 1983).

Рассмотренная схема формирования группы не-

сколько варьирует у разных видов. В частности, у некоторых животных агрессивные взаимоотношения внешне не выражены, однако и в этом случае объединение зверьков сопровождается повышением стресса. Такой тип формирования групп характерен для видов и в природе образующих тесные группировки. Во всех случаях формирование иерархии представляет собой закономерный процесс, основывающийся на индивидуальных отличиях отдельных особей по ряду физиологических свойств. Рассмотренная динамика реакции стресса отражает средние данные по группе в целом; анализ же индивидуальной выраженности стресс-реакции дает более полное представление о механизмах формирования соподчиненных отношений.

В частности, у домашних мышей доминирующие особи практически не проявляют стресса, тогда как субдоминанты, и особенно подчиненные, демонстрируют динамику стресса, согласующуюся с рассмотренной схемой: выраженность в период агрессивных контактов и снижение стресса по мере установления внутригрупповых взаимоотношений (рис. 11.4). Как показали специальные эксперименты, это связано с индивидуальными типологическими особенностями цент-

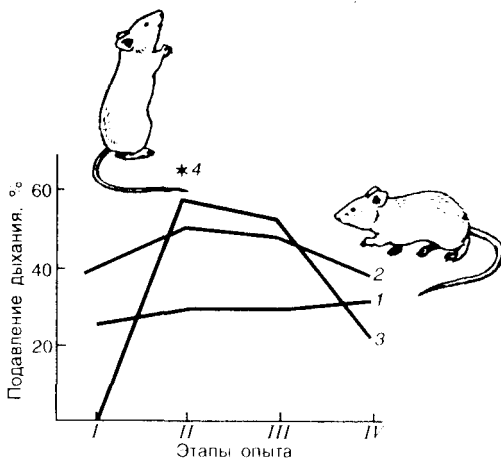


Рис. 11.4. Динамика уровня стресс-реакции в процессе формирования групп самцов диких домовых мышей (по Д.А. Каменову, 1973):

1 — доминанты, 2 — субдоминанты, 3 — подчиненные, 4 — особи, погибшие при формировании иерархии; по оси ординат — выраженность стресса (процент подавления дыхания амигдалом натрия); I — содержание поодиночке, II — 1-е сутки в группе, III — 7-е сутки в группе, IV — 2-е сутки после рассаживания поодиночке

ральной нервной системы¹: доминирующее положение всегда занимают особи с наиболее сильным типом ЦНС; эти животные в борьбе за ранг проявляют агрессию, не сопровождающуюся развитием стресса. Реакция стресса регистрировалась лишь у тех из них, которые не могли победить своих соперников; схватки между особями такого типа ЦНС продолжались вплоть до гибели одного из противников (категория «4» на рис. 11.4). Мыши со слабым типом ЦНС практически не участвуют в активной борьбе за ранг, занимают подчиненное положение и показывают высокую степень развитости стресса (Д.А. Каменов, 1973; И.А. Шилов и др., 1974).

Отличия особей по типологическим особенностям ЦНС создают определенную последовательность в выраженности стресса, сроках «отказа» от борьбы, а в итоге складывается иерархическое соподчинение особей в составе сложившихся групп. Показано, что индивидуальная разнокачественность особей (в частности, по типологическим особенностям ЦНС) — важное условие становления устойчивой иерархии: чем более выражены эти различия у отдельных особей, тем быстрее, с меньшей агрессией и менее развитым состоянием стресса формируется структура группы (С.П. Маслов и др., 1974). В искусственно подобранных группах особей с одинаковыми типологическими особенностями ЦНС устойчивые отношения не складываются.

Строго говоря, состояние стресса и общего адаптационного синдрома (Г. Селье, 1960) объективно описано только для млекопитающих, но, судя по всему, синдром неспецифической адаптации свойствен всем позвоночным животным и играет существенную роль во внутрипопуляционной иерархии. В частности, у ряда видов рыб обнаружена повышенная адренкортикальная активность (гипертрофия интерреналовой ткани) у особей, занимающих подчиненное положение. Среди рептилий гипертрофия надпочечников, связанная обратной корреляцией с ранговым положением в группе, обнаружена у ящериц *Cnemidophorus sexlineatus* в экспериментальных условиях. Показано, что кортикостерон снижает агрессивность и активность сперматогенеза у низкоранговых самцов *Anolis sagrei*.

В других экспериментах было показано, что в становлении системы доминирования имеют значение также такие фундаментальные свойства, как врожденный уровень агрессивности. В опытах с домовыми мышами, курами и некоторыми другими животными выявлена корреляция индивидуальной агрессивности с типологическими особенностями ЦНС: агрессивность выше у животных с сильными, уравновешенными и подвижными нервными процессами. У кур, в

¹ Типологические особенности ЦНС отражают соотношение силы, подвижности и уравновешенности процессов возбуждения и торможения в коре полушарий головного мозга.

частности, коэффициент корреляции агрессивности и процесса возбуждения оказался равным + 0,83 (Л.З. Кайданов, 1967). Эксперименты с лабораторными мышами также показали, что индивидуальная агрессивность коррелирует с особенностями высшей нервной деятельности. Для некоторых линий обнаружена отрицательная корреляция агрессивности со способностью к оперантному обучению, у других (например, C57BL) — сочетание высокой обучаемости с выраженной агрессией. Последний вариант имеет преимущество в становлении высокого ранга (J. Schröder, M. Bornhausen, 1990). У диких домашних мышей отмечено значение состояния симпатической нервной системы в протекании агрессивных схваток в борьбе за ранг (А. Мухаммедов и др., 1974).

У птиц в определении ранга может иметь значение окраска оперения, часто связанная с возрастом. В экспериментах с овсянками юнко искусственное окрашивание «под доминанта» неизменно обеспечивало таким особям высокоранговое положение (R. Holberton et al., 1989). У самцов краснокрылого трупяла, наоборот, закрашивание черным цветом красного пятна на крыльях лишало их высокорангового статуса — большинство таких птиц были вытеснены со своих участков (D. Smith, 1972). У солнечной рыбы *Lepomis humilis* признаком наиболее высокого рангового положения оказывается яркая оранжевая окраска лучей спинного плавника.

На основе устойчивых генетически детерминированных физиологических свойств организма действуют более лабильные факторы. В частности, большое значение имеет возраст: у большинства изученных видов в борьбу за место в иерархии включаются только взрослые половозрелые животные; показано, что это определяется гормональным статусом организма.

Имеется большое число наблюдений и экспериментов, показывающих роль индивидуального опыта (в частности, опыта побед и поражений) в возможности занять высокоранговое положение. Так, роль «бойцового» опыта в исходе агрессивных схваток описана у некоторых рыб. В опытах с белыми мышами установлено, что самцы, натренированные на одержание побед в схватках, могли не только проникать в состав сложившихся групп, несмотря на восторченную агрессию, но и занимать в них доминирующее положение. Иногда подобное явление удавалось отметить и в природе при работе с мечеными животными.

У стадных животных физиологические основы выделения вожака, вероятно, близки к механизмам становления доминантов у оседлых видов. Хотя вожак-доминант выделяется в большинстве случаев в процессе драк и угроз, физическая сила — не главное, что определяет ранг животного. По многочисленным наблюдениям за обезьянами, ранг отдельных особей нередко обусловлен различиями в массе (кос-

венный показатель силы). Следует, однако, иметь в виду, что у высших млекопитающих далеко не все животные исходно включаются в борьбу за ранг; поэтому сила — фактор, определяющий победу в схватке однородных по возрасту и физиологическим качествам животных, которых можно рассматривать как «потенциальных вожаков». Агрессия между ними проявляется в период формирования группы, при этом нередко усиливаются проявления реакции стресса. Установлено, например, что в структурированных группах беличьих обезьян *Saimiri sciurens* уровень кортизона отрицательно коррелирует с ранговым положением особей (К. Mangoue et al., 1975).

По-видимому, и у стадных животных определенную роль в становлении вожака и устойчивом осуществлении им своих функций играют генетически детерминированные индивидуальные особенности физиологии и высшей нервной деятельности. Так, в опытах с хомячками *Peromyscus* в течение по крайней мере четырех поколений сыновья доминантных самцов сами оказывались доминантами в группах с сыновьями подчиненных. Наблюдения за бизонами, проводившиеся в течение 9 лет, показали, что ранговое положение молодых в группе зависит от времени их рождения: родившиеся в начале сезона неизменно оказывались доминантами среди сверстников; это также косвенно связано с ранговым положением родителей.

Взрослые особи, имеющие значительный индивидуальный опыт, в том числе и опыт побед в схватках, формируют особый стереотип поведения, равным образом дающий преимущества как им самим в борьбе с менее опытными, так и стаду в целом в ситуациях, требующих быстрой и адаптивной реакции. Это косвенно подтверждается полевыми наблюдениями за копытными и обезьянами. Наблюдения за выводками волчат показали, что ранг волчонка в выводке коррелирует со степенью проявления исследовательских реакций: пассивные и «боязливые» волчата занимают подчиненное положение.

В сложившихся стадах с вожаками поддержание структуры и организация деятельности группы осуществляется на основе стереотипных форм поведения, ориентированных на высокоранговых особей как путем подражания, так и с помощью сложной системы реакций на коммуникативные сигналы с их стороны. В экспериментах искусственные нарушения поведения вожаков у обезьян вызывали потерю ими ранга.

11.2. ПОДДЕРЖАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ

Генетическая структура популяции определяется прежде всего богатством популяционного генофонда, включающего как общие видовые свойства, так и особенности, возникшие в порядке приспособления популяции к конкретным условиям ее существования. Этот аспект генетической структуры включает и степень индивидуальной изменчивости (генетический полиморфизм) по комплексу признаков.

С другой стороны, важной особенностью генетической структуры оказывается сложность генома каждой отдельной особи, характеризующаяся степенью гетерозиготности по множеству свойств. С.С. Четвериков еще в 1926 г. показал возможность длительного сохранения мутаций (даже инадаптивных) в гетерозиготном состоянии. Он образно говорил о том, что «вид, как губка, впитывает в себя гетерозиготные геновариации, сам оставаясь при этом все время внешне (фенотипически) однородным» (С.С. Четвериков, 1965, с. 48).

Эволюционный и экологический аспекты изменчивости. Популяция — элементарная единица эволюционного процесса; в этом аспекте большой интерес представляет собой видовая специфика свойств организма, преобразование генофонда популяции под давлением отбора и некоторых специфических генетических механизмов, часть из которых непосредственным образом связана с особенностями экологии популяций (степень их самостоятельности, наличие и характер волн численности, специфика расселения и др.).

Однако специфика и степень сложности генофонда определяют не только микроэволюционные процессы, но и успешное существование популяции в разнообразных и динамичных условиях среды. Широкий диапазон индивидуальной изменчивости лежит в основе устойчивости популяций при отклонениях условий от их средних, типичных характеристик. Чем генетически более разнородна популяция, чем менее специализированы геноадаптации, тем выше экологическая пластичность популяции, что выгодно как в микроэволюционном плане, так и при повседневном приспособлении к текущим условиям среды (G. Gause, 1947; С.С. Шварц, 1972).

Если весь диапазон индивидуальной изменчивости адаптивных свойств в популяции

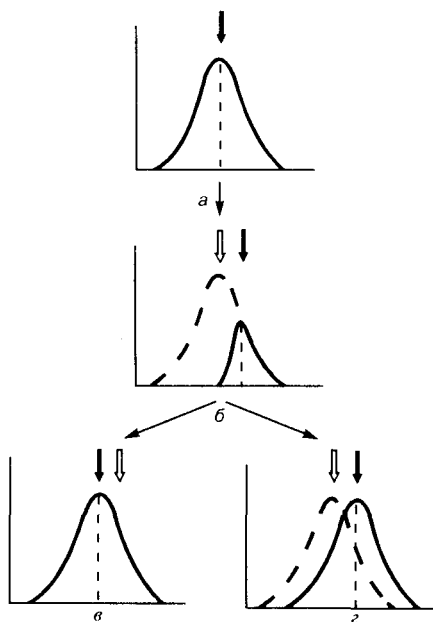


Рис. 11.5. Варьирование адаптивного признака при изменении величины воздействующего фактора (по И.А. Шилову, 1985):

а — исходное положение (среднее значение признака соответствует величине воздействующего фактора); *б* — изменение силы фактора ведет к гибели особей, свойства которых не соответствуют новым условиям; *в* — при восстановлении нормы условий возвращается прежний (адаптивный) характер изменчивости; *з* — при стойком изменении условий отбор сдвигает признак в направлении, адаптивном в новых установившихся условиях; остальные пояснения см. в тексте

представить в виде вариационной кривой, то ее средние (модальные) характеристики отразят «настройку» этих свойств на средние, наиболее типичные и устойчивые условия среды (рис. 11.5, а). При изменении этих условий более адаптированными оказываются особи, не входящие в модальную группу, а отклоняющиеся от нее в сторону, адекватную измененным условиям. Именно эти особи обеспечивают выживание и последующее восстановление популяции (рис. 11.5, б). Дальнейшая ее судьба зависит от того, представляют ли изменения условий устойчивый, повторяющийся процесс или же это незакономерное отклонение от нормы. В первом случае вступает в действие направленный отбор, ведущий к перестройке нормы реакции, а соответственно и всего морфобиологического типа (рис. 11.5, з); это процесс эволюционный. В случае же незакономерных колебаний условий вокруг устойчивых средних, популяции «выгоднее» сохранить исходный морфобиологический тип (рис. 11.5, в) с его наиболее генерализованными адаптивными характеристиками. Это возможно лишь в том случае, если выжившие особи, фенетически весьма отличающиеся от средней нормы, генетически достаточно гетерозиготны, чтобы при скрещиваниях восстановить исходный тип изменчивости. В этом — специфика генетико-экологической реакции на смену условий.

Таким образом, поддержание высокого уровня гетерозиготности представляет собой важную экологическую задачу. Это экологический процесс, обеспечивающий устойчивость популяционной системы в

колеблющихся условиях среды. В самом общем виде этот процесс может быть представлен как система специфических внутривидовых отношений, направленных на снижение уровня инбридинга в размножающейся популяции.

Механизмы поддержания генетической гетерогенности. В классической популяционной генетике проблема поддержания определенного соотношения гомо- и гетерозигот в популяции рассматривается с позиций правила Харди-Вайнберга, постулирующего, что в панмиктической популяции, не подверженной давлению отбора, эти параметры стабилизируются уже после одной смены поколений (Н.В. Тимофеев-Ресовский и др., 1973). Поддержание этой стабильности обеспечивается случайным характером скрещиваний (рис. 11.6).

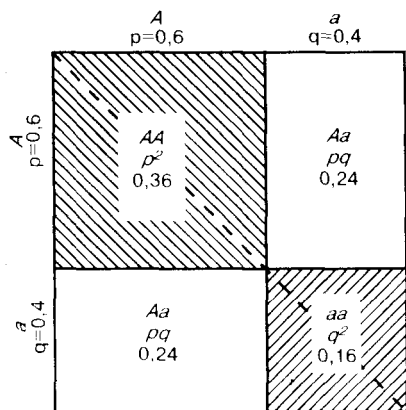


Рис. 11.6. Соотношение генотипов в равновесной популяции при случайном объединении фондов гамет (по Л. Меттлеру, Т. Греггу, 1972):

A, a — аллели, p, q — их частоты; площадь четырех частей квадрата соответствует относительным частотам генотипов в потомстве

Однако в природных условиях полная случайность скрещиваний возможна лишь в порядке исключения. Для перекрестно опыляемых растений установлено ограничение обмена генетическим материалом даже в пределах одной ценопопуляции. Это ведет к генетической структурированности ценопопуляций в виде образования в их пределах форм с разными наборами признаков и степени их наследуемости (К.М. Завадский, 1968).

У животных свободная панмиксия возможна лишь в пределах низших таксонов, не обладающих сложной структурой взаимоотношений, да и в этом случае масштабы свободного обмена генетическим материалом всегда в какой-то мере ограничены неравномерностью условий среды и агрегированностью пространственного распределения особей. В популяциях высших животных панмиксия всегда ограничена вследствие иерархических взаимоотношений и соответствующей неравнозначности особей в проявлении различных форм активности, в том числе участия в размножении.

Несмотря на ограничение панмиксии, природные популяции, как правило, отличаются достоверно высоким уровнем гетерозиготности. Существование популяций с высокой вероятностью инбридинга и сниженным уровнем гетерозиготности регистрируется лишь как исключение, в условиях высокой степени изолированности популяции и стабильности комплекса средовых факторов. Примером могут служить пещерные рыбы рода *Astyanax*, заселяющие подземные водоемы с весьма устойчивыми условиями обитания. У строго троглобионтных представителей этого рода установлено снижение гетерозиготности по многим биохимическим признакам, а рудиментарные органы (в частности, глаза) свидетельствуют о практической гомозиготности особей. Такие инбредные популяции могут существовать лишь благодаря высокой стабильности условий. В обычной для большинства видов динамичной среде поддержание высокого уровня гетерозиготности важно как фактор устойчивости популяции; этот уровень поддерживается комплексом специфических взаимоотношений, у высших животныхных основывающихся на этологической структуре популяции.

Иерархия и сексуальное доминирование. В структурированных по взаимоотношениям внутривидовых группах высших животных доминирующие особи имеют преимущества в спариваниях. Это особенно характерно для видов с жесткой иерархической системой соподчинения. Так, у джунглевых кур подавляющее число половых контактов осуществляет петух-доминант, тогда как другие самцы, соответственно своему рангу, спариваются реже. На токах у многих тетеревиных птиц устанавливается иерархическое соподчинение между самцами, и в размножении участвуют лишь наиболее высокоранговые из них. Подсчитано, что у польного тетерева *Centrocercus urophasianus* на долю доминантов приходится в среднем около 77 % половых контактов, у лугового тетерева *Tympanuchus cupido* — 70—75 %; аналогичные данные имеются и по другим видам кури-

ных. Если учесть, что численность доминантов обычно составляет не более 1—5 % от собравшихся на токах самцов, значимость их генетического вклада в популяции становится очевидной.

То же свойственно некоторым воробьинообразным. Так, наблюдения за манакинами *Chiroxiphia linearis* в тропических предгорных лесах Коста-Рики показали, что из 85 самцов на токовищах в копуляциях участвовали всего 8, причем на долю четырех из них пришлось 90 % всех спариваний, а на долю одного — 67 % (D. Mc Donald, 1989).

Аналогичная картина наблюдается и у некоторых видов млекопитающих. Показано, например, что на лежбищах морских слонов *Miro-unga angustirostris* секачи-доминанты составляют лишь 4 % от всех самцов, но принимают участие в 85 % спариваний и оплодотворяют до 85 % самок; такая же система спариваний характерна для многих других ластоногих.

У животных с менее жесткой системой доминирования в размножении участвует соответственно большая доля самцов в популяции. Но элементы «скрытого» сексуального доминирования имеют место и в этом случае. Так, у территориальных животных из размножения исключаются особи, не сумевшие захватить и удержать участок обитания. В некоторых случаях эта часть популяции достаточно велика: у некоторых уток — до 60—80 % всех особей, у австралийской сороки *Gymnorhina tibicen* — около 75 %, у марабу *Leptoptylus crumeniferus* — до 80—90 %.

Среди обладающих территорией самцов участие в размножении также неодинаково, что в первую очередь связано с их положением в эволютической структуре внутривидовых групп. Эта закономерность подтверждена экспериментально: генетический анализ потомства у лабораторных мышей и у гуппи показал достоверное преобладание у молодых животных признаков самцов-доминантов. Полевые наблюдения за длинноклювыми крапивниками *Telmatodytes palustris* показали, что самки предпочитают образовывать пары с самцами, занявшими лучшие участки и построившими больше гнезд; в результате часть территориальных самцов остается без пары. Аналогичное явление описано для черной каменки *Oenante picata*: самцы, занявшие худшие участки, могут остаться холостыми даже при наличии свободных самок. Поскольку качество занятой территории отражает место данного самца в системе взаимоотношений, связь генетического вклада с местом в иерархии прослеживается и в этих случаях.

Значение социальной структуры в определении генофонда популяции прослеживается и у некоторых беспозвоночных животных. Показано, в частности, что у ос *Polistes gallicus* размножающейся маткой становится доминирующая самка, а остальные функционируют как рабочие. При этом опыты с овариоэктомией показали, что именно ранговое положение в сообществе определяет развитие яичников, а не наоборот (W. Rothenbuhler, 1967).

Физиологические механизмы сексуального доминирования прямо связаны с эколого-физиологическими процессами установления и поддержания иерархии. Доминанты, несомненно, представляют собой особей, наиболее успешно приспособившихся к конкретным условиям, способных четко и адаптивно реагировать на их изменения. Таким образом, сексуальное доминирование адаптивно на уровне популяции, как механизм закрепления полезных генотипов. Но с другой стороны, направленное уменьшение случайных скрещиваний способствует снижению генетической гетерогенности популяции. Устранение этого противоречия — задача большой биологической важности. Установлено, что даже при самых жестких формах иерархии сексуальное доминирование регулярно нарушается и в размножение включается дополнительный контингент самцов.

З а к о н о м е р н ы е н а р у ш е н и я д о м и н а н т н о с т и . Формы сексуального доминирования разнообразны. В частности, они могут быть связаны с разделением функций между социальными и возрастными группировками; это может относиться и к участию в размножении. Известно, например, что высокоранговые «прайдовые» львы имеют возраст 5—9 лет, а в размножении участвуют самцы в возрасте 2—4 лет. Размножающиеся самцы в прайде связаны родством, но генеалогически отличаются от самок, которые тоже родственны между собой. Все самцы соответствующего возраста участвуют в размножении; на долю каждого приходится от 9 до 22 % спариваний (G. Smuts et al., 1978).

В ряде случаев «жесткое» сексуальное доминирование проявляется лишь в соответствующих формах ритуального поведения, а истинное участие в копуляциях более свободно. Такая ситуация, например, обнаружена Л.З. Кайдановым в опытах с курами: агрессия и ухаживание демонстрировались преимущественно высокоранговыми петухами, обладающими сильным типом ЦНС, тогда как по числу спариваний низкоранговые самцы (слабый тип ЦНС) практически от них не отличались (табл. 11.1). Это определяется тем, что подчиненные самцы не вступают в схватки с высокоранговыми, держатся от них в стороне и спариваются, не демонстрируя специфических форм «поведения ухаживания».

Таблица 11.1. Агрессивность и половое поведение петухов породы леггорн с разным типом центральной нервной системы (по Л.З. Кайданову, 1967)

Тип ЦНС (сила возбудительного процесса)	Среднее количество за опыт		
	атак	ухаживаний	спариваний
Сильный	16,1 ± 2,40	20,1 ± 0,97	4,6 ± 0,42
Слабый	4,5 ± 1,11	13,7 ± 1,22	3,4 ± 0,44
<i>p</i>	< 0,01	< 0,01	> 0,05

Аналогичные, по сути, данные получены для разных видов грызунов: помимо животных, активно борющихся за ранг и поддерживающих его, в искусственных группах часто оказываются особи, направленно избегающие схваток, а соответственно не проявляющие стрессовых реакций. Весьма вероятно, что такие особи имеют большие шансы на успех в размножении. Специальные опыты с линейными мышами, подобранными так, чтобы по окраске потомства можно было определить отцовство, показали, что в определенных условиях помимо доминантов в размножении регулярно участвуют и другие самцы. Это оказывается возможным потому, что некоторые подчиненные самцы устойчивы к стрессовой ситуации, а у доминантов в критических условиях (борьба за ранг, вторжение «чужака» и т. п.) нарушается сперматогенез. К тому же его восстановление идет медленнее, чем развитие эстрального цикла самок. Другая причина — снижение эффективности контролирования доминантом поведения подчиненных самцов при увеличении их числа в группе (И.А. Шилов, И.С. Хохлова, 1982; И.С. Хохлова, 1987).

Описаны случаи, когда сексуальное доминирование нарушается типом половой избирательности самок. Так, у североамериканской кистеухой белки *Sciurus aberti* некоторые самки предпочитают в качестве полового партнера низкоранговых самцов и активно избегают спариваний с доминантами. На фоне закономерного преимущества последних в размножении (около 57 % копуляций) такое поведение вносит определенное разнообразие в генофонд популяции (R. Farentinos, 1980).

Доминантная структура не остается неизменной даже при самых жестких формах иерархии. Изучение различных видов млекопитающих показывает, что в сложившихся внутрипопуляционных группах доминанты регулярно сменяются. Доминирующую особь может вытеснить внедрившееся в группу новое животное, более сильное и агрессивное. В других случаях место доминанта может занять особь из той же группы в результате «перераспределения» рангов. Так, в опытах с грызунами было замечено, что в искусственных группировках спонтанно происходит смена доминантов. Новыми доминирующими особями становятся либо равноценные прежним по физиологическим качествам самцы, либо особи «пассивного» типа, не участвующие в борьбе за ранг и потому не подвергающиеся стрессорным влияниям внутригрупповой агрессии; такие особи способны в какой-то момент вытеснить утомленного борьбой доминанта. Подобное явление иногда удавалось зарегистрировать и в природе при работе с индивидуально помеченными животными. Одно из следствий перестройки внутренней структуры групп — участие в размножении новых особей и соответствующее усложнение генетической структуры.

Особенно отчетливо процесс смены сексуального доминирования прослеживается у животных с наиболее выраженными его формами.

Так, детальные наблюдения за тонкотелами *Presbytis entellus* в Индии и *P. senex* на о. Цейлон выявили, что стада этих обезьян регулярно подвергаются нападениям холостяцких самцовых групп; при этом иногда прежний вожак вытесняется и заменяется новым. Новый вожак прогоняет из стада молодых самцов; в результате его включения в размножение увеличивается генетическая гетерогенность стада. Смена вожака происходит относительно регулярно, в среднем — раз в 4—5 лет.

Подобным же образом происходит смена вожака у рыжих ревунов *Alouatta seniculus* и у макаков-резусов *Macaca mulatta*; у последнего вида новым вожаком может стать и член стада, ранее занимавший более низкий ранг. У этих же обезьян описаны и регулярные «добровольные» переходы самцов из одной группы в другую; смысл этого явления авторы наблюдений прямо связывают с уменьшением вероятности инбридинга (L. Drickamer, S. Vessey, 1973). Смена вожака легче всего происходит в сезон размножения, когда взрослые самки наиболее склонны принять новых самцов, а последние стимулируются к атакам сексуальными побуждениями.

Аналогичные явления характерны для многих других видов животных; во всех случаях биологический смысл перестройки системы доминирования многие исследователи связывают с уменьшением вероятности инбридинга и соответствующего упрощения генетической структуры популяций.

Подвижность и расселение. Расселение особей за пределы мест рождения известно для многих видов животных; так же широко известны различные способы распространения семян растений на расстояния, превышающие возможность опыления в масштабах ценопопуляционных локусов и даже ценопопуляций. Процесс этот может быть пассивным (использование течений, ветра, форические связи¹ в биоценозах), но может быть и активным; последнее характерно для многих видов позвоночных животных.

Расселение молодняка у животных выполняет много функций в жизни популяции: «захват» пространства, повышение вероятности переживания неблагоприятных сезонов, смягчение территориальных отношений и т. д. Наряду с этим в результате дисперсии в пространстве происходит регулярное «перемешивание» особей в популяции, что облегчает панмиксию и ведет к обогащению генофонда популяции через снижение уровня инбридинга. Последняя функция специально подчеркивается некоторыми исследователями (Н.П. Наумов, 1955; И.А. Шилов, 1967; R. Yeaton, 1972).

У молодых животных стимул к миграции, по-видимому, закодирован в генетической программе онтогенеза, но часто усиливается внут-

¹ От греч. *phoros* — несущий: перенос семян и малоподвижных животных активно перемещающимися животными.

рисемейной агрессией, возникающей к моменту возмужания молодых. Это хорошо известно для многих видов грызунов, зайцеобразных (пищухи) и других млекопитающих. Показано, например, что у гиббонов *Hyllobates* и сиамангов *Symphalangus*, ведущих семейный образ жизни, враждебность по отношению к половозрелым молодым членам группы приводит к их отделению и созданию ими новых семей (М. Fox, 1972).

Связь расселения молодняка с уменьшением вероятности инбридинга была прослежена в популяции длиннохвостого суслика *Spermophilus richardsonii* в Канаде. Установлено, что удаление молодых от выводковой норы зависит от судьбы взрослой самки: если она погибла во время спячки, молодые самцы расселялись в пределах 25 м от норы, а если выжила — рассеивались в радиусе более 300 м; у годовалых самок такой зависимости не отмечено (G. Michener, D. Michener, 1974). У близкого вида *S. beldingi* (Калифорния, США) отмечалась сходная закономерность: молодые самки поселяются недалеко от родительской норы, а самцы расселяются на большие расстояния. Установлено, что из 300 самцов в возрасте до четырех месяцев место рождения покинули 92 %, тогда как из 250 самок в возрасте до двух лет только 5 % совершили дальние перемещения (K. Holekamp, P. Sherman, 1989).

Анализ 1000 пар больших синиц из окрестностей Оксфорда показал, что инбредные пары составили в популяции всего 1,6 %; общий коэффициент инбридинга — 0,0035. Выяснилось, что на степень инбридинга влияет подвижность самцов: у инбредных пар «мать — сын» среднее расстояние удаления самца от места рождения было на 85 % меньше среднего ожидаемого (P. Greenwood, P. Harvey, 1978). Вообще, выраженная дисперсия характерна главным образом для самцов, что связывают с конкуренцией за самок. У видов, у которых самцы более конкурируют за ресурсы, дальнейшее расселение характерно для самок: например, у пищухи *Ochotona princeps* репродуктивный успех определяется исключительно типом местообитания; у этого вида самцы защищают участки, а самки расселяются в поисках лучших мест для поселения.

В популяциях мелких грызунов расселение свойственно не только молодым животным, но и взрослым «внутрипопуляционным мигрантам», которые всегда имеются в составе популяции. Биологическая роль таких перемещающихся в пространстве животных неоднозначна, но несомненно, что «перемешивание» особей в популяции и соответствующее снижение вероятности близкородственных скрещиваний — одна из важных сторон их значения в жизни популяции. Многочисленные наблюдения за индивидуально помеченными полевками и мышами показывают, что практически все оседлые зверьки через какой-то промежуток времени оставляют свои участки и начинают ненаправленные перемещения по территории. Оставленные участки

занимают другие животные, что показывает их полную пригодность для жизни. Мигрирующие особи в конце концов снова переходят к оседлому образу жизни в другом месте. Процесс этот наиболее выражен в течение репродуктивного периода.

У стадных животных эквивалентом расселения служат спонтанные перестройки внутренней структуры групп. Помимо смены вожаков известно и расщепление стад, что по биологическому значению в какой-то степени аналогично «внутрипопуляционным миграциям». У лангуров, например, нападение группы холостяков на стадо может помимо смещения вожака окончиться тем, что часть самок присоединяется к нападающим самцам и покидает стадо. В последующем один из самцов изгоняет остальных и становится вожаком. У макаков-резусов (наблюдения за длительно существующей колонией на острове) самцы в возрасте 3—4 лет эмигрируют из состава своих стад и присоединяются к другим; процесс этот наиболее характерен для осеннего репродуктивного периода. Вообще, для многих обезьян характерно выселение из стад молодых самцов, которые либо переходят в другие группы, либо некоторое время кочуют в однополых холостяцких стадах. Выселение молодых самцов свойственно также некоторым групповым хищникам: львам, гиеновым собакам и др.

Нечто подобное наблюдается и в стадах копытных. У образующих небольшие группы косуль *Capreolus capreolus* самки по достижении годовалого возраста уходят с территории матери; молодые самцы также покидают места рождения под давлением территориального поведения доминантов. В табунах квагг *Equus quagga* приходящие в течку молодые самки подвергаются попыткам со стороны чужих самцов увести их из родного стада. Если это удастся и самка оказывается оплодотворенной, она остается в составе нового табуна, а если покрытия не произошло — возвращается в родное стадо. У зебры Гриви *E. grevyi* в размножении участвуют только территориальные самцы; кобылы спариваются с теми самцами, на территории которых оказались во время течки. Так же складывается система спариваний у африканского осла *E. africanus* (Н. Klingel, 1969, 1972). Можно полагать, что таким путем повышается элемент случайности в образовании пар.

У многих копытных молодые самцы образуют холостяцкие стада, широко кочующие по территории — явление, по биологическому смыслу напоминающее процесс расселения молодняка у оседлых видов.

Половая избирательность. Мощным фактором, нарушающим случайный, стохастический характер спариваний у высших животных, оказывается избирательность по отношению к половым партнерам. Половая избирательность может быть выражена в разных формах и неодинаково представлена у самцов и самок, но при всем многообразии форм выполняет три важные биологические функции:

предотвращает слишком отдаленные (между видами и подвидами) скрещивания, закрепляет адаптивные свойства в пределах данной популяции и снижает частоту близкородственных скрещиваний, уменьшающих генетическую гетерогенность популяции. Первая из этих функций относится к процессам микроэволюции, две последние имеют важное экологическое значение: избирательное отношение к потенциальным половым партнерам способствует устойчивости популяции через поддержание оптимального типа ее генетической структуры.

Половое предпочтение самцами самок своей популяции обнаружено, например, у ящериц *Uta stansburiana*. В опытах с животными из разных географических популяций (Колорадо и Техас) установлено, что самцы предпочитали спариваться с самками из «своей» популяции, уверенно отличая их по окраске. При повторении опытов в природной обстановке такая избирательность обнаружена только у самцов колорадской популяции (G. Ferguson, 1969). В опытах с домовыми мышами подвида *Mus musculus domesticus* было установлено, что активной стороной оказываются самки, которые явно предпочитали самцов своего подвида (а не *M. m. bactrianus*), но принадлежащих к иному, чем сама самка, генетическому штамму (D. Mainardi et al., 1965). У самцов в этих опытах половая избирательность не обнаружена.

Известна и избирательность, направленная на снижение вероятности близкородственных скрещиваний. Так, установлено, что самцы ящериц *Anolis sagrei* отчетливо предпочитали спариваться с неизвестными самками по сравнению с теми, с которыми встречались ранее в предварительных опытах (R. Tokarz, 1992). В многочисленных опытах с разными видами животных (преимущественно грызунов) показано активное избегание спариваний в пределах семьи. Так, в серии исследований, проведенных с лабораторными мышами, самки, находящиеся в состоянии гормонально вызванной течки и имеющие возможность выбора одного из двух самцов, активно избегали спариваться с отцами. В других опытах самок мышей подвергали тесту на выбор запаха трех самцов, один из которых принадлежал к общему с самкой выводку, другой — к иному выводку той же линии, а третий — к другой линии. Самки отчетливо выбирали представителей своей линии, но чужого выводка. У самцов в аналогичных опытах избирательность была нечеткая (P. Gilder, P. Slater, 1978).

У млекопитающих механизмы избирательности основываются на способности к запаховой дискриминации особей. Показано, например, что самки монгольских песчанок способны отличать запах самца своего вида от других (серая крыса, домовая мышь, золотистый хомячок и др.); более того они различали индивидуальные запахи самцов и самок своего вида. Ольфакторная чувствительность песчанок оказалась очень высокой: они воспринимали запах самцов при разведении 1:1000 и

отличали запах воды от пробы мочи, разведенной в 10 000 раз. Отмечается корреляция способности к различению половых феромонов со способностью к их синтезу; предполагается, что оба эти свойства кодируются генами, расположенными в одной хромосоме. У птиц опознавание родственников, видимо, идет на основе зрительной рецепции; выявлено половое предпочтение птиц, окрашенных по образцу родителей. Таким образом, в этом случае речь идет о предупреждении далеких скрещиваний.

Одним из механизмов снижения вероятности инбридинга может быть отмеченная для ряда видов грызунов задержка полового созревания зверьков, развивающихся в окружении родственников. У полевок *Microtus ochrogaster* и *M. californicus* при совместном содержании детенышей одного помета подавляется половое созревание; тот же эффект наблюдается при одиночном содержании с притоком запаха группы родственников. Аналогичный эффект получен в опытах с домовыми мышами: как у самцов, так и у самок содержание в группе родственников или в присутствии взрослых животных приводило к замедлению полового созревания молодых. И в этом случае ингибирующее воздействие оказывал запах других зверьков. Подобные же результаты получены в опытах с хомячками *Peromysc maniculatus*, *Mesocricetus auratus* и *Phodopus sungorus*.

В целом проблема форм и механизмов половой избирательности, особенно направленной на устранение близкородственных скрещиваний, остается слабо изученной. Но уже имеющаяся информация показывает, что подбор генетически несходных половых партнеров имеет существенное значение в поддержании генетической структуры популяций.

В о з р а с т н о й к р о с с . Сейчас считается общепринятым, что разные возрастные категории животных (разные когорты и генерации) несколько отличаются по своим генетическим особенностям (С.С. Шварц, 1960; Н.В. Тимофеев-Ресовский, 1964). Сезонная и многолетняя динамика соотношения различных генотипов в популяции, связанная с изменением ее возрастной структуры, выявлена по многим генетически детерминированным признакам. Отсюда следует, что спаривания особей, принадлежащих к разным возрастным группам («возрастной кросс»), способны существенно разнообразить общий генофонд популяции.

У многих млекопитающих самцы и самки либо достигают половозрелости в разном возрасте, либо в силу особенностей социальных взаимоотношений в популяции самцы (а иногда и самки) не сразу реализуют свои возможности участия в размножении. Аналогичное явление отмечено у некоторых рыб. В такой ситуации скрещивания разновозрастных партнеров — нормальное явление.

Структурированность популяции, определяя сексуальное преимущество высокоранговых самцов, имеет и иное значение: производителями становятся в первую очередь самцы с полезными для популяции свойствами. Однако спариваются эти самцы с самками разных возрастов, что обеспечивает большее разнообразие популяционного генофонда и поддержание высокой степени гетерозиготности особей в потомстве.

Разновозрастные пары довольно широко распространены. Показано, например, что зимние стаи синиц (*Parus montanus*, *P. cristatus*) формируются осенью, по окончании кочевок молодых птиц. Последние, переходя к оседлому образу жизни, группируются со взрослыми неродственными им местными птицами. Если учесть, что размножающиеся пары образуются из состава зимних стай, вероятность формирования неродственных и разновозрастных пар достаточно высока. В некоторых случаях наблюдается активное предпочтение полового партнера иной возрастной группы. Так, возрастной кросс оказался довольно распространенным в московской популяции сизых голубей *Columba livia* (С.И. Печенев, 1985). В экспериментах с этим же видом установлено половое предпочтение особей, более опытных (имевших больше выводков) и более молодых; при этом молодые птицы, не имевшие опыта размножения, предпочитались старым (более 7 лет), хотя и опытным (N. Burley, N. Moran, 1979).

По наблюдениям А.М. Чельцова-Бebutова (1965) на тетеревиных токах установлено, что старые самки быстро приходят в возбуждение и спариваются на периферии токовища с молодыми низкоранговыми петухами, не демонстрирующими токового поведения. Доминант же спаривается с самыми молодыми самками, слабая возбудимость которых удерживает их на току до окончания токования. Трудно сказать, насколько эти наблюдения опровергают известное положение о преимущественном участии в размножении доминантов, однако само явление возрастного кросса в разном его выражении несомненно входит в комплекс механизмов поддержания генетической гетерогенности популяций, которая лежит в основе как чисто экологических реакций, так и микроэволюционных процессов.

11.3. РЕГУЛЯЦИЯ ПЛОТНОСТИ НАСЕЛЕНИЯ

Функционирование популяций тесно и противоречиво связано с плотностью населения. Рациональное использование территории предусматривает определенное ограничение плотности, рассредоточение особей (групп) в пространстве. Осуществление внутрипопуляционных функций, напротив, требует определенной концентрации особей, обеспечивающей устойчивое поддержание контактов. Под оптимальной плотностью населения можно понимать такой ее уровень, при котором эти две биологические задачи уравновешены.

Понятие «оптимальная плотность» введено уже давно (Ch. Elton, 1927), но до сих пор не имеет конкретного, тем более количественного определения. Этот показатель динамичен: не говоря уже о видовых отличиях, изменения биомассы кормовых объектов, погоды и других экологических условий определяют изменчивость конкретных параметров, отвечающих требованиям оптимальной плотности. Поддержание плотности населения на оптимальном уровне — сложный процесс биологического регулирования, действующий по принципу обратной связи и основывающийся на функционировании систем информации.

Информация о плотности населения. Принцип популяционной авторегуляции плотности исходит из того, что прямая конкуренция за ресурсы может влиять на изменения численности и плотности населения лишь при явной нехватке пищи, убежищ и пр. Такая реакция связана с неизбежной гибелью и может оказывать на популяцию скорее ограничивающее, чем регулирующее действие. Использование информации о плотности населения более эффективно: при этом адаптивная реакция может формироваться раньше, чем наступает реальное истощение ресурсов. По существу, в этом случае прямая конкуренция за ресурсы подменяется «конкуренцией за условные объекты» (V. Wynne-Edwards, 1962): борьба за территорию, полового партнера, положение в иерархии и т. п.

Источники информации о плотности населения весьма разнообразны. Так, частота территориальных конфликтов, встреч с метками соседних особей изменяется параллельно динамике плотности населения. Любые способы территориального поведения и других жизненных проявлений одновременно с основной функцией выступают как информация о плотности. В общем виде можно говорить об информационной роли биологического сигнального поля, напряженность которого изменяется как функция плотности населения.

У животных с групповым образом жизни информационная функция территориального поведения замещается комплексом коммуникативных реакций, наряду с интеграционными функциями сигнализирующих о плотности населения в стадах и стаях.

В некоторых случаях можно говорить о таких формах сигнализации и поведения, которые прямо направлены на оценку плотности популяции. Таково, например, «хоровое пение» лягушек-цикад, полевых сверчков: оно не имеет прямого отношения к размножению, не сигнализирует о занятости территории, а в первую очередь создает информацию о численности приступающей к размножению популяции. Такова же, очевидно, функция брачных «воздушных танцев» некоторых насекомых (Ephemeroptera, ряд видов Diptera), а также скоплений светляков: во всех этих случаях скопления состоят только из самцов и не имеют прямого отношения к копуляциям. У высших животных такие формы репродуктивного поведения, как токование у

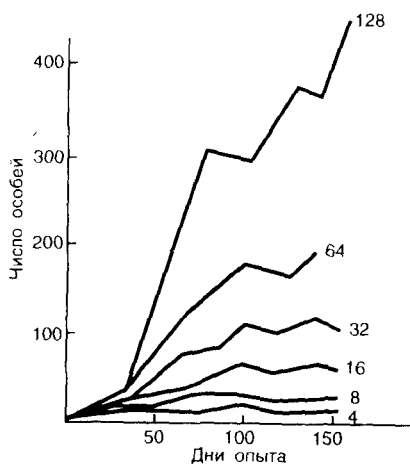


Рис. 11.7. Рост численности мучного хрущака в различных количествах муки (обозначены цифрами у кривых, граммы) при температуре 27°C (по R. Chapman, 1924)

специфических популяционных механизмов, регулирующих уровень рождаемости, смертности и дисперсии особей в популяции и приводящих плотность населения в соответствие с конкретным состоянием среды и внутривидовой ситуацией.

Регуляция плодовитости и смертности. В простейшем виде плотность населения в популяции определяется обеспеченностью пищей. Эта связь прослеживается как в природе, так и в экспериментах. В классических опытах с личинками мучных хрущаков *Tribolium confusum* (рис. 11.7) уровень численности в отдельных сосудах с кормом соответствовал его количеству, а плотность населения была одинаковой во всех вариантах опыта (R. Chapman, 1924). Аналогичные данные получены в опытах с планариями, коловратками и другими животными.

Однако непосредственная регуляция количеством пищи встречается далеко не так часто, как это представляется на первый взгляд. Даже в упомянутых опытах с мучным хрущачком процесс стабилизации плотности оказался более сложным. Когда в эксперименте равные объемы среды содержали разное количество пищи (разница восполнялась полиэтиленовым порошок), плотность населения в них устанавливалась на одном уровне, что показывает ведущую роль не количества пищи, а «вместимости среды», воспринимаемой через изменение частоты контактов (прямых и информационных); именно этот параметр через изменение плодовитости и (или) смертности определяет устанавливающийся уровень численности и плотности населения (D. Mc Donald, 1968).

птиц, «рев» у оленей и другие формы «брачных игр», собирающие большое число участников, помимо функций полового отбора играют определенную роль в информации о численности репродуктивного контингента (V. Wynne-Edwards, 1962).

Можно полагать, что специфическая информация, связанная с репродуктивным поведением, биологически оправдана: именно в течение брачного сезона есть возможность «коррекции» величины пополнения популяции в соответствии с отклонениями плотности от оптимального уровня.

Независимо от конкретного выражения, все формы плотностно-зависимой информации служат отправным пунктом включения

Динамика плодовитости и смертности. Зависимая от плотности динамика плодовитости и смертности описана у представителей самых разных таксонов. Показано, в частности, что цианобактерии способны к синтезу внеклеточных метаболитов, которые могут влиять на рост и скорость деления клеток в культуре. Под влиянием этих метаболитов возможно ингибирование размножения, степень которого зависит от концентрации метаболитов и таким образом связана с численностью (плотностью населения) популяции этих организмов.

У пресноводных остракод *Cyprinotus carolinensis* и *Herpetocypris reptans* увеличение плотности вызывает закономерное снижение скорости продукции яиц, увеличение продолжительности полового созревания, а также рост смертности. У короеда-типографа *Ips typographus* количество отложенных яиц и выживших личинок снижается по достижении определенной плотности населения — видимо, в силу взаимных помех в скученных группах. Аналогичное явление известно для ряда других беспозвоночных животных.

У рыб *Alosa sapidissima* выживаемость молоди и темпы ее роста снижаются при увеличении суммарного количества икры на местах нереста (W. Legett, 1977). В экспериментах с ящерицами *Chalcides ocellatus*, которых содержали в террариумах с 15-кратной разницей в плотности, эмбриональная смертность в уплотненных группах составляла около 86 %, а при меньшей плотности — только 20 % (N. Badir, 1968).

Зависимые от плотности популяционные параметры наиболее изучены у птиц и млекопитающих. Так, многолетние наблюдения за популяцией большой синицы в Англии показали, что величина кладки и процент вылупившихся птенцов находятся в обратной зависимости от численности; автор считает, что это зависит от состояния кормовой базы (J. Krebs, 1970). Искусственное снижение числа яиц в естественной популяции этого вида привело к почти двукратному увеличению выживания взрослых птиц.

У шотландских куропаток *Lagopus lagopus scoticus* описаны циклические колебания смертности, которые показали запаздывающую зависимость от плотности населения; при этом в фазе падения численности потери в популяции были выше, чем при такой же плотности в фазе подъема. В гнездовых колониях большого баклана *Phalacrocorax aristotelis* уменьшение плотности гнездящихся птиц привело к увеличению среднего числа птенцов на одну пару, аналогичным образом в колониях магелланова пингвина *Spheniscus magellanicus* успех вылупления птенцов был достоверно выше в наименее плотных частях колонии.

Зависимые от плотности смертность и плодовитость объективно зарегистрированы у американского беляка *Lepus americanus* в Канаде, русака *L. europaeus* в Дании, диких кроликов в Австралии и в Европе.

Очень большой материал имеется по грызунам. У последних в естественных популяциях в годы высокой плотности снижается интенсивность размножения по разным показателям. Для многих видов мышевидных грызунов описано замедление скорости полового созревания в условиях высокой плотности; как следствие, молодые зверьки не вступают в размножение в год своего рождения. Аналогичная картина прослежена у серых сурков *Marmota baibacina*: в естественных популяциях размножались преимущественно 5—9-летние самки, а в местах, где численность была искусственно снижена, к ним в большом количестве подключались зверьки в возрасте 3—4 лет. Роль плотности населения в торможении полового созревания как самок, так и самцов показана в многочисленных экспериментах в поле и в лабораторных модельных группах полевок р. *Clethrionomys* и *Microtus*, хомячков р. *Peromyscus*, домовых мышей *Mus musculus*; имеются материалы и по другим видам.

По другим млекопитающим данных меньше. Зависящие от плотности изменения плодовитости обнаружены в естественных популяциях койота *Canis latrans* в США и в Канаде; то же относится к динамике популяций песцов *Alopex lagopus* (Канада). Снижение выживания молодых при высокой плотности заложков отмечено для серого тюленя *Halchoerus griseus*. У волков в Актюбинской области при высокой плотности возрастает смертность молодняка и задерживается размножение взрослых самок. Даже у копытных, колебания численности и плотности населения которых растянуты во времени и сглажены по амплитуде, анализ многолетних данных показал наличие отрицательной корреляции ряда показателей плодовитости с выживаемостью сеголеток к следующей весне, а также общей численности с выживанием молодых к концу первого года их жизни (К.П. Филонов, 1979; К.П. Филонов, М.Л. Калецкая, 1984).

Механизмы регуляции. В процессах регуляции плодовитости и смертности у животных большое распространение имеет *химическая регуляция*. Особенно широко эта форма регулирования представлена у низших таксонов животных (а также у микроорганизмов), не обладающих иными формами коммуникации.

Примером могут служить многие беспозвоночные животные. Так, в уже обсуждавшихся опытах с мучным хрущачом (см. рис. 11.7) было выяснено, что установление определенной плотности идет не по причине нехватки пищи, а связано с регулирующим действием газообразного секрета специфических желез — этилквинона. Интенсивность выделения этого секрета прямо пропорциональна частоте контактов (т. е. плотности населения); действие его проявляется в ингибировании роста и развития личинок, а при возрастании концентрации — и в увеличении их гибели. Возможно, что в больших дозах это вещество тормозит размножение взрослых особей. Кроме того, при

возрастании плотности увеличивается уровень каннибализма. Аналогичная форма регуляции описана для многоножек *Zinaria butleri*, выделяющих в крупных скоплениях газообразный секрет с ощутимым запахом синильной кислоты, а также для некоторых насекомых.

Химическая регуляция с помощью выделяемых в среду метаболитов и (или) специфических секретов широко распространена у водных животных. Так, у планарий *Dugesia tigrina* в условиях ограниченного пространства одновозрастная популяция, вначале вполне однородная позднее дифференцировалась с выделением более крупных и менее интенсивно размножающихся особей, выживавших за счет своих менее крупных собратьев (J. Armstrong, 1964). Аналогичная дифференциация описана в популяциях головастиков разных видов бесхвостых амфибий. Было замечено, что в загущенных экспериментальных популяциях головастиков под влиянием возрастающей концентрации метаболитов происходит дифференциация особей по темпам развития. Часть головастиков при этом ускоряет рост, обгоняет в развитии своих собратьев, чем еще более угнетает их: метаболиты быстрорастущих особей ингибируют рост отстающих, тогда как метаболиты последних дополнительно стимулируют развитие «продвинутых» особей. Аналогичный эффект вызывает добавление в аквариум воды из сосуда с загущенной и начавшей дифференцировку популяцией, что подтверждает химическую природу регулятора (С.С. Шварц, С.А. Пястолова, 1970; С.С. Шварц и др., 1976).

Большое количество экспериментов было поставлено с рыбами. Установлено, что повышение концентрации метаболитов ведет к повышению смертности и приостановке размножения. Так, из кладок усача *Barbus tetrazona*, отложенных в 15-литровых аквариумах, до размера 1 см дорастало не более 15 мальков. В дальнейшем сохранялись только наиболее крупные из них, а мелкие особи прекращали питание и погибали, несмотря на наличие корма. И в этом случае развитие подавлялось химическим путем; изолированные в отдельном аквариуме, мелкие особи продолжали питаться и расти. На ряде других видов рыб показано подавление размножения при увеличении плотности; и в этом случае регулирующая роль метаболитов доказывается тем, что аналогичный эффект вызывает добавка воды из аквариума с переплотненной популяцией, тогда как содержание рыб в проточной воде снижает или даже снимает эффект подавления репродукции (V. Wynne-Edwards, 1962; P. Saglio, 1979).

Авторегуляция плотности населения с использованием химических веществ обнаружена также у простейших, коловраток, кишечнополостных, моллюсков, иглокожих, ракообразных.

Регуляция через поведение более свойственна высшим животным. Роль специфических форм поведения в популяционных процессах широко известна. У многих животных возрастающая при увеличении

плотности населения частота прямых контактов особей приводит к каннибализму; интенсивность изреживания популяции в этом случае выступает как прямая функция плотности населения, механизм приведения ее в соответствие с экологическими требованиями. В частности, такой механизм функционирует наряду с химической регуляцией у мушных хрущаков. Известен он и у некоторых других беспозвоночных, а также у рыб. В опытах с гуппи *Lebistes reticulatus* было показано полное выживание первых выводков, сменяющееся по мере нарастания численности включением каннибализма, в результате чего уже четвертый выводок был полностью съеден матерью, которая одновременно интенсивно «изреживала» и прежние выводки; аналогичная картина обнаруживалась и в других вариантах опыта. Поскольку корм в этих опытах давался в избытке, проявление каннибализма было, очевидно, результатом увеличения плотности, воспринимаемого скорее всего по числу контактов.

В более сложной форме каннибализм проявляется и у высших животных. Так, у многих видов птиц, насиживающих кладку с первого яйца, более старшие птенцы при недостатке корма съедают своих собратьев. Явление это коррелирует с изменением уровня оптимальной плотности (главным образом через обеспеченность кормом) и на уровне популяции в целом выступает как механизм регулирования пополнения популяции. Наблюдения за белыми аистами *Ciconia ciconia* в Европе показали, что в годы высокой численности многие птицы не находят места для гнезда и не приступают к размножению. Бродя вокруг гнезд своих сородичей, подчас вступая с ними в драки, такие холостые особи стимулируют нарушение родительских инстинктов у гнездящихся птиц, вплоть до полного прекращения заботы о потомстве. В результате в годы высокой численности увеличивается число выкинутых родителями из гнезда птенцов и уменьшается общий прирост популяции (F. Haverschmidt, 1949). Нечто подобное наблюдалось и у других птиц. В частности, в США отмечено, что у фазанов годы повышенной численности характеризуются относительно высоким процентом брошенных кладок. Экспериментально показано, что это объясняется учащением контактов насиживающих самок с уже вылупившимися птенцами из других выводков: из 11 самок, которым у гнезда были показаны фазанята, 9 бросили свои кладки (R. Linder, C. Agee, 1965).

Поведенческая регуляция часто связана со структурой внутривидовой популяционной групп. Например, у цейлонских макаков *Macaca sinica* при нехватке кормов низкоранговые особи не имеют возможности нормально питаться и погибают; в результате размеры популяции этих обезьян чутко реагируют на изменения кормовой базы. Большую роль в регулировании объема размножающегося контингента играют разные формы территориального поведения: на его основе в популяции фор-

мируется не участвующий в размножении «популяционный резерв» тем больший, чем выше численность и плотность населения. При этом связанная с территориальностью дифференциация особей в популяции по принципу участия в размножении основывается на структуре внутрипопуляционных отношений.

Регуляция через структуру затрагивает поведенческие и физиологические механизмы репродукции. Эколого-физиологическая разнокачественность особей в составе внутрипопуляционных группировок имеет большое значение в регуляции интенсивности процесса размножения в связи с плотностью населения популяции. Вследствие структурированности взаимоотношений в группах часть особей, как уже отмечалось, испытывает состояние напряжения (стресса). При повышении плотности вследствие увеличения частоты конфликтных ситуаций общий уровень стресса в популяции возрастает. Это неоднократно регистрировалось в экспериментальных группах мелких грызунов; повышение адренокортикальной активности в условиях повышенной плотности населения — широко распространенная закономерность.

Это прослеживается и в природных условиях. Показано, например, что у аллигаторов *Alligator mississippiensis*, содержащихся на фермах с высокой плотностью посадки, уровень кортикостерона в плазме крови выше, чем при низкой плотности — как на фермах, так и в природе (R. Elsev et al., 1990). Корреляция массы надпочечников с плотностью населения обнаружена у воротничкового рябчика *Bonasia umbellus* (D. Neave, B. Wright, 1968). Наиболее обширный материал получен при изучении млекопитающих. Так, в популяции пенсильванских полевков *Microtus pennsylvanicus* наблюдалась положительная корреляция изменений численности и относительной массы надпочечников у взрослых самок (J. Christian, D. Davis, 1966); зарегистрировано повышение среднего уровня стресса в годы высокой численности у полевков-экономов и рыжих полевков (рис. 11.8). В популяции карликового кенгуру *Setonix brachiurus* в Западной Австралии отчетливое снижение количества эозинофилов в крови (признак стресса) обнаруживалось в засушливое время года, когда вокруг непересохших водоемов создаются большие скопления этих животных. Аналогичные материалы получены и для ряда других видов.

Влияние стресса на изменения плотности населения неоднозначно. Известно, что «передозировка» стрессовых гормонов влечет за собой синдром патологических явлений, обозначенный Г.Селье (1960) как «болезнь адаптации»; выраженный в крайней степени, этот синдром может стать причиной гибели животного. Явления подобного рода регистрировались не только в лабораторных условиях, но и в природе. Впрочем, такое прямое влияние стресса на смертность в популяции в природе, видимо, реализуется относительно редко. Гораздо более

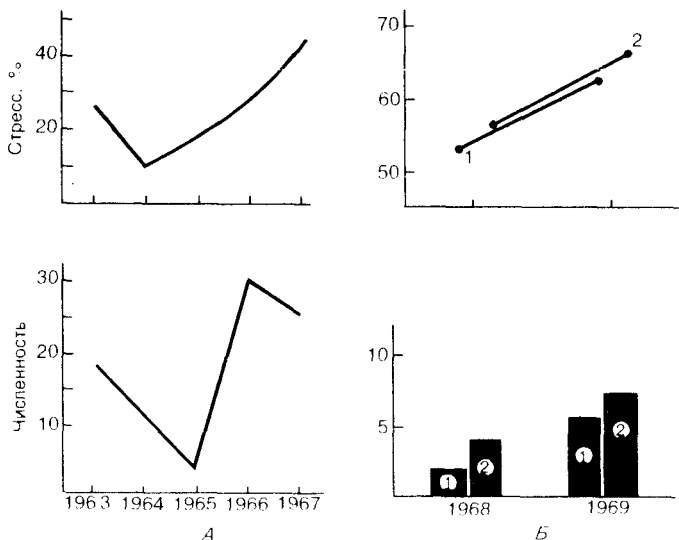


Рис. 11.8. Изменение уровня стресса в естественных популяциях рыжей полевки *Clethrionomys glareolus* в Подмоскowie (А) и полевки-экономки *Microtus oeconomus* в Дарвинском заповеднике (Б) в годы с разной численностью грызунов (по И.А. Шилкову, 1977):

по оси ординат: численность выражена на 100 ловушко-суток, уровень стресса — % подавления дыхания амиталом натрия; 1, 2 — разные популяции

обычно увеличение смертности в силу повышения чувствительности стрессированных животных к влиянию неблагоприятных факторов среды. При такой ситуации условия, которые в обычном состоянии воспринимаются как нормальные, при повышении уровня стресса оказываются губительными.

Динамика уровня стресса имеет значение и в регуляции интенсивности размножения. В работах основателя концепции общего адаптационного синдрома Г. Селье показано, что состояние стресса гормонально ингибирует репродуктивные функции. Позднес Дж. Кристиан подтвердил эту закономерность в опытах с лабораторными мышами. В настоящее время сходные результаты получены по многим видам грызунов, в том числе и в природных условиях. Показано, в частности, что стрессе гормональным путем может тормозить половое созревание и ингибировать функции гонад у взрослых животных, вплоть до блокирования уже начавшегося размножения.

Большую роль в стимуляции стрессового состояния играет агрессивное поведение. Соответствие уровня агрессии плотности населения показано во многих экспериментальных и полевых исследованиях. В некоторых случаях агрессия может вступать как прямой фактор ограничения численности. Это, в частности, было хорошо показано в

экспериментах с домовыми мышами. В искусственных популяциях этих животных рост численности и плотности населения всегда сопровождался увеличением числа драк. По достижении определенного порога частота драк становилась фактором ограничения дальнейшего роста плотности — отчасти путем увеличения гибели молодняка, а отчасти через развитие стресс-реакции. Подача с кормом хлорпромазина, снимающего агрессию, приводила к снижению числа драк и «вспышке» численности; прекращение подачи препарата вновь стабилизировало плотность в экспериментальных группах (S. Vessy, 1967). Во многих других экспериментах искусственное снижение или усиление агрессии (кастрацией, гормонотерапией) вызывало адекватную реакцию, выраженную в изменениях темпов размножения.

Специфическая форма блокирования размножения, описанная у ряда видов мелких грызунов, заключается в прерывании беременности в присутствии «чужого» самца, т. е. в ситуации, естественно учащающейся при повышении плотности населения в природных условиях. В экспериментах с серыми полевками, леммингами, домовыми мышами содержание беременных самок с незнакомыми им самцами в 55—87 % случаев ведет к прерыванию беременности. Аналогичный эффект может быть вызван действием только запаха «чужого» самца. Если встреча с незнакомым самцом происходит в присутствии самца, с которым произошло спаривание, вероятность прерывания беременности снижалась. Механизм этого явления, названного «Брюсс-эффект» (по имени описавшей его исследовательницы), связан с развитием стресса: у подопытных самок регистрируется повышенный уровень свободных кортикостероидов в крови. Сходное явление отмечено и в природных условиях: у пенсильванских полевок самки с признаками подавления беременности обнаруживались только в год повышенной плотности населения (F. Mallory, F. Clulow, 1972).

Во всех рассмотренных случаях проявления агрессии и стресса в их влиянии на размножение и смертность опосредуются через структуру популяции. Это служит причиной того, что реализация регулирующих плотность механизмов более сложна и более «маневренна», чем ответ на широкомасштабные изменения численности. Показано, например, что у больших песчанок *Rhombomys opimus* в Каракумах масса надпочечников у самцов коррелировала не столько с общей плотностью населения, сколько с тем, были ли в данной колонии самцы-соперники (В.С. Лобачев, Н.П. Наумов, 1972). В популяции рыжих полевок в Подмоскowie уровень стресса зависит не только от численности, но главным образом от соотношения оседлых зверьков и мигрантов, т. е. определяется структурой популяции. У полевок-экономок на берегах и островах Рыбинского водохранилища высокий уровень стресса регистрируется в скоплениях зверьков во время паводка, что задерживало их размножение даже при средней низкой численности.

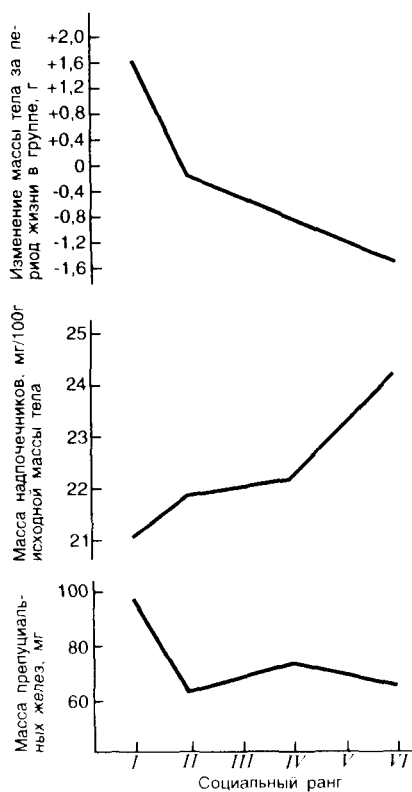


Рис. 11.9. Соотношение массы надпочечников, препуцциальных желез и изменения массы тела с ранговым положением домовых мышей в искусственных популяциях (по J. Christian, 1961)

В составе внутривидовых групп регистрируется дифференцированное проявление агрессии и стресса у разных категорий особей. Агрессия более свойственна взрослым и доминантам, а стресс всегда более выражен у низкоранговых, в том числе полувзрослых особей. Такая дифференциация влечет за собой ранговые отличия в уровне смертности и участия в размножении (рис. 11.9). Показано, в частности, что среди погибших в результате социальных взаимодействий животных (в том числе с выраженными признаками стресса) преобладают низкоранговые особи; многие такие животные отличаются сниженным участием в размножении и меньшими размерами выводков. Подобное явление обнаруживается как в экспериментальных, так и в природных условиях.

Таким образом, физиологические механизмы снижения воспроизводства и увеличения смертности при повышении плотности населения функционируют на базе разноранговости особей в составе популяции и отдельных внутривидовых групп. В результате действие стресса регулирует размножение и смертность в зависимости

от остроты внутривидовых отношений и степени неблагоприятности внешних условий.

Регуляция дисперсии особей в пространстве. Выселение особей из состава размножающихся группировок — широко известное явление. По существу, в этом заключается первая реакция популяции на возрастание плотности населения; при этом расширяется занятая популяцией территория и оптимальная плотность поддерживается без снижения численности. Процессы активной регуляции плодовитости и смертности включаются позже, когда исчерпаны ресурсы доступной для расселения территории.

Непосредственные причины, стимулирующие рассредоточение популяции в пространстве, в принципе сходны с тем, что описано в

отношении пространственной структуры и поддержания генетической гетерогенности. В частности, расселение молодых животных осуществляется на основе генетически детерминированной программы онтогенеза поведения. Показано, например, что у канадских дикуш *Canachites canadensis* осеннее расселение, приуроченное к распаду выводков, происходит без каких-либо агрессивных взаимодействий, на основе постепенной утраты взаимосвязей птиц внутри выводка (J. Alway, D. Voag, 1979). Сходным образом и у млекопитающих (особенно изучены в этом отношении грызуны) молодые расселяются на базе спонтанного возникновения миграционного инстинкта, нередко без видимых признаков агрессии со стороны взрослых особей или сверстников.

И все же такая «эндогенная» стимуляция дисперсии контролируется плотностью населения. У ряда видов насекомых повышение плотности ведет к изменению развития и появлению специфических расселяющихся форм: крылатых особей у тлей, длиннокрылых у цикад, стадных перелетных форм у саранчевых, а также аналогичных морф у ряда других видов.

У низших позвоночных стимулом к дисперсии может быть накопление в среде метаболитов или специфических феромонов, концентрация которых растет параллельно плотности населения. Так, у головастиков продуцирование «вещества страха», возможно, стимулируется не только нападением хищников, но и повышением густоты их скоплений в водоеме; реакция на это вещество в виде рассредоточения одинаково адаптивна в обеих ситуациях.

У млекопитающих частота встреч с запаховыми территориальными метками возрастает при увеличении плотности, что может стимулировать миграционную активность. Но более обычна для высших позвоночных реакция на весь комплекс территориального поведения, включая прямые формы агрессии. При этом контингент расселяющихся особей включает главным образом молодых созревающих животных и взрослых низкоранговых; дальность расселения подчас демонстрирует прямую связь с плотностью популяции.

Судьба расселяющихся особей и их роль в популяционных процессах неодинакова у разных видов и даже популяций одного вида. С одной стороны, гибель животных среди расселяющейся части населения выше, чем среди оседлых особей. Подсчитано, например, что у полевок р. *Microtus* потери популяции при расселении составляют 40—70 % (J. Myers, Ch. Krebs, 1971). Крайний пример такого рода — «миграция на уничтожение», свойственные норвежским леммингам *Lemmus lemmus*. Характерно, что стимулом к таким миграциям служит не столько истощение кормовой базы, как это считали ранее, сколько обострение внутривидовых отношений и связанные с переуплотнением увеличение агрессивности и активация гипофизарно- адре-

налоговой системы. Таким образом, расселение может выступать как «скрытый механизм» регуляции смертности.

С другой стороны, расселяющиеся животные формируют «периферию» популяции с ее значением в качестве популяционного резерва, о котором речь шла выше.

У животных со сложной структурой групп своеобразный аналог расселения представлен разделением стад на самостоятельно существующие группы. Когда разросшееся в результате размножения стадо превышает какой-то пороговый уровень численности, закономерные взаимоотношения особей нарушаются, и стадо теряет «управляемость». В этом случае чаще всего первыми ослабевают связи основной части стада, концентрирующейся вокруг вожака, с его периферическими группировками; в конце концов последние отделяются, образуя самостоятельные группы. Это явление наиболее характерно для обезьян. У некоторых видов макак по мере роста стада часть самок с детенышами выходит из непосредственного контроля вожака и устанавливает более тесные связи с молодыми самцами на периферии. С возрастом молодые самцы получают возможность повысить свой ранг, статус их теряет стабильность, что в конце концов приводит к распаду ранее существовавшей структуры и отделению группы самцов и самок от основного стада. У тонкотелов, в стаде которых находится только один самец-вожак, при росте числа особей группа самок с молодыми нередко отделяется от стада и позднее присоединяется к другому самцу (Y. Sugiyama, M. Parthasarathy, 1969). Аналогичные явления отмечены и у других обезьян; у некоторых видов разделение стад имеет спонтанный характер, молодые особи в определенном возрасте покидают стадо. Во всех случаях механизм расщепления стад заложен в нарушениях изначальных связей при росте численности группы. «Резерв» популяции у стадных животных представлен самостоятельно существующими и подчас расселяющимися на большие расстояния группами холостых самцов, а у некоторых видов — и молодых самок.

В целом, при всем разнообразии внешних форм регуляции через дисперсию, общее значение ее заключается в поддержании оптимальных условий плотности в основной части популяции. Биологическая специфика такого типа регуляции состоит в том, что «избыточная» часть населения хотя бы временно используется в качестве популяционного резерва, что придает общей системе регуляции плотности населения большую надежность.

Плотность популяций растений. Функциональная структура ценопопуляций растений представлена системой взаимодействий, связанных с обменом генетическим материалом и процессами круговорота веществ и энергии. Осуществление этих функций в значительной степени зависит от плотности популяции.

В частности, под влиянием плотности меняется распределение питательных веществ, идущих на образование различных органов. Наиболее общее выражение этой зависимости — замедление общего роста растений при повышении плотности и отрицательное влияние плотности на развитие генеративных органов и семенную продукцию (J. Harper, 1977). Однако выражена эта закономерность у разных видов по-разному; у ряда растений (в частности, однолетних) связь между плотностью и семенной продукцией способна обеспечить регуляцию плотности (E. Symonides et al., 1986).

Плотность популяции влияет на скорость развития растений: как показал В.Н. Сукачев (1941), при увеличении плотности развитие у однолетних растений ускоряется, а у многолетних, напротив, замедляется. Но, пожалуй, наиболее известный путь влияния плотности на популяционные процессы у растений — это явление *самоизреживания*, связанное с зависимой от плотности величиной смертности в ценно-популяциях. Изреживание происходит в результате полного перекрытия фитогенных полей и связанного с этим предельного использования ресурсов среды. При этом даже у однолетников на фоне ненаправленного отмирания можно наблюдать избирательный характер этого процесса, а у многолетников такой его характер закономерен: отмирают в первую очередь наиболее слабые растения, а выживают обладающие более высокими способностями интенсивного использования почвенных ресурсов и высокой подвижностью ростовых процессов (К.И. Завадский, 1954).

Суммарная система регуляторных взаимоотношений различна у конкретных видов и может выражаться зависимой от плотности смертностью, таким же характером репродукции, а также различной реакцией отдельных элементов популяции на действие внешних факторов. В результате комплекса регуляторных процессов открывается возможность скомпенсировать уменьшение плотности увеличением индивидуального роста. В результате популяция в целом способна в значительном диапазоне изменений плотности сохранять относительно устойчивую величину биомассы, продуцированной за период роста. Эта закономерность («константность конечного урожая») установлена для древесных пород и для большого числа видов однолетних растений (J. Harper, 1977).

11.4. ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ ПОПУЛЯЦИОННОГО ГОМЕОСТАЗА

Принцип гомеостаза биологических систем приложим не только к отдельным внутривидовым процессам, но и к свойствам популяции в целом. В полном соответствии с правилом двух уровней адаптации (см. выше, гл. 8) самые общие и устойчивые характеристики популяций отражают их приспособленность к средним, длительно сохраняющимся или периодически повторяющимся условиям среды. Так, морфобиологический тип животных, ритм жизненных явлений и

некоторые другие стабильные особенности неодинаковы в разных географических популяциях одного вида. Объясняется это тем, что они складывались как приспособления к различным средним особенностям климата, типа местообитаний, состава сообщества и т. п. Относительная генетическая самостоятельность каждой такой популяции служит основой для закрепления рассмотренных качеств как общего свойства данной популяции.

То же можно сказать и о таких особенностях популяций, как средние размеры индивидуальных (или стадных) территорий, степень подвижности животных и т. п. Упомянутая в гл. 10 сезонная динамика пространственной структуры у ряда видов — пример устойчивого приспособления к закономерно повторяющейся смене условий жизни популяции. Характерным свойством популяции может быть и средний уровень плодовитости. Адаптивный характер этого показателя может проявляться в увеличении плодовитости в популяциях, занимающих пессимальные местообитания, что компенсирует повышенную смертность в этих условиях.

Механизмы формирования и закрепления уровня стабилизации наиболее генеральных популяционных свойств основываются в первую очередь на генетических (связанных с определенной степенью изоляции) и микроэволюционных процессах.

Изменчивость, динамичность конкретных условий жизни вызывают формирование лабильных функциональных адаптаций, действующих на данном уровне стабилизации популяционных функций и поддерживающих этот уровень. Механизмы таких адаптаций основаны на эколого-физиологических процессах. При всем многообразии конкретных проявлений лабильные адаптации популяционного уровня действуют по единому принципу обратной связи: в ответ на внешние или внутрипопуляционные изменения они вызывают адекватные сдвиги во внутрипопуляционных отношениях, продолжающиеся до тех пор, пока не восстановятся «уравновешенные» отношения между популяцией и средой. Именно лабильные авторегуляторные процессы придают определенную устойчивость популяционным системам на фоне изменчивых условий их жизни.

В том случае, когда изменения среды выходят за пределы адаптированного диапазона, биологически выгодной оказывается смена уровня стабилизации системы. В этом случае на основе внутрипопуляционной разнокачественности начинаются процессы отбора, ведущие к перестройке наиболее генерализованных качеств популяции в соответствии с изменившимися средними условиями ее жизни. Таким образом, гомеостатические механизмы популяционного уровня лежат в основе того, что в относительно стабильных условиях популяция функционирует как устойчивая форма существования вида, а в условиях направленного изменения среды представляет собой исходную элементарную единицу эволюционного процесса.

ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ

Гомеостазирование популяционных функций связано с такими показателями, как численность и плотность населения. Это положение исходно предусматривает динамический характер основных популяционных параметров: как численность популяции, так и ее выражение, отнесенное к единице пространства, не остается одинаковым во времени. Свойственные популяции процессы постоянного воспроизведения сопровождаются столь же постоянным отмиранием особей. В силу многих причин не остается неизменной и возможность заселения отдельных элементов ландшафта: «емкость угодий» меняется в сезонном и многолетнем масштабе, что определяет динамику параметров плотности населения даже при постоянном уровне репродукции. В конкретных популяциях, локализованных в определенных границах пространства, постоянно происходят процессы притока особей извне и выселения определенной части населения за пределы популяции. Все эти процессы детерминируют пульсирующий, динамический характер популяции как системы, составленной множеством отдельных организмов. Будучи представителями одного вида, организмы в составе популяции несут ряд общих признаков, определяющих биологическую специфику популяции в целом и ее место в функционировании глобальных систем биологического круговорота. В то же время составляющие популяцию особи отличаются друг от друга по полу, возрасту, генетическим особенностям и месту в функциональной структуре популяции. На этой основе формируются такие фундаментальные популяционные процессы, как типы воспроизводства и смертности, масштабы и формы пространственной дисперсии, общий уровень биологической активности и др.

12.1. ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ И ЕЕ ДИНАМИКА

Численное соотношение различных категорий организмов в составе населения рассматривается как *демографическая структура популяции*. При этом в первую очередь имеется в виду соотношение половых и возрастных групп; изменения этих показателей существенным образом влияют на темпы репродукции, а соответственно на общую численность популяции и ее изменения во времени.

Возрастная структура популяции. Этот аспект структуры популяций определяется соотношением различных возрастных групп (когорт) организмов в составе популяции. Возраст отражает, с одной стороны, время существования данной когорты в популяции, и в этом аспекте имеет значение абсолютный (календарный) возраст организмов. С другой стороны, возраст есть отражение онтогенеза; в этом аспекте

большее значение имеет не календарный, а биологический возраст, определяющий стадийное состояние организмов, а вместе с тем их роль в популяционных процессах (продукция биомассы, участие в размножении и т. п.). Показатели биологического возраста в равной степени важны для популяций всех таксонов живых организмов, но в наиболее четкой форме этот аспект структуры популяций разработан в ботанической и зоологической экологии.

Возрастные аспекты ценопопуляций растений. В составе ценопопуляций возрастная структура выражена несколькими периодами, включающими ряд определенных возрастных состояний организмов (табл. 12.1).

Таблица 12.1. **Возрастные периоды и состояния у семенных растений**

Период	Возрастное состояние	Индекс
I. Латентный	1. Семена	sm
II. Прегенеративный	2. Проросток (всход)	pl
	3. Ювенильное	j
	4. Имматурное	im
	5. Виргильное	v
	6. Молодое	g1
III. Генеративный	7. Зрелое	g2
	8. Старое	g3
	9. Субсенильное	ss
IV. Постгенеративный	10. Сенильное	s
	11. Отмирающее	sc

В реальных популяциях границы календарного возраста двух смежных возрастных состояний в какой-то степени перекрываются. Это определяется тем, что индивидуальный ход онтогенеза у отдельных организмов не совпадает и конкретные особи могут достигать определенного возрастного состояния в разные календарные сроки. Функционально же особи данного возрастного состояния сходны. Набор возрастных состояний в популяции определяет интенсивность репродукции, захвата пространства, процессов самоизреживания и т. п. В целом в зависимости от возрастного состава (*возрастного спектра*) популяция характеризуется определенными свойствами, отражающими ее онтогенетическое состояние как целостной системы.

В частности, ценопопуляции, состоящие преимущественно из особей прегенеративного периода, характерны для начальных этапов освоения пространства в биогеоценозе. Такие популяции носят название *инвазионных*. Они не способны к самоподдержанию и зависят от заноса зачатков извне. Ценопопуляции, включающие все (или почти все) возрастные группы, определяются как *нормальные*; они способны к полному самоподдержанию, не зависят от внешнего поступления

зачатков (хотя оно и может иметь место) и осуществляют устойчивое освоение пространства и полноправное участие в составе биогеоценоза. Длительное самостоятельное существование может привести к утрате генеративного комплекса возрастных состояний; такая популяция теряет возможность самоподдержания, становится зависимой от внешних источников семян и квалифицируется как *регрессивная*. Таким

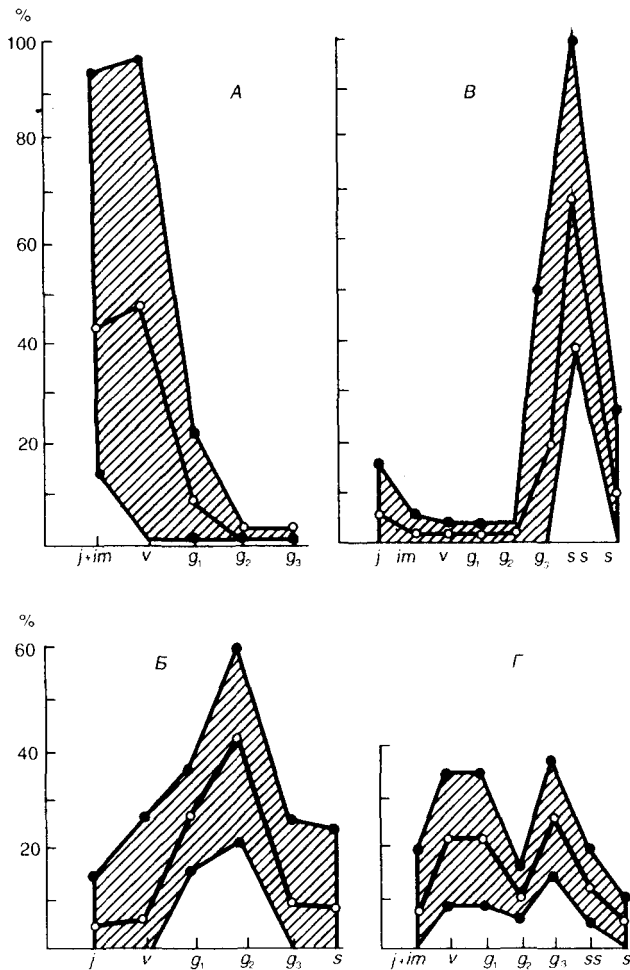


Рис. 12.1. Типы базовых возрастных спектров ценопопуляций (по Л.Б. Заугольной и др., 1988);

A — левосторонний (*Filipendula vulgaris*); *B* — односторонний симметричный (*Festuca valesiaca*); *В* — правосторонний (*Festuca pratensis*); *Г* — двухвершинный (*Stipa pennata*);

штриховка — $\pm 3\sigma$; остальные пояснения см. в тексте

образом, возрастной состав популяции определяющим образом влияет на ее состояние и функции, в том числе биогеоценотические. Динамика возрастного спектра отражает процесс развития ценопопуляции как системы от первичного зарождения до утраты самостоятельности — «большой жизненный цикл ценопопуляции» (Т.А. Работнов, 1969).

В нормальных дефинитивных (достигших равновесного состояния) ценопопуляциях характер базового возрастного спектра определяется особенностями биологии вида (в частности, общей продолжительностью онтогенеза и длительностью отдельных возрастных состояний), способами самоподдержания, способностью формировать почвенный запас семян и др. Все эти особенности накладывают свой отпечаток на соотношение различных возрастных групп в составе популяции разных видов (рис. 12.1).

Возрастная структура популяций животных. Онтогенетические отличия морфологии, физиологии и функциональной роли в популяции свойственны и возрастным группам в популяциях животных. Особенно отчетливо возрастные отличия проявляются у видов, развитие которых проходит с метаморфозом, включающим одну или несколько предимагинальных фаз. В этом случае отдельные возрастные группы могут коренным образом отличаться по особенностям биологии и занимать разное положение в структуре биоценоза. Не представляет исключения и такой вариант развития, при котором разные стадии онтогенеза обитают в различных средах (например, стрекозы или амфибии).

При прямом развитии также имеют место зависящие от возраста особенности положения особей в структуре и функционировании популяции, определяющие характер и степень сложности ее возрастной структуры. Различия когорт по календарному возрасту зависят также от видоспецифического типа репродуктивных циклов. Так, у видов, размножающихся неоднократно в течение года, популяция представлена несколькими возрастными когортами, соотношение

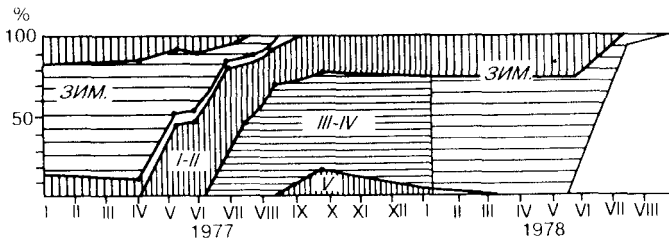


Рис. 12.2. Динамика возрастной структуры популяции рыжих полевков в Ильменском заповеднике (по Г.В. Оленеву, 1983):

I—V — генерации (когорты); зим. — зимовавшие животные; по ординате отложен процент зверьков данной генерации в составе популяции

между которыми меняется на протяжении годового цикла. При этом часть когорт в течение репродуктивного сезона популяции достигает половозрелости и приступает к размножению, что еще более усложняет возрастно-генетический спектр популяции (рис. 12.2).

У видов, размножающихся раз в году, когорты выражены четко, а общий спектр возрастного состава зависит от сроков достижения половозрелости и от общей продолжительности жизни, свойственной данному виду. Так, у майских хрущей *Melolontha* размножение происходит один раз за сезон, после чего самки погибают. При таком ходе онтогенеза понятия «когорта» и «генерация» совпадают и популяция состоит из четырех генераций соответственно четырехлетнему сроку развития обитающих в почве личинок. В других случаях когорты (особи одного времени рождения) могут состоять из представителей одной генерации (последовательные выводки одной когорты родителей), а могут иметь более сложный состав. Так, у мелких грызунов во второй половине репродуктивного сезона в размножение вступают зверьки рождения данного года; соответственно «осенние» когорты состоят из повторных выводков перезимовавших животных и из потомства их детей, т. е. включают по меньшей мере представителей двух поколений (генераций).

Как и в популяциях растений, интенсивность размножения и темпы роста популяции в каждый данный момент определяются долей особей, находящихся в возрасте активной репродукции; процент неполовозрелых животных в составе популяции отражает потенциальные возможности воспроизводственной функции на ближайшее будущее. Таким образом, знание возрастного состава популяции на фоне видоспецифических сроков развития и созревания может быть основой прогнозирования темпов роста популяций экономически важных видов.

Возрастные спектры меняются во времени, что, в частности, связано с различием уровней смертности в разных возрастных группах. Зависимая от возраста смертность неодинакова у разных видов животных и в схеме может быть сведена к трем типам, определяющим закономерности отмирания особей в популяции (рис. 12.3). У видов, характеризующихся относительно небольшой ролью внешних факторов смертности (погода, хищники и т. п.), кривая

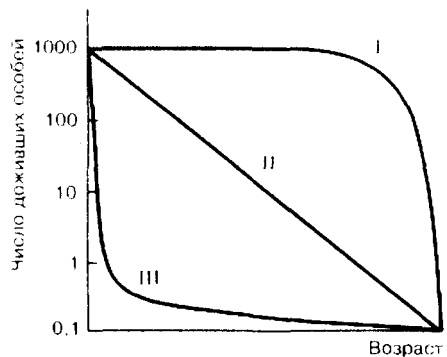


Рис. 12.3. Основные типы кривых (I—III) выживания (по А.М. Гилярову, 1990): пояснения см. в тексте

выживания данной возрастной когорты отличается слабым понижением до возраста естественной («физиологической») смерти с последующим резким падением, отражающим вымирание особей, достигших этого критического возраста (рис. 12.3, Л). В природе кривые такого типа характеризуют относительно небольшое число видов; в частности, это относится к насекомым с коротким сроком жизни (например, поденки). Сходный тип кривых выживания демонстрируют дрозофилы в лабораторных культурах, не подверженных выеданию хищниками. Близкой к этому типу выживания оказывается динамика смертности некоторых крупных позвоночных, а также человека¹.

Для очень многих видов характерна повышенная смертность в младших возрастных группах (или в предимагинальных стадиях развития). У таких видов кривая выживания демонстрирует резкое падение в области младших возрастов, которое вскоре сменяется постепенным понижением, отражающим низкую и относительно равномерную смертность животных, переживших «критический» возраст (рис. 12.3, III). При равномерном распределении смертности по возрастам, т. е. в случае независимости причин смертности от специфических возрастных свойств, характер выживания в идеале представляется в виде диагонально снижающейся прямой линии (рис. 12.3, II); приближающийся к этому типу характер выживания свойствен в первую очередь видам, развитие которых идет без метаморфоза при достаточной степени самостоятельности и устойчивости рождающегося потомства, хотя идеально равномерной смертности, по-видимому, не существует². Во многих случаях видовая кривая выживания характеризуется комбинацией разных частей теоретических кривых (А.М. Гиляров, 1990).

Анализ параметров выживания и смертности в разных возрастных группах открывает возможность расчета ожидаемой продолжительности жизни особей данной возрастной когорты. Составленные по основным демографическим параметрам таблицы выживания (life tables) могут служить основой анализа и прогнозирования популяционной динамики (табл. 12.2). При этом анализ возрастной динамики может быть основан на последовательных учетах численности отдельных возрастных когорт (как в приведенной таблице) или на статистическом анализе всех возрастных групп, существующих в данной популяции в период наблюдений (А.М. Гиляров, 1990).

¹ Впрочем, в несбалансированных социальных условиях резко возрастает детская смертность и кривая выживания принимает иной вид.

² Парадоксальным образом почти идеальная диагональная кривая выживания обнаружилась для жителей Древнего Рима, продолжительность жизни которых установлена по эпитафиям на кладбищенских памятниках (Macdonell, 1913, цит. по: А.М. Гиляров, 1990).

В принципе кривые и таблицы выживания рассмотренного типа применимы и к анализу возрастных состояний в популяциях растений. Во всех случаях динамические параметры отдельных возрастных когорт отражают механизм формирования возрастных спектров популяции.

Таблица 12.2. Выживание усонного ракообразного *Balanus glandula* (по данным J. Connel, 1970, из А.М. Гилярова, 1990)

Возраст, годы x	Число живых особей в момент учета, n_x	Доля особей, доживших до начала возрастного интервала x , l_x	Число особей, погибших от начала интервала x до начала интервала $x + 1$, d_x	Смертность в интервале x , q_x	Ожидаемая продолжительность жизни особей, доживших до начала интервала x , e_x
0	142	1,000	80	0,563	1,58
1	62	0,437	28	0,452	1,97
2	34	0,239	14	0,412	2,18
3	20	0,141	4,5	0,225	2,35
4	15,5*	0,109	4,5	0,290	1,89
5	11*	0,077	4,5	0,409	1,45
6	6,5*	0,046	4,5	0,692	1,12
7	2	0,014	0	0,000	1,50
8	2	0,014	2	1,000	0,50
9	0	0,0	—		

* Расчетные данные.

Разнокачественность сезонных возрастных когорт. В общей ритмике жизни популяции большое значение имеет то обстоятельство, что возрастные отличия включают не только общие параметры роста и развития, но и особенности эколого-физиологического плана, прямо влияющие на характер биологической активности популяции и ее место в системе биоценологических отношений. В отчетливой форме это выражено в рассмотренных выше типах возрастных состояний у растений: каждая возрастная группа специфична по морфологии, физиологии и функции в общей жизни популяции. Семена в течение длительного времени не участвуют в обмене веществ; запас их определяет потенцию развития популяционных локусов и целостных популяций. Проростки характеризуются смешанным питанием — за счет веществ семени и фотосинтеза первых листьев. Ювенильные и виргильные растения уже вполне автотрофны; особенности их строения отражают разные стадии формирования генеративной системы на базе ассимиляционной функции. Генеративные возрастные стадии осуществляют ведущую функцию популяции как формы существования вида, обеспечивая ее самоподдержание. Сенильные растения — это часть популяции, закончившая цикл ак-

тивной жизнедеятельности и характеризующаяся постепенным отмиранием вегетативной массы.

Не менее четко выражены биологические, физиологические и функциональные отличия возрастных групп животных, обладающих сложным типом развития с одной или несколькими предимагинальными стадиями. Конкретный характер фазовых отличий очень различен и видоспецифичен; во многих случаях разные возрастные фазы выполняют отличающиеся функции не только на популяционном, но и на биоценотическом уровне, включаясь в различные трофические цепи и расширяя таким образом экологическую роль вида.

У животных с прямым развитием функционально значимые возрастные отличия не так бросаются в глаза, но при этом не менее важны. Уже тот факт, что участие в репродуктивном процессе всегда есть функция возраста, означает принципиальное функциональное подразделение возрастного спектра популяции на репродуктивно незрелую часть, определяющую потенции будущего воспроизводства, зрелую, осуществляющую размножение в данное время, и пострепродуктивную когорту особей, закончившую свое участие в росте популяции.

Во многих случаях регистрируются достаточно ощутимые возрастные отличия в питании. С одной стороны, они расширяют круг трофических связей вида в целом, а с другой — снижают уровень внутривидовой (внутрипопуляционной) конкуренции, что существенно для определения возможной численности популяции в составе определенного биогеоценоза.

При внимательном исследовании удастся выявить и более тонкие, но не менее значимые отличия возрастных когорт. В частности, обширные материалы по различным видам грызунов показывают, что в составе популяции когорты весеннего рождения по многим параметрам и по функции в популяции отличаются от когорт рождения конца лета — осени. В частности, зверьки, родившиеся весной и в начале лета («весенние» когорты¹), характеризуются быстрым развитием и ускоренным половым созреванием. Так, в лабораторных условиях при стабильной температуре и одинаковом рационе у степных пеструшек *Lagurus lagurus*, родившихся в мае, средний возраст достижения половозрелости составлял 21,6 суток, а у родившихся в октябре — 140,9 суток; у двух подвидов узкочерепной полевки *Microtus gregalis* обнаруживается аналогичная закономерность (табл. 12.3).

¹ Иногда их называют «весенними генерациями», но этот термин имеет более генетическое значение и не всегда совпадает с понятием когорты.

Таблица 12.3. Возраст полового созревания (сутки) у самок степной пеструшки и узкочерепной полевки, родившихся в разное время года (по А.В. Покровскому, 1967)

Месяц рождения	<i>Lagurus lagurus</i>		<i>Microtus gregalis gregalis</i>		<i>Microtus gregalis major</i>	
	<i>n</i>	<i>M</i>	<i>n</i>	<i>M</i>	<i>n</i>	<i>M</i>
I	23	84,5	4	91,5	4	58,2
II	12	56,3	2	59,5	—	—
III	12	43,2	7	55,9	6	58,0
IV	9	28,9	5	35,8	3	58,0
V	17	21,6	5	35,2	6	52,0
VI	17	29,8	—	—	3	51,7
VII	12	55,9	—	—	4	39,5
VIII	5	128,8	7	122,7	3	62,0
IX	4	127,0	7	136,9	7	132,6
X	11	140,9	—	—	—	—
XI	—	—	—	—	—	—
XII	8	107,7	—	—	—	—

Быстрое созревание зверьков ранних пометов регулярно регистрируется при работе с мышевидными грызунами в полевых условиях. Животные весенних когорт отличаются также повышенной плодовитостью как по показателю среднего числа эмбрионов на самку, так и по числу выводков за сезон размножения.

Ряд морфофизиологических параметров говорит о более высоком уровне метаболизма у зверьков весенних и раннелетних когорт. Соответственно особи из этих когорт отличаются непродолжительным сроком жизни: в естественных популяциях подавляющее их большинство вымирает в течение сезона и лишь незначительная часть доживает до следующей весны.

Позднелетние и осенние когорты характеризуются диаметрально противоположными признаками: они медленно растут, долго сохраняют признаки «физиологической молодости», поздно становятся половозрелыми. У них, по-видимому, понижен общий уровень метаболизма, но зато они характеризуются большей продолжительностью жизни.

Показано, что митотическая активность в покровном эпителии особей весенних и осенних когорт полевок *Clethrionomys* совпадает с различиями их морфофизиологических показателей: она высока у особей, рожденных весной и в начале лета, и резко снижена у осенних зверьков. Характер митотических процессов свидетельствует о том, что у весенних когорт физиологический возраст зверьков коррелирует с календарным, тогда как в осенних когортах в период «вегетативной фазы» жизненного цикла физиологическое состояние не соответствует хронологическому увеличению возраста. При этом увеличение продолжительности жизни, характерное для этих животных, идет не за счет

выживания в старости, а путем продления физиологически юношеского периода (Т.С. Амтиславская, 1970, 1975).

Различные по своим свойствам когорты играют неодинаковую роль в жизни и динамике популяции. Долго живущие и поздно созревающие животные из осенних выводков обеспечивают переживание популяцией трудного по экологическим условиям зимнего периода, сохраняя способность к размножению. Именно эти зверьки составляют основу первого ранневесеннего цикла размножения и, дав потомство, довольно быстро отмирают. Их потомки — животные ранневесенних когорт, — отличаясь высокой скоростью созревания, выполняют функцию максимально быстрого пополнения изреженной в течение нерепродуктивного периода популяции. Именно эти когорты представляют собой активную продуцирующую часть популяции и ответственны за темпы и величину нарастания численности и биомассы от весны к осени. К концу репродуктивного сезона большинство особей весенне-летних когорт отмирает; в зиму в основном уходит их потомство — зверьки, родившиеся во второй половине лета и осенью. Зимующая когорта начинает новый цикл.

В реальных условиях подобная схема динамики возрастной структуры популяции оказывается более сложной. Численное соотношение возрастных когорт меняется по сезонам; категория зимующих животных состоит не только из «осенних» когорт, но включает какое-то количество и других генераций в пропорциях, отличающихся в разные годы. По существу, рассмотренный процесс представляет собой смену генетически отличающихся сезонных генераций, осложненную тем, что в течение лета новые генерации смешиваются с очередными выводками предшествующих. Степень генетической сложности сезонных возрастных когорт зависит от масштабов включения в размножение зверьков разных возрастов, что происходит неодинаково в различные годы и связано с многолетними циклами численности (см. ниже).

Половая структура. Соотношение полов имеет прямое отношение к интенсивности репродукции и самоподдержания популяций. Помимо этого, физиологические и экологические отличия самцов и самок увеличивают степень эколого-физиологической разнокачественности особей с вытекающим отсюда снижением уровня внутривидовой конкуренции. В процессе воспроизводства популяции бисексуальность не только определяет размножение, т. е. наращивание числа особей, но и способствует усложнению геномов отдельных особей и обогащению общего генофонда популяции — процесс, экологическое значение которого рассматривалось в предыдущей главе. Можно полагать, что именно поддержание биологической разнокачественности послужило основой эволюционного формирования бисексуальности; половой процесс в виде обмена генетическим материалом между

разными особями свойствен практически всем таксонам живых организмов наряду с вегетативным размножением, имеющим задачей наращивание биомассы и численности. Поддержание перекрестного оплодотворения обеспечивается комплексом специальных адаптаций (разновременное созревание разного типа гамет у гермафродитных особей, перенос половых продуктов на большие расстояния и др.). В этом плане формирование качественно различающихся самцов и самок воспринимается как завершение этой тенденции с наиболее четким обеспечением перекрестного оплодотворения.

В силу этого говорить о половой структуре популяции можно только в отношении видов с полной бисексуальностью; в первую очередь это относится к высшим группам животных. У растений половая дифференциация особей имеет не столь важное значение: во-первых, у них велика значимость вегетативного размножения, а во-вторых, для большинства видов свойственна либо двуполость цветков, либо однодомность; раздельнополюе (двудомные) цветковые растения составляют не более 5 % от общего числа современных видов. У таких видов раздельнополюе особи могут отличаться не только строением цветков, но и особенностями морфологии вегетативного тела, сроками наступления генеративного периода (у мужских растений — на 1—2 года раньше). В силу этого в онтогенезе популяции в молодом генеративном состоянии преобладают мужские особи, а среди средневозрастных и старших генеративных растений соотношение полов выравнивается и даже несколько сдвигается в сторону преобладания женских особей. У некоторых видов часть особей в начале генеративного периода продуцирует только женские генеративные органы, а к возрасту максимального плодоношения они становятся двуполыми (J. Falinski, 1980; А.Б. Заугольнова и др., 1988). В целом же в популяционной экологии растений половой структуре не придается сколько-нибудь существенного значения.

В наиболее четкой форме половая структура выражена у членистоногих и позвоночных животных. При этом у последних она представлена не только численным соотношением полов, но и различиями в биологии, в том числе связанными с формированием пространственной и функциональной структуры популяций.

Половая структура динамична и в своей динамике тесно связана с возрастной структурой популяции. Это зависит от того, что соотношение числа самцов и самок заметно изменяется в разных возрастных группах. В связи с возрастом различают первичное, вторичное и третичное соотношение полов.

Первичное соотношение полов определяется чисто генетическими механизмами, основывающимися на разнокачественности половых хромосом (X- и Y-хромосомы). Набор (пара) половых хромосом у самцов и самок различен. Так, у млекопитающих (как и у большинства

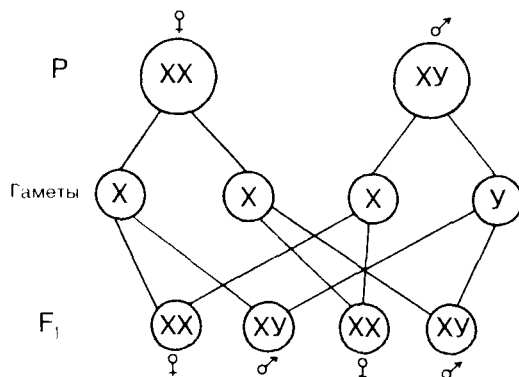


Рис. 12.4. Схема генетического механизма определения пола на примере слияния гамет у млекопитающих

других животных) самки гомогаметны (набор половых хромосом XX), а самцы — гетерогаметны (XY); у птиц и бабочек, наоборот, гетерогаметный пол представлен самками, а самцы гомогаметны. В любом случае в процессе оплодотворения возможны различные комбинации половых хромосом, полученных от разных родителей, что и определяет пол каждой особи в потомстве. В принципе при таком механизме определения пола детерминируется статистически равное соотношение полов в потомстве (рис. 12.4). Это соотношение в момент оплодотворения и принимается за первичное¹.

Однако уже в процессе оплодотворения первичное соотношение полов может нарушаться теоретически вероятной избирательностью яйцеклеток к сперматозоидам, несущим X - или Y -хромосому, или неодинаковой способностью таких сперматозоидов к оплодотворению. Сразу же после оплодотворения включаются и другие влияния, по отношению к которым у зигот и эмбрионов проявляется дифференцированная реакция. Они могут иметь эндогенную природу физиологического характера (например, разная частота имплантации XX - и XY -зигот), но могут иметь и характер средового влияния, направляющего развитие в сторону преобладания того или иного пола. Так, для многих видов рептилий для формирования пола показано ведущее значение температуры развития. Тепловое влияние качественно неодинаково у разных видов, но достоверно определяет формирование самцов или самок в определенных интервалах температур. Аналогичная

¹ Для лесного лемминга *Myopus schisticolor* показано наличие двух вариантов X -хромосом, один из которых (мутантный) ингибирует действие Y -хромосомы, что определяет первичное преобладание самок в потомстве. Подобная картина обнаружена у копытного лемминга *Dicrostonyx torquatus* с той разницей, что у них не обнаружено Y -хромосом; самцы имеют каротины XO , но присутствие мутантной хромосомы определяет их развитие в самок (В.Н. Большаков, Б.С. Кубанцев, 1984).

закономерность характерна для некоторых насекомых, в частности муравьев, у которых оплодотворение обеспечивается лишь при относительно высоких температурах ($> 20^{\circ}\text{C}$), а при более низких откладываются неоплодотворенные яйца. Из таких яиц вылупляются только самцы, а из оплодотворенных — преимущественно самки. Соответственно температура развития определяет соотношение полов рождающегося потомства.

В результате различного рода воздействий на характер развития, а также неодинакового уровня смертности плодов разного пола соотношение самцов и самок среди новорожденных животных — *вторичное соотношение полов* — отличается от генетически детерминированного.

Третичное соотношение полов характеризует этот показатель среди взрослых животных и складывается в результате дифференцированной смертности самцов и самок в ходе онтогенеза. Этот показатель прямо определяет особенности репродуктивного процесса и отличается у разных таксонов животных.

Обобщая материал по особенностям половой структуры популяций млекопитающих, В.Н. Большаков и Б.С. Кубанцев (1984) выделяют четыре типа динамики половой структуры. Для первого характерен неустойчивый половой состав популяции; соотношение полов меняется даже в разных местообитаниях, а также в относительно короткие промежутки времени. Происходит это как на уровне вторичной, так и третичной половой структуры. В результате соотношение полов, рассчитанное статистически за большой промежуток времени, обычно близко к единице. Такой характер динамики свойствен животным с коротким жизненным циклом, высокими показателями плодовитости и смертности и достаточно обширным ареалом (среди млекопитающих например, насекомоядным).

Тип динамики с преимущественным преобладанием самцов на фоне колеблющегося полового состава отмечается у животных, не образующих крупных скоплений, популяции которых не достигают высокой плотности; видам, демонстрирующим такой тип динамики, обычно свойственны выраженные формы заботы о потомстве, связанные с большими затратами энергии. Из млекопитающих к этому типу принадлежат, например, хищники.

В противоположность этому у ряда видов на фоне примерно равного соотношения полов во вторичной половой структуре формируется преимущественное преобладание самок в третичном соотношении полов. У таких животных самцы отличаются меньшей продолжительностью жизни и при неблагоприятных условиях отмирают в большем количестве. Этот тип динамики половой структуры свойствен, например, номадным полигамным млекопитающим (копытные, ластоногие), отличающимся большой продолжительностью жизни и относительно низким уровнем воспроизводства.

Наконец, для ряда групп животных характерно относительное постоянство полового состава при приблизительно одинаковом количестве самцов и самок. Такой тип структуры свойствен узкоспециализированным стенобионтным видам, чаще отличающимся высокой плодовитостью (среди млекопитающих — выхухоль, крот, бобр).

Таким образом, половая структура популяции лишь в самом обобщенном виде может быть представлена средним численным соотношением самцов и самок. Реально она характеризуется соотношением полов в различных возрастных группах и отражает не только интенсивность размножения, но и общий биологический потенциал популяции: ход численности, продукцию биомассы, уровень популяционных энергозатрат и др.

12.2. РЕПРОДУКТИВНЫЙ ПОТЕНЦИАЛ И РОСТ ПОПУЛЯЦИИ

Способность популяции к воспроизведению означает потенциальную возможность постоянного увеличения ее численности. Если отвлечься от лимитирующего влияния комплекса факторов внешней среды, рост численности популяции можно представить как постоянно идущий процесс, масштабы которого зависят от свойственной данному виду скорости размножения. Последняя определяется как удельный прирост численности за единицу времени:

$$r = \frac{dN}{N dt},$$

где r — «мгновенная» (за короткий промежуток времени) удельная скорость роста популяции, N — численность ее и t -временной промежуток, в течение которого учитывалось изменение численности.

При таких условиях неограниченного роста изменение численности популяции во времени выражается экспоненциальной кривой (рис. 12.5, А), описываемой уравнением $N_t = N_0 \cdot e^{rt}$, где N_0 — исходная численность N_t — численность в момент времени t , e — основание натуральных логарифмов¹. Если численность отложить в логарифмическом масштабе, ее изменения выразятся прямой линией, наклон которой в системе координат определяется величиной r (рис. 12.5, Б). Описанная *экспоненциальная модель роста популяции* отражает ее потенциальные возможности размножения. Показатель мгновенной удельной скорости роста популяции r нередко определяют как *репродуктивный потенциал популяции* или ее *биотический потенциал* (R. Charnan, 1928, 1931). Экспоненциальный рост популяции возможен лишь при условии неизменного, независимого от численности значения коэффициента r .

¹ $e = 2,7182$.

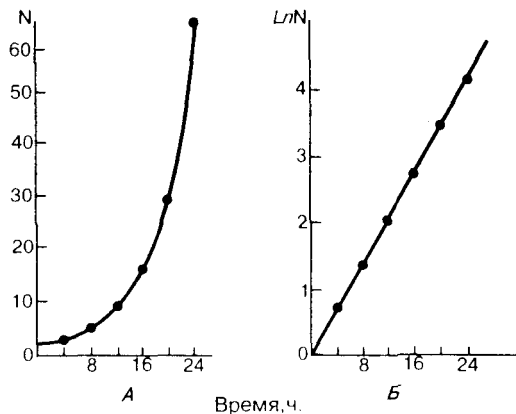


Рис. 12.5. Экспоненциальная модель роста численности популяции одноклеточного организма, делящегося каждые 4 ч (по А.М. Гилярову, 1990):

А — арифметическая шкала, Б — логарифмическая шкала

Естественный рост популяции никогда не реализуется в форме экспоненциальной модели; в крайнем случае следует ей в течение относительно короткого отрезка времени. Объясняется это тем, что не только в природных, но и в оптимальных экспериментальных условиях рост численности ограничен комплексом факторов внешней среды и реально складывается как результат соотношения меняющихся значений рождаемости и смертности. В таких условиях коэффициент r не остается постоянным, а изменяется в зависимости от численности популяции (плотности населения). Наиболее близко естественный рост численности отражает логистическая модель роста популяции, в которой изменения численности во времени выражаются S-образной кривой (рис. 12.6), форма которой определяется зависимой от численности величиной соотношения рождаемости и смертности в условиях

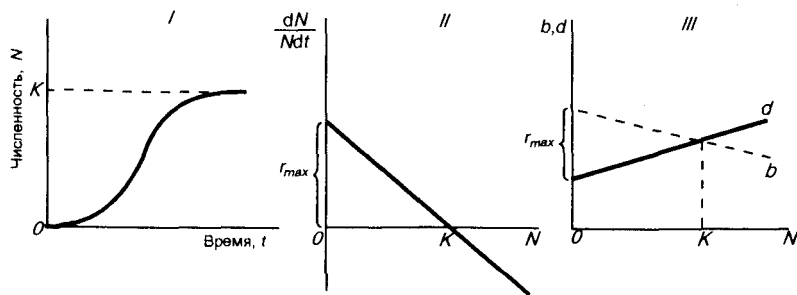


Рис. 12.6. Логистическая модель роста популяции (по А.М. Гилярову, 1990):

I — кривая численности (N), II — зависимость удельной скорости роста от численности, III — зависимость рождаемости (b) и смертности (d) от численности; K — предельная численность; остальные пояснения в тексте

ограничения верхнего порога численности внешними условиями. Уравнение логистической кривой выглядит следующим образом:

$$\frac{dN}{dt} = r_{\max} N \left(\frac{K - N}{K} \right).$$

Здесь r_{\max} также означает удельную скорость роста, но в условиях исходной (минимальной) численности; по мере ее увеличения значение r падает. N означает численность, а K — ее предельную в данных условиях величину, отражающую экологическую «емкость угодий». В соответствии с логистической моделью рост популяции некоторое время идет замедленно, затем кривая численности круто возрастает и, наконец, выходит на плато, определяемое емкостью угодий. Этот конечный уровень отражает уравнивание процессов рождаемости и смертности в соответствии с наличными пищевыми и иными ресурсами среды.

12.3. ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ЦИКЛЫ

Рассмотренные выше модели популяционного роста представляют собой «идеальные» схемы, основанные на видовых особенностях механизмов самоподдержания популяций и наиболее генеральных характеристиках среды обитания. Сложность условий, в которых разворачивается функционирование естественных видовых популяций, приводит к тому, что их состав, особенности структуры, обеспеченность пищей и взаимоотношения с популяциями других видов никогда не остаются постоянными, демонстрируют количественные и качественные изменения во времени. Наиболее генерализованные из них проявляются в виде изменений численности популяций, которые могут быть относительно незакономерными, вызванными критическими воздействиями каких-либо факторов, но могут и иметь характер закономерных сезонных или (и) многолетних циклов. Последние привлекают особое внимание исследователей, поскольку циклические изменения численности отражают всю сумму реакций вида (его конкретных популяций) на сложный комплекс факторов абиотической среды, систему межвидовых отношений и изменения внутривидовых взаимодействий.

Соотношение плодовитости и смертности. Экологические механизмы динамики численности в принципе просты и заключаются в изменении соотношения плодовитости (рождаемости) и смертности в популяции. В логистической модели популяционного роста правая часть кривой, переходящая в плато, означает установление равновесия между этими двумя параметрами. В эволюционных масштабах такое равновесие формировалось путем становления видовой нормы рождаемости в соответствии со средней величиной смертности особей, свойственной данному виду в естественных условиях. Корреляция видового уровня плодовитости и средней нормы гибели — закономерность, установленная для различных таксонов живых организмов

(С.А. Северцов, 1935); в общем виде эта закономерность свойственна и растениям.

Известна, например, чрезвычайно высокая плодовитость паразитов со сложным циклом развития; у таких животных вероятность прохождения отдельной особью полного цикла развития ничтожно мала, что эволюционно скомпенсировано высокой нормой плодовитости. Рыбы с пелагической икрой, доступной для выедания многими животными, откладывают ее в огромном количестве (например, кладка луны-рыбы *Mola mola* содержит до 300 миллионов икринок), тогда как виды, каким-либо способом укрывающие икру, характеризуются более низкой плодовитостью (тысячи и сотни икринок на самку), а обладающие активными формами заботы о потомстве продуцируют небольшие порции икры. Акулы, яйца которых защищены плотной оболочкой, откладывают всего несколько яиц в сезон. Среди бесхвостых амфибий не обладающая заботой о потомстве зеленая жаба *Bufo viridis* производит за сезон 8—12 тысяч икринок, тогда как жаба-повитуха *Alytes obstetricans*, наматывающая икру на задние лапы,— всего 150, а пипа *Pipa americana*, вынашивающая ее в особых ячейках в коже спины,— порядка 100 икринок.

Вообще, появление в эволюции каких-либо форм заботы о потомстве четко коррелирует со снижением видовой нормы плодовитости: у таких видов существенно снижается смертность в раннем возрасте, а сохранение высокого репродуктивного потенциала при сниженной смертности биологически невыгодно. У видов, выкармливающих свое потомство, видовая норма плодовитости в большей степени зависит не от уровня смертности, а от возможности обеспечить выводок кормом (Д. Лэк, 1957).

Обратная пропорциональность связывает плодовитость со средней продолжительностью жизни, свойственной данному виду: более долгоживущие виды отличаются меньшей плодовитостью (С.А. Северцов, 1936; D. Promyslow, P. Harwey, 1980). По сути, это тоже отражает корреляцию плодовитости и смертности, но в этом случае речь идет об уровне смертности, определяемом не внешними факторами, а физиологией вида.

Видовые параметры плодовитости отражают, таким образом, средний уровень гибели, свойственный данному виду в многолетнем масштабе. В реальной обстановке конкретные величины как плодовитости, так и смертности испытывают постоянные колебания; соответственно этому меняется и уровень численности популяции и тенденции ее изменений во времени. На этой основе легко объяснить, а подчас и прогнозировать изменения численности, определяемые направленными сдвигами отдельных факторов и их комплексов.

Сложнее обстоит дело с выявлением закономерностей формирования повторяющихся, регулярных изменений численности, имеющих циклический характер. Такие закономерные изменения численности характерны для большого числа видов животных и именно на их

изучении базируются практически все обобщения в области динамики численности.

Типы динамики численности и экологические стратегии. Накопленный в настоящее время материал по разным группам живых организмов показывает, что численность естественных популяций не остается постоянной даже при выходе на плато логистической кривой. Более того, наряду с незакономерными и в большинстве случаев недолговременными изменениями численности, прямо связанными с положительным или отрицательным влиянием конкретных факторов, практически у всех исследованных видов обнаруживаются закономерные чередующиеся подъемы и спады численности, имеющие волнообразный, циклирующий характер и нередко охватывающие большие пространства. Такой характер динамики численности известен для насекомых (Г.А. Викторов, 1967), рыб (Г.В. Никольский, 1965), птиц (Д. Лэк, 1957), многих видов млекопитающих (С.А. Северцов, 1936, 1941, 1942; И.Я. Поляков, 1949; А.А. Максимов, 1984) и других животных. Именно такого рода колебания обычно и имеют в виду, когда говорят о проблеме динамики численности.

Характер закономерных изменений численности видоспецифичен и в целом связан с особенностями биологии вида, его физиологии и места в естественных экосистемах. Еще в начале 40-х годов нашего века С.А. Северцов, проанализировавший многолетний ход численности у большого числа видов млекопитающих и птиц, установил несколько типов ее динамики.

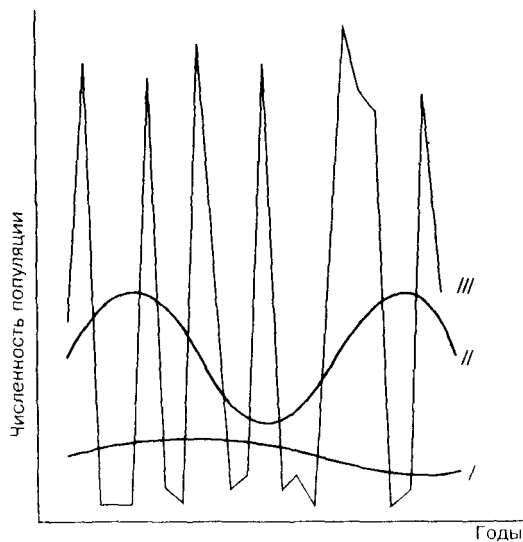


Рис. 12.7. Типы динамики населения по С.А. Северцову:

I — стабильный, II — лабильный, III — эфемерный

несколько типов ее динамики. В частности, для млекопитающих им описано 7 типов динамики населения, связанных с такими видовыми особенностями, как продолжительность жизни, сроки полового созревания, число пометов в год и количество детенышей в помете, а также подверженность эпизоотиям и средняя степень истребления хищниками (С.А. Северцов, 1941, 1942). В наиболее обобщенном виде (Н.П. Наумов, 1953) схема, разработанная С.А. Северцовым, может быть сведена к трем фундаментальным типам динамики населения (рис. 12.7).

Стабильный тип характеризуется малой амплитудой и длительным периодом колебаний численности; внешне она воспринимается как практически стабильная. Такой тип динамики свойствен крупным животным с большой продолжительностью жизни, поздним наступлением половозрелости и низкой плодовитостью. Это соответствует низкой норме естественной смертности, в том числе в результате эффективных механизмов адаптации к действию неблагоприятных факторов. Примером могут служить копытные млекопитающие (период колебаний численности 10—20 лет), китообразные, гоминиды, крупные орлы, некоторые рептилии и др.

Лабильный тип динамики отличается закономерными колебаниями численности с периодами порядка 5—11 лет и более значительной амплитудой (численность меняется в десятки раз). Характерны сезонные изменения обилия, связанные с периодичностью размножения. Такой тип динамики характерен для животных разного, но, как правило, не крупного размера с более коротким сроком жизни (до 10—15 лет) и соответственно более ранним половым созреванием и более высокой плодовитостью, чем у представителей первого типа. Повышена и средневидовая норма гибели. К этому типу динамики из млекопитающих относятся крупные грызуны, зайцеобразные, некоторые хищные; таков же общий характер динамики населения у многих птиц, рыб, насекомых с длинным циклом развития и некоторых других животных.

Эфемерный тип динамики отличается резко неустойчивой численностью с глубокими депрессиями, сменяющимися вспышками «массового размножения», при которых численность возрастает подчас в сотни раз. Перепады ее от минимума до максимума осуществляются очень быстро (иногда в течение одного сезона); столь же быстро происходит спад численности, который в таком случае часто называют «крахом популяции». Общая длина цикла обычно составляет до 4—5 лет, в течение которых «пик» численности занимает чаще всего не более одного года; у некоторых животных (например, у мелких грызунов) на эти короткие циклы «накладываются» более продолжительные (10—11 лет), но часто такие «большие волны» более выражены охваченным всплеском пространством, чем уровнем численности. Резко выражены сезонные колебания обилия особей.

Эфемерный тип динамики характерен для короткоживущих (не более 3 лет) видов с несовершенными механизмами индивидуальной адаптации и соответственно с высокой нормой гибели. Это не самые крупные животные, отличающиеся большой плодовитостью. Наиболее характерен такой тип динамики для мелких грызунов и многих видов насекомых с коротким циклом развития, но встречается и в других группах животного мира.

Разработанная С.А. Северцовым схема хорошо показывает связь типа динамики численности с особенностями биологии отдельных видов и групп животных, наглядно демонстрируя, что изменения

численности отражают интегральный эффект всех форм взаимодействия вида с абиотическими и биотическими факторами среды. Разные типы динамики фактически отражают разные жизненные стратегии.

Именно эта мысль лежит в основе концепции экологических стратегий, разработанной Р. Мак-Артуром и Э. Уилсоном (R. MacArthur, E. Wilson, 1967) и получившей широкое признание в современной экологии. Суть этой концепции сводится к тому, что успешное выживание и воспроизводство вида возможно либо путем совершенствования адаптированности организмов и их конкурентоспособности, либо путем интенсификации размножения, что компенсирует повышенную гибель особей и в критических ситуациях позволяет быстро восстановить численность. Первый путь назван «*K*-стратегией»; представители этого типа — чаще всего крупные формы с большой продолжительностью жизни; численность их лимитируется преимущественно внешними факторами (коэффициент *K* в уравнении логистической модели роста означает именно численность, соответствующую «емкости угодий»). *K*-стратегия означает «отбор на качество» — повышение адаптивности и устойчивости, а *r*-стратегия — «отбор на количество» через компенсацию неизбежно больших потерь высоким репродуктивным потенциалом; это — поддержание устойчивости популяции через быструю смену составляющих ее особей. Этот тип стратегии более свойствен мелким животным с большой нормой гибели и высокой плодовитостью (*r* — коэффициент, отражающий скорость роста популяции). Виды с *r*-стратегией легко осваивают местообитания с нестабильными условиями и отличаются высоким уровнем энергозатрат на репродукцию. Выживание этих форм в условиях неблагоприятных абиотических воздействий и сильного пресса конкуренции определяется высоким репродуктивным потенциалом, позволяющим быстро восстановить любые потери в популяции.

Легко видеть, что эти типы экологических стратегий хорошо коррелируют с выделенными С.А. Северцовым крайними типами динамики населения. Фактически же эти варианты не дискретны; существует полный ряд переходов от «*r*»- к «*K*»-стратегии, и каждый вид в своей адаптации к условиям существования и своему месту в биоценозе комбинирует принципы разных стратегий в различных сочетаниях.

Совершенно аналогичные жизненные стратегии свойственны растениям. Еще в 1938 г. Л.Г. Раменский выделил три типа стратегий: *виолентный*¹ — конкурентоспособные виды с высокой жизненностью и способностью быстро осваивать пространство, *пативентный*² — виды, устойчивые к неблагоприятным воздействиям и потому способные осваивать местообитания, недоступные для многих других, и *экспле-*

¹ От лат. *violentia* — насилие.

² От лат. *patientia* — терпеливость, выносливость.

*рентный*¹ — виды, способные к быстрому размножению, активно расселяющиеся и осваивающие места с нарушенными ассоциациями (Л.Г. Раменский, 1938; Б.М. Миркин, 1985).

Позднее эта концепция была развита английским ботаником Д. Граймом (J. Grime, 1979), который сблизил ее с позициями «*r*»- и «*K*»-стратегий. По Д. Грайму, различаются стратегии: *конкурентная* (конкурентоспособные виды, достигающие высокой плотности в оптимальных местообитаниях; аналогичны виолентам Л.Г. Раменского), *стресс-толерантная* (подобна пациентам: устойчивые к неблагоприятным факторам, но малопродуктивные виды, заселяющие менее благоприятные места) и *рудеральная* (виды, отличающиеся высоким репродуктивным потенциалом и быстрым ростом; осваивают местообитания с нарушенной исходной растительностью, по свойствам напоминают эксплерентов). И в этом случае среди широкого набора видов образуется континуум, заполняющий пространство между крайними стратегиями рядом промежуточных (рис. 12.8). Аналогия с «*r*»- и «*K*»-стратегиями выявляется в том, что рудералы отвечают основным характеристикам «*r*»-стратегов, стресс-толеранты аналогичны «*K*»-стратегам, а конкуренты занимают промежуточное положение, но могут рассматриваться и как один из вариантов «*r*»-стратегии (табл. 12.4).

Как видно из приведенного обзора, в экологических стратегиях растений и животных обнаруживается большое сходство, что говорит об общности наиболее фундаментальных экологических основ динамики популяций в разных группах живых организмов.

Факторы динамики численности. В современной экологии факторы, ответственные за регулярные изменения численности животных, принято делить на две группы: факторы, не зависящие от плотности населения, и факторы, зависящие от нее. Представление о принципиально разном воздействии этих групп факторов на динамику плодовитости и смертности сформировалось уже давно (А. Nicholson, 1933; А.

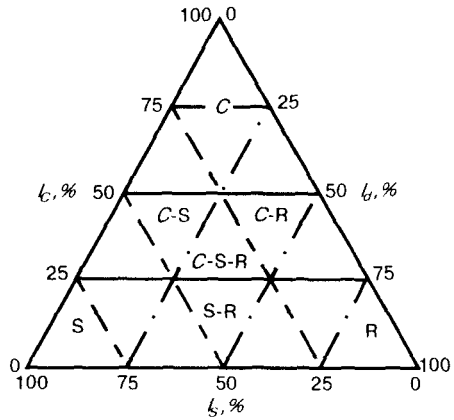


Рис. 12.8. Соотношение между различными типами стратегий у растений (из Л.Б. Заугольной и др., 1988):

l_c — конкурентоспособность, l_s — стресс-толерантность, l_d — реакция на нарушение; C — конкурентные виды, S — стресс-толерантные, R — рудеральные виды

¹ От лат. *explere* — наполнять.

Nicholson, V. Bailey, 1935), но не утратило значения и в наши дни. В общих чертах эти две группы совпадают с делением экологических факторов на абиотические и биотические¹.

Таблица 12.4. Интегрированная схема популяционных стратегий у растений (по В.Т. Овипченко и др., 1991)



Факторы, не зависящие от плотности населения. К этой группе² относится комплекс абиотических факторов, которые в своем воздействии на животных реализуются через составившие климата и погоды. Биологическое влияние этих факторов характеризуется тем, что они действуют на уровне организма и именно поэтому эффект их воздействия не связан с такими специфическими популяционными параметрами, как численность и плотность

¹ Это не единственная попытка классификации экологических факторов в связи с их ролью в динамике численности. Так, А.С. Мончадский (1962) делил факторы на первично-периодические (солнечная радиация, температура), вторично-периодические (атмосферная влажность, урожай кормовых растений, внутривидовые отношения) и изменяющиеся незакономерно (осадки, ветер, паразиты, хищники, болезни). Из них ведущую роль в формировании циклов численности он отводил вторично-периодическим факторам, поскольку к первично-периодическим эволюционно вырабатываются эффективные адаптации, а непериодические факторы влияют на численность случайным образом.

² Ч. Элтон называл их «факторами среды» (Ch. Elton, 1927), а Н.П. Наумов (1953) — «экзогенными факторами».

населения. Действие этих факторов односторонне: организмы могут к ним приспособляться, но не в состоянии оказать на них обратное влияние.

Эффект воздействия климатических факторов на уровень численности и направленность ее изменения реализуется в первую очередь через изменения смертности, возрастающей по мере отклонения силы воздействующего фактора от оптимальной величины. При этом уровень смертности и выживания определяется только силой воздействующего фактора с учетом адаптивных возможностей организма и некоторых характеристик среды: наличие убежищ с более благоприятными условиями, смягчающее действие попутных факторов и т. п. Уровень численности (плотности населения) популяции не определяет общей направленности ее изменений, а в ряде случаев и конечного результата. Так, если зимние условия отличаются необычно низкими температурами при небольшой толщине снежного покрова, уровень весенней численности мелких грызунов окажется крайне низким даже в том случае, если к началу зимы популяция достигла высокой численности и плотности населения. Напротив, если зимние условия благоприятны, относительная величина сезонного падения численности будет невелика независимо от плотности населения осенью. Аналогичная закономерность характерна для лесных куриных птиц, спасающихся от жестоких морозов в снежных лунках.

При некоторых условиях факторы этой группы могут действовать и путем изменения плодovitости, главным образом косвенно, через изменения кормовых условий. Например, комплекс абиотических факторов, благоприятный для вегетации растений, способствует лучшему размножению животных-фитофагов. Напротив, полный неурожай или недоступность корма увеличивают независимую от плотности гибель. Известно, в частности, явление массового падежа копытных при длительной гололедице.

Наиболее полно и логично эта система связей сформулирована в трофоклиматической теории И.Я. Полякова (1949, 1950, 1976). Однако в полной мере эта концепция применима лишь при условии, что динамика пищевых ресурсов в слабой степени зависит от пресса потребителей. В более общей форме реализация взаимоотношений потребителя и пищи относится к сфере биоценологических процессов и зависит от плотности населения взаимодействующих видов (см. ниже).

Связь влияния абиотических факторов со структурой популяции может выражаться в избирательно повышенной смертности определенных демографических групп животных в популяциях (например, молодняка, мигрантов и др.); на основе изменения демографической структуры популяции может, как вторичный эффект, меняться и уровень воспроизведения. Показано, например, что в популяциях белки *Sciurus vulgaris* преобладание молодых животных, отличающихся меньшей плодovitостью, снижает общую интенсивность размноже-

ния, а преобладание взрослых повышает ее. Первая ситуация характерна для пиков численности, а вторая — для фазы ее роста (Е.П. Сорокин, 1966; И.П. Карпухин, 1967, 1990). Впрочем, эта сторона проблемы изучена недостаточно.

Роль факторов, не зависящих от плотности населения, в формировании циклов динамики численности связана с цикличным характером многолетних изменений климата и типов погод. На этой основе возникла гипотеза «климатических циклов» численности (Ch. Elton, 1924; F. Bodenheimer, 1928; R. Chapman, 1931; В. Уваров, 1931). В настоящее время эта гипотеза получила «второе рождение» в виде концепции связи динамики численности животных с одиннадцатилетними циклами солнечной активности. В частности, в ряде случаев совпадение циклов численности млекопитающих (главным образом грызунов) и солнечной активности удается зарегистрировать объективно. Так, обнаружена корреляция уровней солнечной активности и многолетних изменений численности калифорнийской полевки *Microtus californicus*; полагают, что это может быть результатом как прямого действия космического фактора, так и скоррелированных с солнечной активностью вторичных факторов, в частности климата. Прямое влияние погоды в этих наблюдениях отмечено и в меньших масштабах времени.

Материалов подобного рода накоплено много (рис. 12.9). Широкое анкетирование открыло возможность установить характер динамики численности мышевидных грызунов на огромной территории сельскохозяйственной полосы бывшего СССР. Выяснилось, что период «больших волн» размножения совпадал с периодом пониженной солнечной активности, а депрессии численности на больших территориях — с периодами максимальной активности Солнца.

Большой обзор этой проблемы сделан А.А. Максимовым (1984). Он провел многолетние наблюдения за численностью водяной полевки *Arvicola terrestris* в Западной Сибири и показал связь циклов численности этого вида с периодическими изменениями погодных условий, определяющих степень обводнения территории; сами такие циклы показали совпадение с многолетней динамикой солнечной активности. Обобщая эти исследования, автор подчеркивает комплексный характер влияния солнечной активности на формирование природных циклов, одним из элементов которых является и динамика численности. В частности, разные типы погод определяют степень обводнения территории и соответственно тип всплеск численности; эти разные типы по-разному связаны с фазами цикла солнечной активности (рис. 12.9). В соответствии с концепцией А.А. Максимова «природный цикл — это понятие не климатологическое, а экологическое, так как оно объясняет и включает в себя не только внешний климатический фактор, изменяющий среду обитания организмов, но и последствия

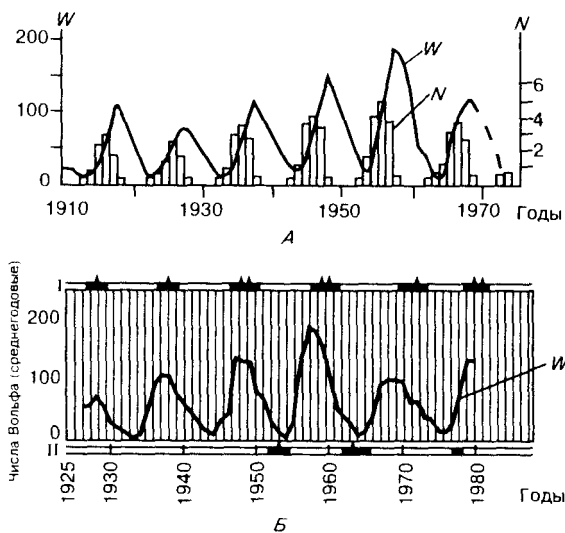


Рис. 12.9. Корреляции динамики численности (N) и солнечной активности (W). A — колебания численности непарного шелкопряда, B — динамика вспышек массового размножения водяной полевки (по А.А. Максимову, 1984):

I, II — вспышки массового размножения болотного и озерного типов

его влияния и реакцию популяций и биоценозов» (А.А. Максимов, 1984, с. 204). Важность этой концепции в том, что она подчеркивает многофакторность и опосредованный характер влияния климатических условий на циклическую динамику численности. Этим снимаются многие возражения, которые вызывает гипотеза прямой индукции циклов численности динамикой солнечной активности.

Многолетние исследования популяций водяной полевки в Западной Сибири показали, что на фоне природных циклов, связанных с комплексом климатических изменений, регистрируется динамика демографической структуры популяций, физиологического состояния особей и соотношения фенотипов в составе населения (Ю. К. Галактионов и др., 1988; Н.Л. Чубыкина, Н.Ф. Николаева, 1988; М.П. Мошкин, 1989). Эти данные свидетельствуют об активной реакции популяционной системы на динамику плотности населения (см. ниже).

В целом мнение многих экологов сводится к тому, что климатические факторы, несомненно, могут быть причиной заметных изменений численности, в том числе и имеющих циклический характер. Но помимо этих факторов динамика численности определяется и многими другими. Кроме того, действие климатических факторов не приводит к созданию устойчивого равновесия: эти факторы не способны реагировать на изменения плотности, т. е. действовать по принципу обратных связей. По классификации Г.А. Викторова (1967), основанной на роли

факторов в формировании характера динамики численности, метеорологические условия относятся к категории *модифицирующих факторов*.

Факторы, зависящие от плотности населения. Эта группа факторов («факторы авторегуляции» или эндогенные факторы) включает влияние на уровень и динамику численности данного вида его пищи, хищников, возбудителей болезней и др. Характер влияния зависящих от плотности факторов принципиально отличается от факторов, рассмотренных выше: действуя на численность популяций других видов, они сами испытывают влияние с их стороны. Таким образом, в этом случае правильнее говорить о взаимодействиях популяций разных видов в составе биоценоза, выступающих в роли биоценотического регулятора численности обоих видов. Регуляторный эффект такого рода отношений зависит от плотности населения взаимодействующих популяций.

Г.А. Викторов (1965, 1967), создавший объективно обоснованную концепцию факторов динамики численности, относит биотические взаимодействия к категории *регулирующих факторов* (механизмов) именно на основе способности популяций реагировать как на изменения собственной плотности, так и плотности популяций других видов, с которыми они связаны трофическими или иными взаимоотношениями. Регуляция в этом случае осуществляется по кибернетическому принципу обратных связей. Этот принцип исходно содержит в себе предпосылки колебательного процесса, так как регулирующий механизм управляется отклонениями самой регулируемой величины (в данном случае плотности населения). Эффект действия проявляется с некоторым замедлением; в результате плотность популяции проявляет закономерные колебания вокруг оптимального в данных условиях уровня. Значение биоценотических взаимоотношений как фактора, формирующего циклы численности, подчеркивалось уже давно (Ch. Elton, 1927; A. Nicholson, 1933; A. Nicholson, V. Bailey, 1935; С.А. Северцов, 1936, 1941, 1942) и рассматривается как один из ведущих механизмов циклической динамики численности в современной экологии.

Одна из важных для формирования циклов численности форм биотических взаимоотношений — *отношения потребителя и его пищи*. В наиболее простом варианте роль пищи как фактора индукции циклов сводится к тому, что высокая обеспеченность пищей вызывает рост рождаемости и уменьшение смертности в популяции потребителей. В результате их численность нарастает, что ведет к усиленному выеданию пищи и соответственно к снижению ее численности (биомассы). Последнее же означает ухудшение условий жизни потребителя, падение рождаемости, увеличение смертности и снижение численности. В результате снижается пресс на популяцию кормовых организмов, повышается ее численность (биомасса), что способствует росту численности потребителя, и цикл начинается снова. Классический пример такого рода взаимоотношений — так называемые «лемминговые цик-

лы», сопровождающиеся катастрофическими нарушениями тундровой растительности, массовыми ненаправленными миграциями и гибелью животных. Особенно отчетливо такие циклы выражены у норвежского *Lemmus lemmus* и бурого *L. trimucronatis* леммингов.

Но даже в этом, казалось бы, простом случае механизм формирования циклов численности оказывается более сложным, чем просто нехватка пищи и ее последующее восстановление. Период пика численности связан с увеличением агрессии, возникновением стресса в популяции и т. п. Соответственно снижение уровня репродукции идет через механизмы популяционной регуляции (Т.В. Кошкина, 1962; L. Kock et al., 1969; Ф.Б. Чернявский, 1975; А.В. Ткачев, 1980; Ф.Б. Чернявский, А.В. Ткачев, 1982). Выедание растительности ведет не только к недостатку пищи, но и к изменению ее качества (недостаток фосфора, кальция, белка и пр.), снижению защитных функций растительного покрова и соответствующему увеличению пресса хищников и т. п. Таким образом, и увеличение смертности имеет более сложный характер, чем простое голодание (F. Pitelka, 1958; A. Schultz, 1962).

Сложный характер влияния пищи на изменения численности показан и в других случаях. Так, у грызунов ухудшение питания вызывает задержку полового созревания, изменения пространственной структуры популяций и поведения животных (H. Andreassen, R. Ims, 1990). У клариевого сома *Clarias gariepinus* нехватка пищи сказывается на замедлении роста молоди и индуцирует родственный каннибализм (T. Hecht, S. Appelbaum, 1988). Наблюдения за популяциями моллюска блюдечко *Patella granularis* обнаружили связь уровня первичной продукции литоральных водорослей и ряда демографических параметров моллюсков (A. Bosman, P. Hockey, 1988).

Тем не менее общее влияние обеспеченности пищей на изменения численности потребителей несомненно и показано данными многих наблюдений. Периодичность таких изменений численности может быть обусловлена циклической динамикой кормового вида, зависящей от третьих факторов (например, по модели климатического цикла). Но в принципе автоколебания заложены в самой системе взаимоотношений на базе «лаг-эффекта» — запаздывания ответа потребителя на изменения численности пищи, и наоборот. Автоколебания численности, связанные с выеданием пищи, показаны и в экспериментах. Так, опыты с падальными мухами *Lucilla cuprina* (A. Nicholson, 1954, 1957) показали, что такие колебания могут вызываться лимитом пищи либо для взрослых мух, либо для их личинок (рис. 12.10).

В наиболее четком виде трофически обусловленные циклы численности возникают в условиях взаимодействия пары видов — *взаимоотношения типа «хищник — жертва»*. Анализу и математической интерпретации этих взаимоотношений посвящена большая литература, начиная с классической модели Лотки — Вольтерра (A. Lotka, 1925; V. Volterra, 1926, 1931) и до многочисленных современных ее модификаций, учитывающих большое число исходных параметров.

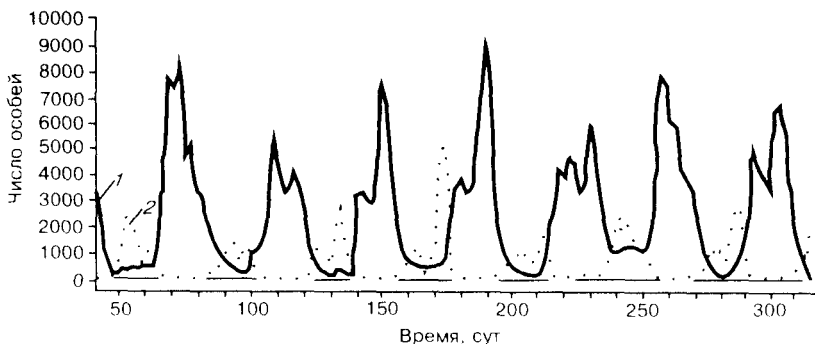


Рис. 12.10. Изменения численности лабораторной популяции падальных мух (из Н.П. Наумова, 1963)

Количество пищи для взрослых мух постоянно, питание личинок не ограничено; 1 — численность взрослых мух, 2 — количество яиц, откладываемых ежедневно

Основа обобщающих эффектов отношений «хищник — жертва» заключается в том, что обе взаимодействующие популяции оказывают влияние на численность и плотность населения друг друга. Идеальным результатом такого взаимодействия оказывается формирование повторяющихся подъемов и спадов численности обоих видов, причем в этой системе колебаний изменения численности хищника отстают по фазе от динамики популяции жертвы (рис. 12.11). В первую очередь это относится к специализированным хищникам, которые не могут переключиться на другие виды пищи при снижении численности основного кормового вида (или переключаются в малой степени, с опозданием). Степень стенофагии хищника в некоторых случаях существенно влияет на принципиальный характер динамики популяции жертвы: чем более выражены трофические связи хищника с определенными видами жертв, тем более четко выражена циклика. Напротив, обилие альтернативных кормовых объектов для хищника стабилизирует численность жертв (В. Mac Arthur, 1955; О. Pearson, 1966). Видимо, именно поэтому резкие всплески численности не характерны для сложных (например, тропических) экосистем. В более простых биоценозах характер дина-

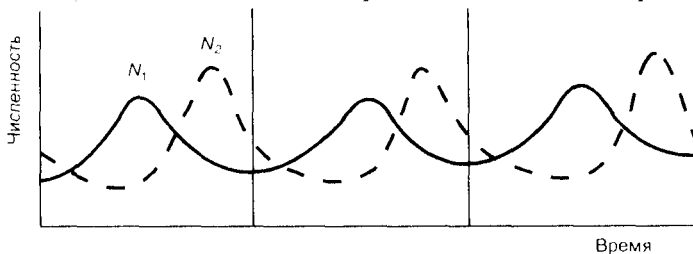


Рис. 12.11. Взаимосвязанные колебания численности в системе хищник-жертва по модели Лотки-Вольтерры (по V. Volterra, 1931):

N_1 — жертва, N_2 — хищник

мики и численности даже одного и того же вида может меняться, причем в относительно небольших географических масштабах. Установлено, например, что на севере Фенноскандии для полевков характерны циклические изменения численности, тогда как на юге региона численность относительно устойчива и циклы не формируются. Предполагается, что это связано с тем, что на юге хищники менее специализированы, поскольку более разнообразен видовой состав грызунов (L. Hansson, 1987). Анализ динамики популяций мелких грызунов в Норвегии за длительный (1871—1949) промежуток времени показал, что свойственная им цикличность не проявлялась в начале 1900-х годов; авторы связывают это с резким снижением хищничества — именно в эти годы шла программа по борьбе с хищниками (H. Steen et al., 1990).

Однако примеров, точно соответствующих теоретическим расчетам динамики взаимодействующих видов в системе «хищник — жертва», при изучении естественных популяций практически не найдено. Даже прошедший через все учебники пример сопряженных колебаний численности американского беляка *Lepus americanus* и рыси *Lynx lynx* (по данным многолетних заготовок пушнины в Канаде) при корректном анализе и математической обработке оказался не соответствующим этой модели (M. Gilpin, 1973; M. Weinstein, 1977). Причина заключается не в ошибочности модели, а в том, что реальная динамика численности идет под влиянием многих факторов; взаимодействия хищников и жертв — лишь один из них. В целом многие авторы склонны считать хищничество важным фактором в динамике численности жертв, однако его роль в основном сводится либо к купированию пика численности, либо к задержке фазы ее роста.

В классических экспериментах Г.Ф. Гаузе, поставленных с инфузориями в условиях, исключающих действие попутных факторов, воспроизвести повторяющиеся циклы в системе «хищник — жертва» не удалось (рис. 12.12). В однородной среде хищники полностью выедали своих жертв и вымирали сами; реализовался лишь один цикл. В среде, включающей укрытия для жертв, хищники вымирали, а популяция парамеций (жертвы) демонстрировала начало типичного логистического роста. Последовательные циклы обоих видов, сходные с расчетными, воспроизводились лишь при условии регулярного добавления в культуру особей обоих видов, что имитировало иммиграцию их в участки пониженной плотности (G. Gause, 1934; Г.Ф. Гаузе, А.А. Витт, 1934; Г.Ф. Гаузе, 1935).

Примерно по той же схеме осуществляется сопряженная динамика численности в паразитарных системах (*взаимоотношения типа «паразит — хозяин»*), а также *влияние эпизоотий* на численность животных. В последнем случае роль плотности населения проявляется в том, что передача возбудителя болезни от одной особи к другой облегчается при повышении плотности населения (через увеличение частоты кон-

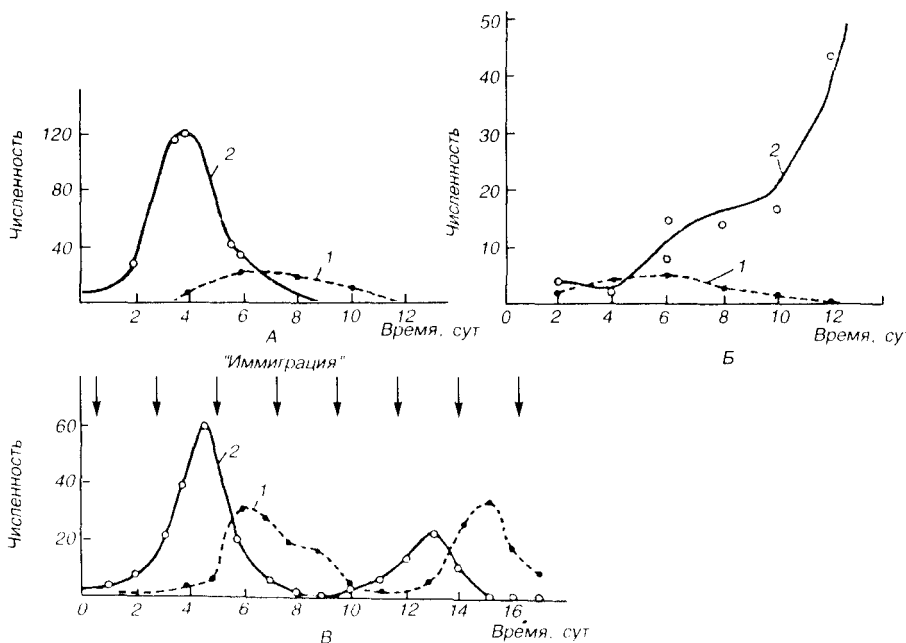


Рис. 12.12. Экспериментальные данные по изменениям численности хищных инфузорий *Didinium nasutum* (1) и их жертв *Paramecium caudatum* (2) в однородной среде (А), при наличии укрытий для жертв (Б) и при регулярной «иммиграции» обоих видов (В) (по G. Gause, 1934)

тактов). Это определяет «взрывной» характер эпизоотий: при низкой плотности широкая передача возбудителя практически невозможна, и инфицированные, но иммунные особи локализируются в отдельных внутрипопуляционных группах. По ходу роста численности в какой-то момент плотность населения оказывается достаточной для поддержания регулярных контактов и соответственно эффективного распространения возбудителя в популяции. В результате очень быстро возникает вспышка заболевания, приводящая к массовому вымиранию; снижение численности (плотности населения) до определенного порога прекращает перенос возбудителя, и эпизоотия купируется. При этом в выжившей части населения сохраняются группы животных, которые переболели в слабой форме и приобрели иммунитет. Они становятся хранителями возбудителя до следующей вспышки. Закономерная динамика численности, связанная с влиянием эпизоотий, характерна, например, для ряда видов грызунов и некоторых других животных в природных очагах чумы, туляремии, клещевого энцефалита, лептоспироза и ряда других болезней человека и животных.

Как паразитарные, так и эпизоотологические связи по своей природе также предполагают закономерные циклы численности взаи-

мосвязанных популяций, что подтверждается и математическим моделированием этих процессов. Имеются и наблюдения в природе, подтверждающие принципиальную возможность формирования закономерных циклов на базе рассмотренных типов биоценологических взаимоотношений. Однако примеров полной реализации таких циклов в природных условиях относительно немного; в большинстве случаев они осуществляются на протяжении сравнительного короткого промежутка времени, после чего следуют отклонения от классической схемы. Так, например, зимние вспышки туляремии обычно купируются весной, так как возбудитель не может долгое время существовать во внешней среде при высокой температуре. Кроме того, в биоценологических взаимодействиях природного очага болезни участвует комплекс видов и каждый из них подвержен действию многих факторов, влияющих на его численность и биологическую активность.

Все это, вместе взятое, привело к тому, что ряд исследователей скептически относятся к оценке регуляторной роли биоценологических отношений, считая значение этих механизмов ненадежным и несовершенно зависящим от плотности. Полагают, что главная роль этой группы механизмов заключается лишь в «коррекции» отдельных фаз цикла изменений численности (V. Wynne-Edwards, 1962, 1966; Н.П. Наумов, 1963; А.А. Максимов, 1984). Вероятно, такая концепция исходит не из отрицания участия биоценологических связей в формировании циклов, а из сложного характера этого процесса, в котором невозможно выделить один ведущий фактор или даже небольшое их число.

Относительная роль отдельных факторов в комплексе, определяющем общий уровень численности и тенденции к ее изменениям, меняется в зависимости от условий местности и состояния популяции в разные сезоны и годы. Применение методов многофакторного анализа позволяет оценить эту роль в различных вариантах экосистем в разные годы. Многолетние данные по динамике популяций рыжей полевки в Карелии, например, показывают, что успешность перезимовывания и интенсивность весеннего размножения в первую очередь связаны с демографической структурой популяции осенью; размножение и уровень численности в течение репродуктивного сезона определяются в основном внутрипопуляционными факторами, а в остальное время года — внешними воздействиями. При этом внешние факторы определяют верхний предел оптимальной плотности, а соответствие численности этим условиям регулируется внутрипопуляционными механизмами (Э.В. Ивантер и др., 1991).

Стационарные наблюдения за островной популяцией того же вида в Польше также показали, что размножение регулируется в первую очередь внутрипопуляционными механизмами, тогда как уровень выживания — главным образом внешними факторами, которые вызыва-

ют флюктуации численности, сглаживаемые регулируемым размножением (G. Bujalska, 1985).

Популяционные циклы. Оживленные дискуссии о преобладающей роли тех или иных факторов в формировании закономерных циклов динамики численности нередко приводят к конструированию обобщающих схем, в которых популяция рассматривается как объект, пассивно реагирующий на внешние (абиотические или биотические) воздействия. Фактически же изменения численности, вызванные влиянием комплекса факторов, реализуются в виде изменения плотности населения — одного из важнейших параметров, определяющих условия функционирования популяции как системы. Как было показано в предыдущей главе, активная регуляция плотности населения представляет собой важный механизм поддержания гомеостаза популяционных систем. Таким образом, все сложные влияния, определяющие динамику рождаемости и смертности, трансформируются через механизмы популяционной авторегуляции. Иными словами, популяция принимает активное участие в формировании интегрированного ответа на сумму воздействующих факторов в виде инициации специфических типов динамики численности.

Принципы популяционной трансформации факторов динамики численности. Как уже говорилось в предыдущей главе, информация о плотности населения циркулирует в популяции непрерывно. В ответ на эту информацию включаются механизмы гомеостазирования плотности (также рассмотренные выше), направленные на удержание плотности на уровне, близком к оптимальному. Вся система авторегуляции работает по кибернетическому принципу обратных связей:

информация о плотности \rightleftharpoons механизмы ее регуляции, означая, что контролируется не только момент включения и направленность регулирующих плотность механизмов, но и эффект их действия. Такая система регулирования уже содержит в себе источник постоянных колебаний, зависящих от степени «инертности» регулирующих механизмов. В приложении к живым организмам это выражается фундаментальными параметрами цикла динамики численности: ее амплитудой (размах колебаний) и периодом (продолжительность цикла).

В схеме механизмы формирования адаптивного ответа популяции на изменения плотности населения, независимо от конкретных причин этих изменений, могут быть представлены тремя вариантами.

Вариант 1 — «Информатор = Регулятор». Имеется в виду, что конкретный фактор, выступающий в роли источника информации о плотности населения, одновременно обладает физиологическим действием, прямо влияющим на плодовитость или (и) смертность.

Этот вариант регуляции очень широко распространен среди многих таксонов животных, а также и других организмов в виде химической регуляции. При этом чаще всего в качестве регулятора выступают какие-либо метаболиты, концентрация которых в среде изменяется параллельно изменениям плотности населения. Например, в опытах Г.Ф. Гаузе было показано, что предельная плотность популяции дрожжей определяется концентрацией вырабатываемого ими спирта; поэтому, в частности, *Schizosaccharomyces kephir*, очень интенсивно вырабатывающие этиловый спирт, имеют более низкую предельную плотность, чем *Saccharomyces cerevisiae*, которые осуществляют этот процесс вдвое медленнее (А.М. Гиляров, 1990). Участие экзометаболитов в регуляции темпов нарастания численности показано также для водорослей и синезеленых (Л.М. Зимина, Т.Г. Сазыкина, 1987). В гл. 11 приведен ряд примеров аналогичного типа регуляции плотности населения у животных с участием химических агентов.

Вариант 2 — «Информатор → Поведение = Регулятор». Этот вариант свойствен животным, для которых роль поведения в адаптации, в том числе и на популяционном уровне, очень велика. Имеется в виду ситуация, при которой фактор, несущий информацию о плотности, стимулирует специфические формы поведения, которые непосредственно влияют на уровень смертности и размножения. В простейшем виде информация о возрастающей плотности выражается в увеличении частоты контактов, в том числе агрессивных; в конечном итоге это может привести к увеличению смертности через нарушения родительского поведения (гибель детенышей при перетаскивании их из убежища в убежище, нарушения лактации и пр.). Более сложные формы регуляции через поведение также рассмотрены выше (см. гл. 11).

Вариант 3 — «Информатор → Поведение → Физиология = Регулятор». Этот, наиболее сложный, вариант свойствен высшим животным, в первую очередь млекопитающим. В этом случае вся сумма информации о плотности мотивирует проявление определенных форм поведения, в свою очередь стимулирующих формирование специфических физиологических реакций, эффект которых проявляется в изменении уровня репродукции, физиологического состояния, определяющего устойчивость к внешним воздействиям, и некоторых других особенностей.

Классический пример такого типа авторегуляции — контроль плотности населения в популяциях грызунов с участием реакции стресса (J. Christian, 1955, 1956, 1968; J. J. Christian, D. Davis, 1964). В этом случае социальная напряженность, развивающаяся в популяции при увеличении плотности населения, ведет к повышению уровня стресс-реакции. Стимулом к развитию стресса служит весь комплекс информации о повышении плотности: возрастание числа прямых контактов особей, территориальных конфликтов, интенсивности сигнального поля и т. д. Во многих случаях действие информационных

факторов реализуется в первую очередь через изменение поведения, а уже особенности поведения выступают в качестве непосредственного стрессора. В наиболее обобщенной форме можно считать, что психическое напряжение (социальный стресс) вызывается прежде всего нарушением сложившихся стереотипов поведения. Конкретные же формы поведения, стимулирующие стресс, весьма разнообразны.

Последствиями стресса могут быть как снижение жизнеспособности и соответствующее увеличение смертности, так и блок размножения и падение рождаемости в популяции. При снижении плотности населения внутривидовые контакты приходят к норме, стресс снимается, в популяции увеличивается рождаемость и снижается смертность. Характерно, что так же идет реакция популяции на искусственное снижение численности, что резко снижает эффект дератизации в сельском хозяйстве, а также при профилактике природных очагов заболеваний (рис. 12.13).

Роль структуры популяции. Анализ рассмотренного материала дает представление о том, что поддержание оптимальной плотности населения путем регулирования уровня размножения и смертности находится в тесной зависимости от структуры популяции. В популяциях беспозвоночных и низших позвоночных животных, отличающихся относительной простотой взаимоотношений и малой степенью функциональной разнокачественности, механизмы регуляции представляют собой прямой ответ на увеличение частоты контактов при повышении плотности (каннибализм, ингибирующее действие накапливающихся метаболитов) или же реакцию на прямые и косвенные формы контактов в виде включения специальных физиологических механизмов (специфические ингибиторы размножения, вещества, дифференцированно блокирующие или стимулирующие рост и развитие). В последнем случае важное значение получают индивидуальные и (или) возрастные отличия особей в популяции, т. е. составляющие

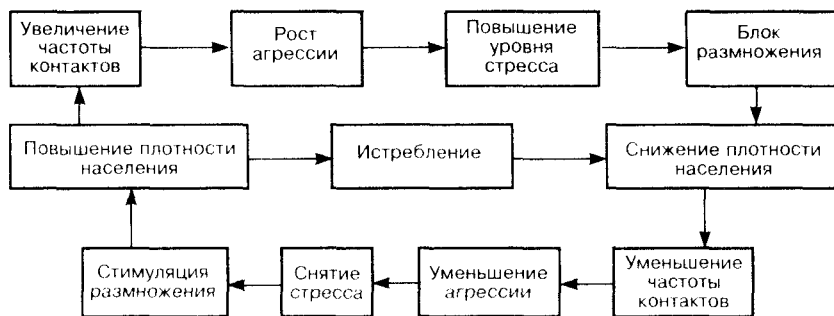


Рис. 12.13. Схема популяционной авторегуляции плотности населения у грызунов (по С.А. Шиловой, И.А. Шилову, 1977)

ее демографической структуры. Во всех этих вариантах весьма высока роль химических механизмов регуляции.

По мере усложнения структуры усложняются и механизмы регуляции. При этом у высших позвоночных большую роль в этих процессах играют сложные формы поведения, через которые трансформируется информация о плотности и которые либо прямо выступают в роли факторов регуляции, либо служат «пусковым механизмом» физиологических реакций, осуществляющих регуляторную функцию. Эффективность этих механизмов регуляции основана на разнокачественности особей в составе популяции: уровень размножения и смертности изменяется в различной степени у особей, отличающихся по положению в общей структуре. Дифференцированная смертность и выборочное ограничение числа размножающихся животных, так же как и изменения количественного выражения параметров плодовитости и смертности, открывают широкие возможности для «маневра» и создают условия максимально адаптивного интегрированного ответа на воздействие суммы факторов динамики численности.

Это особенно заметно при анализе регуляции с участием стресса: выраженность этой реакции во внутривидовых группах отличается у особей, занимающих различное ранговое положение в социальной структуре. Соответственно при возникновении стресса, связанного с переуплотнением, критический уровень этой реакции, определяющий блок размножения и повышенную смертность, возникает у различных групп в структуре популяции одновременно, что определяет маневренность ответа популяции на изменения плотности в зависимости от конкретных ее показателей.

Другие формы авторегуляции также строятся на основе популяционной структуры. Даже в случае ограничения численности чисто ресурсным путем состав особей, занимающих участки и соответственно участвующих в размножении, базируется на эколого-физиологической разнокачественности животных в составе популяции: размножающимися резидентами становятся высокоранговые особи. Та же картина прослеживается в варианте с химической регуляцией — пример с головастиками (см. гл. 11) подтверждает зависимость реакции на регулятор от генетически детерминированных качеств особей. В схеме можно говорить о возрастании роли структурированности популяции в определении характера динамики численности по мере эволюционного усложнения структуры и функционирования популяций разных таксонов. У более просто устроенных организмов численность прямо зависит от внешних условий, более сложные таксоны характеризуются набором эффективных механизмов адаптации, на основе которой оказывается возможной активная трансформация внешних воздействий на уровне авторегуляторных популяционных механизмов.

Многолетняя динамика структуры и репродукции. В аспекте многолетних циклов динамики численности роль структуры также проявляется вполне отчетливо. Во многих

случаях колебания численности в первую очередь сказываются на пространственной структуре популяции: на базе регуляции через расселение первые признаки повышения плотности населения компенсируются расселением из популяционных «ядер» и созданием обширных поселений в области «периферии» популяции. У многих территориальных видов это сочетается с уменьшением размеров активно охраняемой территории и соответствующим увеличением степени перекрытия участков. Такой ответ на рост численности зафиксирован, в частности, у малых сусликов и многих других видов. Адаптивная реакция на уровне пространственной структуры позволяет сохранить принципиальные черты популяционной организации (состав и численность внутривидовых групп, уровень воспроизводства и т. п.).

При более глубоких изменениях численности, затрагивающих показатели плотности населения на уровне внутривидовых размножающихся группировок, включаются механизмы регуляции рождаемости и смертности. Их осуществление в масштабе сезонных и многолетних циклов численности связано с закономерными изменениями демографической и функциональной структуры популяций по ходу цикла. В качестве примера можно привести исследование динамики популяций рыжих полевок в Подмосковье (Е.В. Иванкина, 1987). Было показано, что в зависимости от характера сезонных изменений численности меняется демографическая структура популяции, интенсивность размножения, уровень выживания, а также характер пространственного размещения животных. В годы с постепенным нарастанием численности от весны к осени репродуктивный сезон растянут, самки летних когорт участвуют в размножении, большинство выводков в популяции появляется во второй половине лета. Соответственно в такие годы популяция к концу репродуктивного сезона «омолаживается», чему способствует и относительно устойчивое выживание молодняка. В годы, когда сезонные изменения численности начинаются от более высокого уровня и характеризуются «пиком» во второй половине лета с последующим спадом к осени, сезон размножения кончается примерно на месяц раньше, самки летних когорт вовлекаются в размножение лишь в небольшом числе и на меньший срок, основная масса выводков появляется в середине лета. Средний возраст животных к концу сезона размножения выше, чем в предыдущем случае. Выживание молодых, высокое в начале репродуктивного сезона, резко падает к его концу; особенно низок уровень выживания зверьков из летних выводков.

Все это связывается с перестройками пространственной структуры: если на величину участков перезимовавших животных плотность населения влияния не оказывает, то у размножающихся сеголеток крупные участки формируются лишь в годы с постепенным сезонным

ростом численности. При быстром ее подъеме до пика участки сеголеток уменьшаются, что сочетается с задержкой созревания самок ранних когорт и полным подавлением его у животных, родившихся летом.

В многолетних циклах закономерные изменения возрастной структуры прямо связаны с характером процесса репродукции и в значительной степени лежат в основе динамики рождаемости и смертности. Большой материал, полученный при изучении различных видов грызунов и некоторых других животных, показывает, что динамика возрастного состава и эколого-физиологических свойств животных на разных фазах цикла обнаруживает большое сходство с аналогичными отличиями сезонных возрастных когорт (генераций). Это выражается в том, что в годы нарастания численности после депрессии молодые зверьки быстро созревают и включаются в размножение уже в год своего рождения; весенние генерации в такие годы дают несколько пометов. Благодаря этому общая продолжительность репродукционного периода может значительно увеличиваться. В годы пика и последующего спада численности наблюдается обратное явление: созревание молодых идет замедленно, в большинстве они не участвуют в размножении в год своего рождения (рис. 12.14). Соответственно регистрируется укорочение сезона размножения. Размеры выводков в среднем меньше, чем на фазе роста. Увеличивается смертность; при этом имеются данные о дифференцированной гибели животных разных размеров, возрастных когорт и т. п. В ряде случаев показано изменение половой структуры в виде преобладания самцов в годы пика и самок — при депрессии и начале роста численности.

Аналогичные данные получены и в экспериментальных условиях (W. Lidiker, 1965). На примере рыжей полевки и желтогорлой мыши показано, что продолжительность жизни животных в годы высокой численности и плотности населения достоверно ниже, чем в годы депрессии (B. Vobek, 1971).

В целом популяция в фазе роста численности как бы уподобляется по

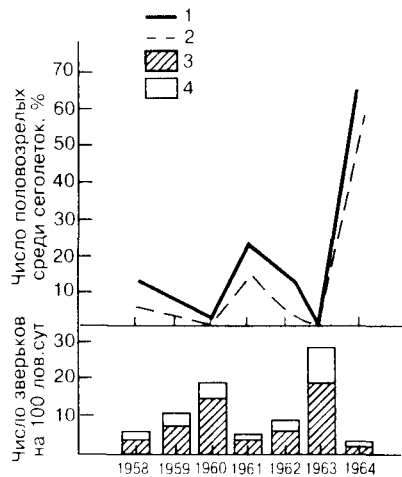


Рис. 12.14. Участие в размножении сеголеток красной полевки *Clethrionomys rutilus* в предгорной тайге Салаирского края в зависимости от численности перезимовавших зверьков (по Т.В. Кошкиной, 1965):

1 — самцы, 2 — самки, 3 — красная полевка, 4 — другие виды полевок

эколого-физиологическим свойствам весенней генерации, а в фазе спада численности — осенней. На примере рыжих полевок показано, что молодые, родившиеся в конце мая — начале июля, приступают к размножению в этом же сезоне лишь в периоды низкой численности, а количество размножающихся самок первого весеннего выводка всегда обратно пропорционально количеству перезимовавших (принадлежащих к осенней когорте предыдущего года) самок. В свою очередь, количество перезимовавших самок, приступающих весной к размножению, пропорционально уровню плотности населения.

Вероятно, эколого-физиологическая разнокачественность генераций как в сезонном, так и в многолетнем аспектах представляет собой достаточно распространенное явление, однако по другим группам животных имеются лишь фрагментарные и не всегда достаточно объективные материалы. Установлено, в частности, что у песцов поколения, соответствующие разным фазам одного цикла численности, отличаются физиологически; темпы роста и созревания, а также плодовитость показывают такое же соотношение с динамикой численности, как это описано для грызунов (Л.М. Шилева, 1971). У гуппи *Poecilia reticulata* при увеличении плотности популяции снижается плодовитость и замедляется созревание гонад, что связывают с изменениями генетического состава популяции (B. Dahlgren, 1979).

Связанные с динамикой численности изменения плодовитости и смертности известны для многих животных. Например, многочисленные материалы получены по разным видам птиц. В частности, у белых куропаток *Lagopus lagopus alleni* (Ньюфаундленд) выживание птенцов до трехнедельного возраста выше в годы нарастания численности, чем в годы ее спада (A. Bergerud, 1970). У шотландской куропатки *L.l. scoticus* отмечены цикличные колебания величины смертности, которые показали запаздывающую зависимость от плотности популяции; при этом в фазе падения численности потери в популяции были выше, чем при такой же плотности в фазе подъема (A. Watson, 1971).

Объективные (с использованием индивидуального мечения) наблюдения за динамикой популяции американского беляка *Lepus americanus* в провинции Альберта (Канада) установили, что выживаемость взрослых зайцев в течение года после пика численности составила 0,22, в следующие два года — 0,13, а в период подъема численности (через год после депрессии) — 0,28. Выживание молодых животных (от рождения до следующей весны) демонстрировало ту же закономерность еще более подчеркнута: 0,03 в годы спада численности и 0,24 в годы ее подъема. В период снижения численности отмечено также снижение количества выводков, приносимых одной самкой в течение года, более раннее окончание репродуктивного сезона и снижение среднего размера выводков (E. Meslow, L. Keith, 1968). Аналогичные результаты дало изучение популяций зайца русака в Дании: в годы пиков числен-

ности отмечался наивысший уровень смертности, а прирост популяции, напротив, был максимальным в годы низкой плотности населения (F. Abilgard et al., 1972). У диких кроликов в Австралии в периоды повышенной плотности населения сокращаются размеры выводков и количество размножающихся самок, замедляются темпы роста молодняка, а также увеличивается смертность. Все эти явления регистрируются по достижении определенного «порога» плотности (J. Myers, 1966).

Характерной для высших животных особенностью популяционных отношений в периоды роста и пика численности оказывается резкое возрастание числа и интенсивности агрессивных контактов. В сочетании с развивающейся в уплотненных популяциях реакцией стресса агрессивное поведение в существенной степени определяет собой те изменения в уровне рождаемости и смертности, которые рассмотрены выше. Параллелизм уровня агрессивности и динамики численности показан во многих экспериментальных и полевых работах по изучению популяций грызунов. Так, наблюдения за «оленьими мышами» *Peromyscus maniculatus* в Канаде показали, что численность этих хомячков, довольно стабильная в течение большей части года, дает резкое возрастание осенью; в течение зимы численность вновь снижается. Регулярные ежемесячные тесты пойманных в природе самцов на агрессивность (парные ссаживания с самцами из вивария) показали, что уровень агрессивности повышается в течение сезона размножения и что внезапные снижения численности совпадали во времени с повышением агрессивности животных. Кроме того, было выяснено, что на протяжении сезона размножения была очень высока смертность молодых животных, что могло зависеть от агрессивности взрослых. Полевой эксперимент подтвердил это предположение: на участке леса, где были отловлены все взрослые особи, смертность молодняка была существенно более низкой (R. Sadleir, 1965).

Аналогичное явление зарегистрировано в естественных популяциях лесных мышей близ Оксфорда: гибель молодняка была существенной летом и снижалась осенью, что автор исследования связывает с сезонными изменениями агрессивности взрослых животных (С. Watts, 1969).

Изучение динамики *Microtus pennsylvanicus* в США выявило межгодовые отличия в агрессивности, связанные с изменениями численности. Регистрация покусов на теле пойманных зверьков показала, что в 1968 г. при высоком уровне численности количество покусов у взрослых самцов оценивалось в 2,9 балла, в 1969 г. при вдвое более низкой численности — 1,3 балла и в 1970 г. — 0,7 балла (J. Christian, 1971).

Агрессивность в некоторых случаях может выступать как прямой фактор ограничения численности; случаи гибели животных в резуль-

тате агрессии, особенно при высокой степени скученности, описаны неоднократно. Но все же более обычный путь влияния агонистического поведения на динамику популяций заключается в том, что агрессивность выступает в роли стрессора.

О повышении уровня стресса в популяциях грызунов с высокой плотностью населения уже говорилось (см. гл. 11). Показано, например, что у леммингов, добытых в годы пика численности, активность надпочечников была в 20—60 раз выше, чем в любое другое время; в этот период железы не поддаются стимуляции экзогенным АКТГ, т. е. функционируют на пределе своих возможностей (R. Andrews, 1970). Анализ многолетней динамики популяционных параметров полевых эконмок в Дарвинском заповеднике показал, что, начиная с осени года пика и до следующего за ним весеннего минимума численности, уровень стресса в популяции был наиболее высоким; это сопровождалось максимальным в многолетнем цикле процентом гибели выводков. В это же время отмечается минимальная величина выводков и резкое снижение половой активности (И.Н. Ивашкина, С.П. Маслов, 1988). Влияние стресса на репродукцию по ходу изменений численности показано и во многих других исследованиях. Развивающиеся на базе динамики популяционных структур адаптивные изменения плодовитости и смертности представляют собой интегрированный результат реакции популяции на всю сумму условий ее жизни. Определенная инертность во времени включения и развития регуляторных механизмов индуцирует циклический характер изменений численности.

Генетическая детерминация циклов. Эколого-физиологическая специфика популяций, находящихся на разных фазах цикла численности, отчасти является результатом плотностно-зависимых механизмов регуляции, основывающихся на социальных взаимодействиях и рассмотренных выше. Факты влияния плотности населения на скорость роста и темпы полового созревания неоднократно фиксировались в литературе; выше отмечалась и возможность подавления размножения части полувзрослых животных. Но регулярность и закономерный характер изменений демографической структуры и величины смертности заставляют думать о существенной роли динамики генетической структуры в этих процессах.

В этом плане наиболее перспективна гипотеза канадского эколога Д. Читти (D. Chitty), предположившего, что в популяциях грызунов на базе генетического полиморфизма непрерывно происходит отбор по свойствам, наиболее адекватным конкретным условиям жизни популяции, в частности плотности населения и тенденции движения численности. При этом большое значение имеют особенности поведения, также детерминированные генетически. При высокой плотности населения отбор идет с селективным преимуществом агрессивных животных, способных вырастить потомство в условиях постоянных

внутрипопуляционных помех. Повышение агрессивности животных в годы высокой численности многократно регистрировалось в природных условиях (J. Myers, Ch. Krebs, 1974; S. Mihok, 1981). Такие животные, как отмечалось в предыдущих главах, соответствуют сильному типу ЦНС и отличаются устойчивостью к стрессирующим факторам. Отбор на высокую плодовитость в таких условиях не выражен. Более того, при высокой плотности вполне вероятно снижение резистентности к неблагоприятным воздействиям (на основе стрессового состояния, затрат энергии на социальные взаимодействия и т. п.) и соответствующее увеличение смертности. Агрессивный характер взаимодействий дополнительно способствует этому. В результате определяется снижение численности, а вместе с тем и плотности населения.

При низкой плотности (депрессия и начало подъема численности) отбор идет на высокую плодовитость, тогда как агрессивность и стрессоустойчивость в таких условиях теряют селективное значение. Отбор на повышенную плодовитость в сочетании с преобладанием неагрессивных форм поведения обеспечивает возможность увеличения численности и перехода ее в фазу роста. По достижении определенного порога плотности условия меняются, и цикл начинается снова (D. Chitty, 1960, 1964; D. Chitty, E. Phipps, 1966).

Экспериментальная проверка такой гипотезы чрезвычайно трудна. Это обстоятельство, а также неизбежная схематичность гипотезы, не открывающей возможности предусмотреть все вероятные варианты конкретных механизмов ее реализации у разных видов, послужили причиной некоторого скептицизма в ее принятии. Тем не менее имеется ряд веских аргументов в поддержку принципиальных концепций гипотезы Д. Читти. Так, Ч. Кребс, работая с несколькими популяциями калифорнийской полевки, показал, что перемещение даже небольшого количества (7 пар) животных из увеличивающейся популяции на территорию, на которой численность была в фазе депрессии, приводило к резкому нарастанию числа животных: плотность популяции за полгода возросла до 600 особей на гектар (Ch. Krebs, 1966).

Много данных получено при анализе генетического состава популяции с использованием метода электрофореза. Получены материалы, с несомненностью подтверждающие, что закономерные циклические изменения численности сопровождаются столь же закономерными сдвигами в соотношении различных генотипов по ходу цикла. В частности, у различных видов рода *Microtus* выявлена связь соотношения разных типов лейцинаминопептидазы с циклами численности. При этом главным фактором динамики относительной частоты аллелей являются различия в смертности разных генотипов (Ch. Krebs et al., 1973).

К сожалению, в большинстве случаев выделяемые при электрофорезе аллели не удается прямо связать с фенотипическими проявлениями

ями, имеющими значение в формировании циклов и определении уровня размножения и смертности. Но и в этом плане уже намечены определенные успехи. Так, в работах Ч. Кребса и его сотрудников (Ch. Krebs et al., 1973, 1976) удалось показать специфичность генотипа животных, проявляющих тенденцию к расселению. При изучении островной популяции домовых мышей в Калифорнии показано, что самки, отличающиеся соотношением аллелей гемоглобина (обнаружен полиморфизм по двуаллельной системе), с различной интенсивностью участвовали в размножении. Выявились и достоверные различия в выживаемости особей с разными генотипами. При работе с норвежскими белыми куропатками *L. l. lagopus* было выяснено, что особи с разными генотипами (определены по соотношению эстеразных локусов) отличались по способности к занятию территории и по участию в размножении (K. Rorvil et al., 1990). В инбредной лабораторной линии рыжих полевок самки, гетерозиготные по одному из локусов эстеразы, оказались более плодовитыми, чем гомозиготные; выживаемость молодых также была выше в выводках гетерозиготных самок (A. Wojcik, S. Fedyk, 1984). Анализ генетического состава популяций пенсильванской полевки *Microtus pennsylvanicus* методом электрофореза трансферринов показал, что гомозиготы по высокоподвижной фракции отличаются высокой выживаемостью на фазе роста численности, а гомозиготы по фракции с низкой подвижностью имеют селективное преимущество на фазе спада. Найдены генетические особенности, ответственные за сексуальную активность, плодовитость, скорость полового созревания (J. Myers, Ch. Krebs, 1974).

Все эти данные указывают на важное значение генетической структуры популяции в формировании ее адаптивного ответа на изменения комплекса условий жизни, связанные с циклическими колебаниями численности и плотности населения. Но, по-видимому, сама по себе генетическая структура не в состоянии генерировать циклы. Расширение работ по проблеме динамики численности привело к обнаружению существования как циклирующих, так и не циклирующих популяций у одного и того же вида. Показано, что такие популяции отличаются по механизмам авторегуляции и по их значимости в изменениях численности. Вероятнее всего роль генетической структуры реализуется через средовые влияния и определенные внутривидовые процессы.

Существенную роль в формировании циклических трансформаций генетического состава популяций могут иметь внутривидовые мигранты. Во многих случаях показаны экологические и физиологические отличия внутривидовых мигрантов от оседлых грызунов. Так, среди домовых мышей молодые самки, родившиеся при высокой плотности, вступают в размножение только после миграции (G. Gellach, 1990). Среди каролинских белок *Sciurus carolinensis* расселяющиеся

особи всегда менее агрессивны, чем резиденты; поскольку это сочеталось с закономерной разницей в окраске, предполагается генетическая обусловленность отличий в выраженности агрессии (M. Pasitschiak-Arts, J. Bendell, 1990).

В естественных популяциях домовых мышей и некоторых полевок рода *Microtus* методом электрофореза обнаружены генетические отличия между оседлыми особями и мигрантами. При экспериментальном ограничении возможности эмиграции особей из состава внутривидовых групп отмечалось нарушение закономерных циклов численности. В естественных островных популяциях некоторых видов полевок циклических изменений численности не обнаруживается, тогда как материковые популяции тех же или близких видов проявляют закономерные циклы. Все это может быть следствием того, что в замкнутых популяциях из-за отсутствия миграций невозможна (или затруднена) адаптивная смена генотипов по ходу цикла. На этой основе Ч. Кребс выдвигает концепцию континуума типов цикличности популяций: в зависимости от генетического состава (в частности, от степени наследуемости территориального поведения) популяции полевок могут отличаться типом динамики численности от полного отсутствия циклов до «классических» циклирующих популяций с периодом колебаний в 3—4 года (Ch. Krebs, 1979).

В экологической литературе концепция генетической детерминированности циклов Д. Читти и представление об эндокринно-поведенческой регуляции плодовитости и смертности, разработанное Дж. Кристианом, нередко рассматриваются как альтернативные. Повидимому, такая точка зрения неправильна. Эти механизмы отражают два уровня адаптации популяционных систем и имеют разное биологическое значение. Генетические отличия поколений, существующих в условиях разной плотности, определяют адаптивный характер среднего уровня размножения и других параметров динамики популяций. Действуя на этом уровне, лабильные эндокринно-поведенческие механизмы регулируют плодовитость и смертность в соответствии с плотностью населения в каждом конкретном случае. Взаимодействие этих принципиально отличных механизмов обеспечивает надежное функционирование популяции в условиях разной плотности.

Подводя общие итоги, отметим, что динамика численности животных представляет собой внешнее выражение всей суммы взаимодействий популяции с внешними и внутренними условиями ее жизни. Изменения численности происходят под влиянием сложного комплекса факторов, действие которых трансформируется через внутривидовые регулирующие механизмы. При этом изменения численности связываются со сложной динамикой структуры популяций и важнейших популяционных параметров. Таким образом, динамичность характеризует не только численность популяций, но и их

фундаментальные свойства. По существу, следует говорить не о динамике численности, а о *популяционных циклах*, отражающих интегрированный результат сложных внутрипопуляционных взаимоотношений и взаимодействия популяций разных видов в составе природных экосистем.

Динамика ценопопуляций. Динамика популяций растений, как и у животных, выражена в закономерных изменениях широкого спектра популяционных параметров, отражающих конечный результат сложной системы аутэкологических, внутрипопуляционных и биоценологических процессов.

В приложении к растениям практически не используется понятие динамики численности; популяционные циклы рассматриваются прежде всего с позиций изменения структуры и фитоценологических функций популяций определенных видов. Это отражает как общий концептуальный подход к популяционному уровню организации в ботанике, так и специфику строения и функций растительных популяций. В частности, понятие динамики численности животных прямо связано с четкой выраженностью счетных единиц популяции — особей. В растительных популяциях этот аспект структуры выражен сложнее: как уже говорилось, в качестве элементов популяции могут выступать как особи (притом особи семенного и вегетативного происхождения биологически неравнозначны), так и совокупности особей вегетативного происхождения (клоны) и части особей (фитомер, лист, парциальный куст).

Структура ценопопуляций может рассматриваться в нескольких аспектах: *состав популяции* (количественное соотношение элементов), *строение* (взаимное расположение элементов в пространстве, пространственная структура), *функционирование* (совокупность связей между элементами). Динамика ценопопуляции включает изменения во времени всех аспектов структуры. При этом в число меняющихся популяционных параметров входят численность (число элементов), биомасса, семенная продуктивность, возрастной спектр и возрастной состав особей (по календарному возрасту). Численность и плотность элементов ценопопуляции зависят от соотношения рождаемости и смертности; в отдельных случаях существенное значение в изменении этих показателей может иметь эмиграция и иммиграция. Смертность определяется в первую очередь комплексом экологических факторов. При этом тип кривых выживания не является четкой видовой характеристикой, а может меняться у одного вида в зависимости от условий (например, у разных когорт всходов), а также в течение онтогенеза (J. Burdon et al., 1983; R. Dolan, R. Sharitz, 1984).

Понятие плодовитости у цветковых растений соответствует *потенциальной семенной продуктивности*, определяемой как число семязачатков на особь или на побег. *Фактическая семенная продуктивность* (число полноценных спелых семян на побег или особь) отражает реальный уровень воспроизводства популяции (И.В. Вайнагий, 1974).

Именно эта величина в своих колебаниях (от 80 до 0,5 % от потенциальной семенной продуктивности) отражает экологические процессы популяционного самоподдержания. Основные факторы, ограничивающие семенную продуктивность и определяющие ее фактический уровень: недостаточность опыления, нехватка ресурсов, влияние фитофагов и болезней. Поскольку численность фитофагов и опылителей связана обратной связью с численностью растений, их биомассой и урожаем семян, эти факторы могут выступать в качестве регуляторов как уровня воспроизводства, так и численности и плотности элементов популяции, придавая изменениям этих параметров закономерный характер.

Ограниченность ресурсов влияет на семенную продуктивность усложненным путем, формируя альтернативные отношения семенной продуктивности и вегетативного роста, что существенным образом сказывается на показателях биомассы, физиологии роста и др. (J. Harper, 1977).

В процессе воспроизводства и самоподдержания растительных популяций большое значение имеет вегетативное размножение: отделение структурных модулей и их переход к самостоятельному существованию. Этот процесс достаточно сложным путем связан с возрастным спектром ценопопуляции: с одной стороны, вегетативное размножение связано с возрастом, а с другой — может приводить к омоложению. В схеме можно рассматривать четыре типа вегетативного размножения (О.В. Смирнова, 1974, 1987).

1. *Сенильная партикуляция*¹, т. е. отделение партикул (особей вегетативного происхождения) в старом возрасте. Такой тип партикуляции свойствен многим стержнекорневым многолетникам. В отношении вегетативного самоподдержания популяции этот тип не эффективен, благодаря недолговечности и низкой жизнеспособности партикул. Энергия размножения при таком его типе невелика: вегетативные потомки составляют 0,4—4,0 % общей численности.

2. *Зрелая партикуляция* без омоложения или с незначительным омоложением; характерно слабое вегетативное разрастание. Свойственно дерновинным злакам, осокам, короткокорневищным травам, геоксильным кустарникам. Этот способ тоже малоэффективен для самоподдержания популяции из-за низкой жизнеспособности партикул, хотя продолжительность их жизни может быть большой. Энергия такого типа партикуляции может быть значительной: до 10—80 % вегетативных потомков от общей численности.

3. *Зрелая партикуляция с неглубоким омоложением* и активным разрастанием характерна для длиннокорневищных трав и кустарников.

¹ От лат. senilis — старческий, partis — часть (particularis — частичный). Подробно о возрастных состояниях см. табл. 12.1.

4. *Прегенеративная партикуляция с глубоким омоложением* может характеризоваться интенсивным разрастанием. Свойственна корнеотпрысковым столонообразующим многолетникам. Тот же тип, но со слабым разрастанием встречается у луковичных и клубнелуковичных геофитов.

Последние два типа партикуляции характеризуются высокой эффективностью самоподдержания, что связано с омоложением образующихся зачатков и их большим числом (до 20—100 зачатков на одно материнское растение в год). За счет этого популяция может достигать высокой плотности.

Изменения уровня воспроизводства и смертности формируют временную динамику структуры, биомассы и функционирования ценопопуляции в целом. Существенную роль в реализации эффекта этих изменений играет плотность популяции. Плотность закономерным образом влияет на интенсивность роста растений, состояние семенной продуктивности и вегетативного роста; кроме того, при увеличении плотности возрастает вероятность перекрестного опыления. В результате плотность населения выступает как фактор регуляции воспроизводственного процесса. В.Н. Сукачев (1941) показал, что плотность влияет на скорость развития, а соответственно и на продолжительность жизни. У однолетников увеличение плотности ведет к ускорению развития, а у многолетников — к его замедлению.

Большое регулирующее значение плотности выражается в ее влиянии на уровень смертности: при увеличении плотности смертность возрастает, а в ряде случаев изменяется и тип кривых выживания (Е. Symonides, 1983). Показано, что зависимая от плотности смертность возрастает при улучшении условий жизни (В.Н. Сукачев, 1928).

При широком диапазоне плотности ее влияние на смертность идет по параболической кривой: при малых плотностях смертность велика, поскольку при этом существенно прямое влияние внешних факторов; при увеличении плотности формируется «эффект группы», смягчающий их губительное влияние, а при загущении сверх определенного порога смертность вновь возрастает в силу перекрытия фитогенных зон и взаимного угнетения. В целом зависимая от плотности смертность направлена против неограниченного роста популяции и стабилизирует ее численность в определенных пределах, близких к оптимуму (Л.Б. Заугольнова и др., 1988).

Зависимая от плотности смертность — не единственный механизм регулирования популяционных циклов у растений. В ряде случаев регуляция осуществляется через зависимую от плотности репродукцию или сочетанием этих двух механизмов. Уровень биомассы регулируется зависимым от плотности ростом. В конечном итоге вся сумма регулирующих механизмов определяет место и роль ценопопуляции данного вида в структуре и функциях многовидовых биологических систем — биогеоценозов.

Часть IV

БИОЦЕНОЛОГИЯ

Популяции различных видов живых организмов, заселяющие общие места обитания, неизбежно вступают в определенные взаимоотношения в области питания, использования пространства, влияния на особенности микро- и мезоклимата и т. д. Длительное совместное существование лежит в основе формирования многовидовых сообществ — *биоценозов*¹, в которых подбор видов не случаен, а определяется возможностью непрерывного поддержания круговорота веществ; только на этой основе в принципе оказывается возможным устойчивое существование любой формы жизни.

Глава 13

БИОЦЕНОЗ КАК БИОЛОГИЧЕСКАЯ СИСТЕМА

Биоценоз представляет собой эволюционно сложившуюся форму организации живого населения биосферы, многовидовую биологическую (экологическую) систему. В ее состав входят представители различных таксонов, отличающиеся по своим экологическим и физиологическим свойствам и связанные по многим формам биологических отношений как между собой, так и с окружающей их неорганической (абиотической) средой. Именно эти связи как принципиальная характеристика многовидовых сообществ, определяющая их целостность и способность к самоподдержанию, подчеркивались уже первыми исследователями экосистемного уровня организации. В частности, немецкий зоолог К. Мебиус в книге «Устрицы и устричное хозяйство» (K. Möbius: Die Auster und die Austernwirtschaft, 1877) специальную главу посвятил проблеме «Устричная банка как биологическое сообщество или биоценоз», впервые введя этот термин в экологическую литературу. Такова же была направленность книги американского исследователя С. Форбса «Озеро, как микрокосм» (S. Forbs: The Lake as a Microcosm, 1887), в которой заложены зачатки понятия об экосистеме.

Наиболее четко учение об экосистеме сформулировано английским экологом А. Тенсли (A. Tenslay, 1935).

Наиболее важные типы взаимоотношений видов в биоценозах — это пищевые (питание одних видов другими, конкуренция за пищу и т. п.), пространственные (распределение в пространстве, конкуренция за место поселения, убежища и т. п.) и средообразующие (формирование определенной структуры биотопа, микроклимата и пр.). Все эти формы взаимоотношений осуществляются не на уровне видов (виды

¹ От греч. bios — жизнь, koinos — общий.

могут входить в состав многих разных биоценозов) и не на уровне отдельных особей (взаимоотношения между особями конечны — например, отношения конкретного хищника и поедаемой им жертвы). Устойчивые взаимоотношения устанавливаются только между популяциями видов, входящих в состав данного биоценоза. Стабильный характер таких отношений представляет собой результат обоюдных адаптаций, выработанных в процессе длительного совместного существования вида в составе сообщества. В итоге их закономерных взаимоотношений осуществляется глобальная функция биоценологических систем — поддержание биогенного круговорота веществ.

Целостность биоценозов поддерживается эволюционно сложившейся системой связей, прежде всего информационных. Согласно концепции литовского эколога Э. Лекавичуса, на уровне биоценоза постоянно функционируют два канала информации. Один из них обеспечивает устойчивое существование и репродукцию популяций конкретных видов; это система самоподдержания и развития видов, или *селфинг*. Второй канал связывает биоценоз, как целое, с его компонентами; это — *координации*, «принуждающие» популяции отдельных видов к выполнению специфических функций в составе целостной системы. На конфликте этих двух каналов информации строятся регуляторные механизмы, определяющие поддержание глобальных функций биоценоза (Э. Лекавичус, 1986).

Учитывая все перечисленные особенности, биоценоз как биологическую систему, можно определить как *исторически сложившиеся группировки живого населения биосферы, заселяющие общие места обитания, возникшие на основе биогенного круговорота и обеспечивающие его в конкретных природных условиях* (Н.П. Наумов, 1963).

Все сложные формы биоценологических отношений осуществляются в определенных условиях абиотической среды. Рельеф, климат, геологическое строение земной коры, гидрографическая сеть, гидрологические условия в водоемах и многие другие факторы оказывают определяющее влияние на состав и биологические особенности видов, формирующих биоценоз, служат источником неорганических веществ, поступающих в круговорот, аккумулируют продукты жизнедеятельности. Неорганическая среда — *биотоп*¹ — представляет собой необходимое составляющую биоценологической системы, обязательное условие ее существования. Это всегда подразумевается, но часто специально подчеркивается терминологически. Академиком В.Н. Сукачевым (1942) создано учение о *биогеоценозе* как единстве биоценоза и его биотопа. Биогеоценоз пространственно определяется границами растительного сообщества — *фитоценоза*². «Биогеоценоз — это сово-

¹ От греч. *topos* — место.

² Ближе к этой позиции и определение границ экосистемы А. Тенсли.

купность на известном протяжении земной поверхности однородных природных явлений (атмосферы, горной породы, растительности, животного мира и мира микроорганизмов, почвы и гидрологических условий), имеющая свою особую специфику взаимодействия этих слагающих ее компонентов и определенный тип обмена веществами и энергией между собой и другими явлениями природы и представляющая собой внутренне противоречивое единство, находящееся в постоянном движении, развитии» (В.Н. Сукачев, 1964).

Несмотря на некоторые различия в смысловых нюансах, термины «биоценоз», «экосистема» и «биогеоценоз» практически означают одно и то же природное явление, надвидовой уровень организации биологических систем.

13.1. ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА БИОЦЕНОЗОВ

Основная функция биоценозов — поддержание круговорота веществ в биосфере — базируется на пищевых взаимоотношениях видов. Именно на этой основе органические вещества, синтезированные автотрофными организмами, претерпевают многократные химические трансформации и в конечном итоге возвращаются в среду в виде неорганических продуктов жизнедеятельности, вновь вовлекаемых в круговорот. Поэтому при всем многообразии видов, входящих в состав различных сообществ, каждый биоценоз с необходимостью включает представителей всех трех принципиальных экологических групп организмов — продуцентов, консументов и редуцентов. Полночленность трофической структуры биоценозов — аксиома биоценологии¹.

В конкретных биоценозах продуценты, консументы и редуценты представлены популяциями многих видов, состав которых специфичен для каждого отдельного сообщества. Функционально же все виды распределяются на несколько групп в зависимости от их места в общей системе круговорота веществ и потока энергии. Равнозначные в этом смысле виды образуют определенный *трофический уровень*, а взаимоотношения между видами разных уровней — систему *цепей питания*. Совокупность трофических цепей в их конкретном выражении, включающем прямые и косвенные взаимоотношения составляющих их видов, формирует целостную трофическую структуру биоценоза (рис. 13.1).

Трофические уровни. Группа видов-продуцентов образует *уровень первичной продукции*, на котором утилизируется внешняя энергия и создается масса органического вещества. Первичные продуценты — основа трофической структуры и всего существования биоценоза.

¹ В гидробиологии иногда принято говорить о неполночленных биоценозах, существующих за счет энергии привносимого извне органического вещества, но по сути дела такие системы не самостоятельны и не обладают способностью к самоподдержанию.

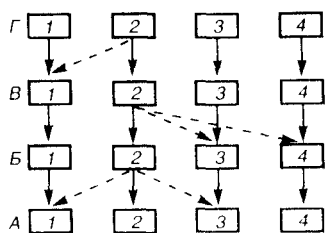


Рис. 13.1. Простейшая схема трофической структуры биоценоза (по И.А. Шилову, 1985):

А—Г — трофические уровни: А — продуценты, Б — консументы I порядка (фитофаги), В — консументы II порядка, Г — консументы III порядка; 1—4 — конкретные виды данного трофического уровня; одинаковыми цифрами обозначены отдельные трофические цепи; сплошными стрелками — прямые (трофические) связи, пунктирными стрелками — косвенные (конкурентные) связи

Составлен этот уровень растениями (кроме редких бесхлорофилльных форм) и фотоавтотрофными прокариотами; в особых случаях в качестве первичных продуцентов выступают бактерии-хемосинтетики. В гл. 1 уже упоминались свособразные глубоководные экосистемы, привязанные к разломам земной коры и основывающиеся на деятельности хемоавтотрофных бактерий.

Биомасса органического вещества, синтезированного автотрофами, определяется как *первичная продукция*, а скорость ее формирования — *биологическая продуктивность* экосистемы. Продуктивность выражается количеством биомассы, синтезируемой за единицу времени (или энергетическим эквивалентом). Общая сумма биомассы рассматривается в этом случае как валовая продукция, а та ее часть, которая определяет прирост, — как чистая продукция. Разница между валовой и чистой продукцией определяется затратами

энергии на жизнедеятельность («затраты на дыхание»), которые, например, в умеренном климате могут составлять до 40—70 % валовой продукции.

Накопленная в виде биомассы организмов-автотрофов чистая первичная продукция служит источником питания для представителей следующих трофических уровней. Потребители первичной продукции — консументы — образуют несколько (обычно не более 3—4) трофических уровней.

Консументы I порядка. Этот трофический уровень составлен непосредственными потребителями первичной продукции. В наиболее типичных случаях, когда последняя создается фотоавтотрофами, это растительноядные животные (*фитофаги*). Виды и экологические формы, представляющие этот уровень, весьма разнообразны и приспособлены к питанию разными видами растительного корма. В связи с тем, что растения обычно прикреплены к субстрату, а ткани их часто очень прочны, у многих фитофагов эволюционно сформировался грызущий тип ротового аппарата и различного рода приспособления к измельчению, перетиранию пищи. Это зубные системы грызущего и перетирающего типа у различных растительноядных млекопитающих, мускульный желудок птиц, особенно хорошо выраженный у зерноядных, и т. п. У растительноядных карповых рыб над глоточными зубами, на нижней поверхности мозгового черепа имеется особое образование — «жерновок», имеющий ороговевшую поверх-

ность; сочетание этих структур определяет возможность перемалывания твердой пищи. Грызущий ротовой аппарат свойствен многим насекомым и др.

Некоторые животные приспособлены к питанию соком растений или нектаром цветков. Эта пища богата высококалорийными, легкоусвояемыми веществами. Ротовой аппарат у питающихся таким образом видов устроен в виде трубочки, с помощью которой всасывается жидкая пища.

Приспособления к питанию растениями обнаруживаются и на физиологическом уровне. Особенно выражены они у животных, питающихся грубыми тканями вегетативных частей растений, содержащими большое количество клетчатки. В организме большинства животных не продуцируются целлюлозолитические ферменты, а расщепление клетчатки осуществляется симбиотическими бактериями (и некоторыми простейшими кишечного тракта).

Среди млекопитающих переработка клетчатки особенно специализирована у жвачных копытных, желудок которых имеет сложное строение (рис. 13.2). Наиболее объемистый его отдел — рубец — служит вместилищем, в котором проглоченный корм перемешивается со слюной и подвергается воздействию ферментов симбиотических бактерий и простейших. Продукты бактериологического сбраживания клетчатки (в основном летучие жирные кислоты — уксусная, янтарная, масляная) всасываются здесь же, в рубце. Оставшаяся часть растительной массы после вторичного пережевывания подвергается действию желудочного сока в другом отделе желудка — сычуге — и далее следует обычным путем через кишечник, последовательно обрабатываемая различными ферментами. При таком типе питания в кишечник наряду с растительной массой попадает большое количество бактерий и простейших, клетки которых служат источником белкового питания; кроме того, некоторые бактерии в рубце способны синтезировать белок из аммонийных солей и мочевины.

У других млекопитающих основным местом переработки клетчатки является толстая кишка, особенно ее слепой вырост. Химизм этих процессов сходен с пищеварением в рубце. У зайцеобразных и многих

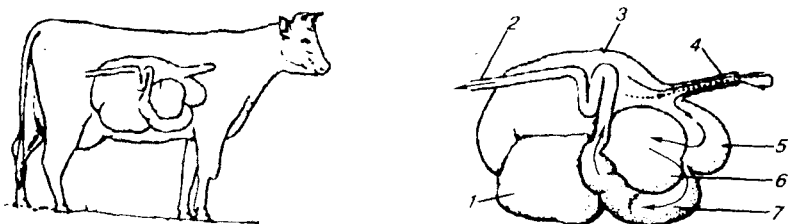


Рис. 13.2. Строение желудка жвачных копытных (по К. Шмидт-Нильсену, 1982):

1 — рубец, 2 — тонкая кишка, 3 — рубец, 4 — пищевод, 5 — сетка, 6 — книжка, 7 — сычуг

грызунов в связи с таким типом пищеварения выделяется два типа помета: первичный, который животные заглатывают, и вторичный, более сухой, который выводится из организма. Поедание первичного помета способствует утилизации содержащегося в нем белка (включая и бактериальные клетки), а может быть, и «подсеву» регулярно теряемой с экскрементами кишечной флоры. Аналогичным образом в области толстого кишечника и его слепых выростов идет переваривание клетчатки у питающихся растительными тканями птиц (куриные, гусеобразные, врановые и др.).

Переваривание клетчатки с участием бактерий и простейших широко распространено и среди беспозвоночных животных. У низших термитов эта функция осуществляется главным образом с помощью простейших (жгутиковые), у высших термитов и других групп большее значение имеют бактерии. Впрочем, среди беспозвоночных имеются и формы, продуцирующие собственные ферменты, расщепляющие клетчатку. Так, примитивные насекомые чешуйницы *Stenolepisma lineata* переваривают ее даже в условиях полного освобождения кишечника от бактерий (R. Lasker, A. Giese, 1956). Продукция целлюлолитических ферментов, возможно, свойственна моллюску *Teredo* («корабельный червь») и некоторым другим животным, питающимся древесиной.

Консументы частично используют пищу для обеспечения жизненных процессов («затраты на дыхание»), а частично строят на ее основе собственное тело, осуществляя таким образом первый, принципиальный этап трансформации органического вещества, синтезированного продуцентами. Процесс создания и накопления биомассы на уровне консументов обозначается как *вторичная продукция*.

Консументы II порядка. Этот уровень объединяет животных с плотоядным типом питания (*зоофаги*). Обычно в этой группе рассматривают всех хищников¹, поскольку их специфические черты практически не зависят от того, является ли жертва фитофагом, или плотоядна. Но строго говоря, консументами II порядка следует считать только хищников, питающихся растительноядными животными и соответственно представляющих второй этап трансформации органического вещества в цепях питания. Химические вещества, из которых строятся ткани животного организма, довольно однородны, поэтому трансформация при переходе с одного уровня консументов на другой не имеет столь принципиального характера, как преобразование растительных тканей в животные.

При более тщательном подходе уровень консументов II порядка следует разделять на подуровни соответственно направлению потока

¹ Понятие «хищничество» в данном случае используется в широком экологическом смысле как плотоядный тип питания, при котором животное-зоофаг, нападая на жертву, убивает ее.

вещества и энергии. Например, в трофической цепи «злаки — кузнечики — лягушки — змеи — орлы» лягушки, змеи и орлы составляют последовательные подуровни консументов II порядка.

Зоофаги характеризуются своими специфическими приспособлениями к характеру питания. Например, их ротовой аппарат часто приспособлен к схватыванию и удержанию живой добычи. При питании животными, имеющими плотные защитные покровы, развиваются приспособления для их разрушения. Таковы специализированные зубы («терка») скатов, раздавливающих панцири иглокожих и раковины моллюсков, или снабженные округлыми бугорками широкие коренные зубы каланов *Enhydra lutris*, питающихся преимущественно морскими ежами. Вороны и крупные чайки иногда, схватив твердую добычу (моллюски, крабы и т. п.), взлетают и с высоты бросают ее на землю; этот прием они повторяют до тех пор, пока раковина или панцирь не расколется. Возможно, что аналогичным образом поступают некоторые хищные птицы с черепахами (стервятники) или с костями крупных животных (бородач).

На физиологическом уровне адаптации зоофагов выражаются прежде всего в специфичности действия ферментов, «настроенных» на переваривание пищи животного происхождения. В опытах с собаками показано, что такая «настройка» может меняться: предварительное кормление растительными белками (хлеб) усиливает активность пепсина к этим белкам и уменьшает перевариваемость мяса (А.М. Уголев, 1958).

У некоторых насекомоядных млекопитающих и птиц в желудке обнаруживаются ферменты хитиназа и хитобиаза, гидролизующие хитин — сложный азотсодержащий углевод. Хитиназа найдена также в секрете желудочных желез и в панкреатическом соке ряда видов амфибий и рептилий. Обнаружен этот фермент и у водных позвоночных (круглоротые, оба класса рыб), особенно у видов, корм которых содержит много хитина. Происхождение хитиназы у рыб не совсем ясно: есть предположение, что она продуцируется симбиотическими бактериями (Т. Goodrich, R. Morita, 1977). По другим данным активность фермента в слизистой желудка выше, чем в его содержимом, что свидетельствует о секреции его пищеварительными железами. Хитинолитические ферменты известны и у ряда беспозвоночных (дождевые черви, некоторые формы ракообразные и моллюски); у многих из них продукция хитиназы связана с деятельностью бактерий-симбионтов.

Известен и ряд специфических приспособлений к питанию. Например, хищные моллюски, питающиеся представителями того же типа, «просверливают» их раковины с помощью концентрированных минеральных кислот, продуцируемых специальными железами. У кровососущих летучих мышей — вампиров — в секрете слюнных желез содержатся антикоагулянты, препятствующие свертыванию крови и

тем способствующие длительному питанию. Выделение антикоагулянтов свойственно также пиявкам и большому числу кровососущих членистоногих.

Консументы III порядка. Выделение этого уровня в достаточной степени условно. Обычно сюда тоже относят животных с плотоядным типом питания, чаще всего имея в виду паразитов животных и «сверхпаразитов», хозяева которых сами ведут паразитический образ жизни. Явление сверхпаразитизма побуждает и этот трофический уровень делить на подуровни. Но строго говоря, сюда относятся все животные, поедающие плотоядных животных, тогда как паразиты растительноядных форм должны рассматриваться как консументы II порядка.

Паразитизм — сложная и многообразная форма взаимоотношений, которая подробнее будет рассмотрена ниже (см. гл. 14). В самом общем виде паразитизм отличается от хищничества тем, что паразит не убивает свою «жертву» (хозяина), а длительно питается на живом объекте. Гибель хозяев происходит лишь при массовом и длительном заражении и в большинстве случаев невыгодна для паразита.

Деление биоценоза на трофические уровни представляет собой лишь общую схему. Действительные формы взаимоотношений сложнее. Например, существует много видов со смешанным питанием; такие виды могут одновременно относиться к разным трофическим уровням.

Переход биомассы с нижележащего трофического уровня на вышележащий связан с потерями вещества и энергии. В среднем считается, что лишь порядка 10 % биомассы и связанной в ней энергии переходит с каждого уровня на следующий. В силу этого суммарная биомасса, продукция и энергия, а часто и численность особей прогрессивно уменьшаются по мере восхождения по трофическим уровням. Эта закономерность сформулирована Ч. Элтоном (Ch. Elton, 1927) в виде правила *экологических пирамид* (рис. 13.3) и выступает как главный ограничитель длины пищевых цепей.

Трофические цепи и сети питания. Прямые пищевые связи типа «растение — фитофаг — хищник — паразит» объединяют виды в цепи питания или *трофические цепи* (рис. 13.1), члены которых связаны между собой сложными адаптациями, обеспечивающими устойчивое существование каждой видовой популяции.

Уже отмечалось, что каждый трофический уровень составлен не одним, а многими конкретными видами. Видовое разнообразие биоценологических систем — не случайное явление. Благодаря видоспецифичности питания увеличение числа видов в биоценозе определяет более полное использование ресурсов на каждом трофическом уровне. Это обстоятельство прямо связано с повышением полноты биогенного круговорота веществ.

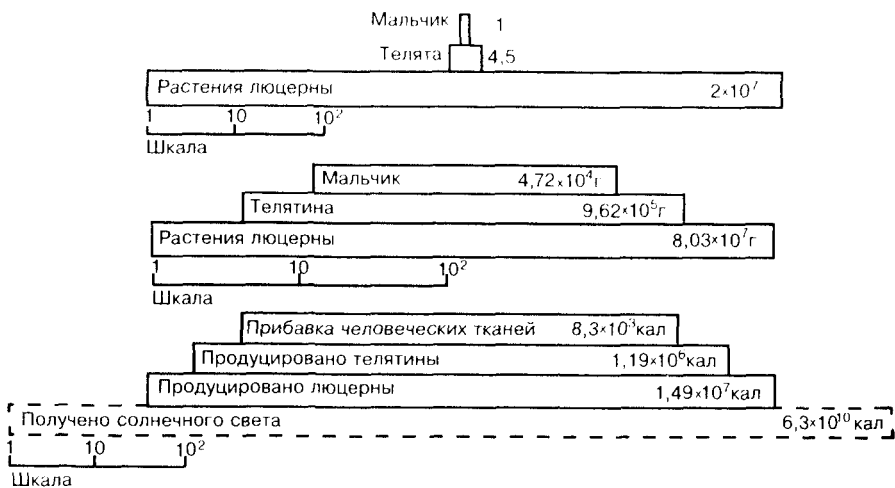


Рис. 13.3. Пример простой экологической пирамиды (по Ю. Одуму, 1975): вверху — пирамида чисел, в середине — биомассы, внизу — энергии. Данные приведены в расчете на 4 га за 1 год

Кроме того, увеличение видового разнообразия выступает как «гарантийный механизм», обеспечивающий надежность круговорота веществ как главной функции экосистем. Суть этого механизма заключается в том, что монофагия — питание лишь единственным видом пищи — встречается в природе редко; многочисленны и олигофаги, набор объектов питания которых включает небольшое число экологически сходных видов. Большинство животных использует в пищу более или менее широкий набор кормовых объектов. В результате помимо прямых «вертикальных» пищевых связей возникают боковые, объединяющие потоки вещества и энергии двух и более пищевых цепей. Простейший пример таких связей приведен на рис. 13.1. Таким путем формируются *пищевые (трофические) сети*, в которых множественность цепей питания выступает как приспособление к устойчивому существованию экосистемы в целом: «дублирование» потоков вещества и энергии по большому числу параллельных трофических цепей поддерживает непрерывность круговорота при всегда вероятных нарушениях отдельных звеньев пищевых цепочек.

Таким образом, многочисленность и разнообразие видового состава биоценоза выступает как важный механизм поддержания его целостности и функциональной устойчивости. Именно на этом основывается актуальность проблемы биологического разнообразия, разрабатываемой в настоящее время на уровне международной комплексной программы.

То обстоятельство, что в пищевых сетях обычны «горизонтальные» связи, объединяет животных одного трофического уровня наличием

общих объектов питания. Это означает возникновение пищевой конкуренции между различными видами в составе сообщества. Сильная пищевая конкуренция невыгодна для биоценоза в целом; в процессе эволюционного становления экосистем либо часть видов вытеснялась из состава сообщества, либо формировались межвидовые отношения, ослабляющие силу конкуренции.

Возможности ослабления пищевой конкуренции в значительной мере определяются такими ее показателями, как объем и напряженность (А.А. Шорыгин, 1952). *Объем конкуренции* определяется числом видов пищи, общих для конкурентов. В этом аспекте ослабление конкуренции может идти через расширение пищевого спектра одного или нескольких конкурирующих видов: увеличение набора кормовых объектов ведет к снижению доли их, совпадающей с пищевым спектром другого вида, т. е. к уменьшению относительного объема конкуренции. Расхождение в питании возможно и на базе совпадающих объектов питания, если отличаются предпочитаемые корма формально конкурирующих видов; фактически это также уменьшает объем конкуренции. Наиболее эффективный путь выхода из конкуренции через уменьшение ее объема — высокая специализация в питании, приводящая к расхождению кормовых спектров.

Напряженность конкуренции определяется соотношением потребности в данном виде корма для видов-конкурентов и ее обилием в природе. Например, очень важное место в питании околводных грызунов (бобр, ондатра, водяная полевка) занимают тростник и осоки. Но эти виды растений представлены в природе сплошными зарослями с высокой биомассой и продуктивностью. Поэтому практически обеспечиваются запросы всех обитающих в таких условиях видов, и конкуренция их принимает формальный характер и не приводит к реальным негативным взаимоотношениям. Подобным же образом практически не возникает конкуренция между различными видами чаек и чистиковых, огромными стаями питающихся на массовых скоплениях криля или на косяках рыб. В случае же совпадения лимитированных по биомассе кормовых ресурсов напряженность конкуренции резко возрастает и может стать причиной вытеснения менее конкурентоспособных видов из состава сообщества.

Соотношение объема и напряженности определяет общую *силу конкуренции*; этот параметр лежит в основе конкретного проявления различных форм взаимоотношений между конкурирующими видами. Подробнее эти отношения рассматриваются в гл. 14.

При ослабленной силе конкуренции система «горизонтальных» связей выгодна для биоценоза: как уже говорилось, на ее основе увеличивается надежность функционирования экосистем; сложная комбинация прямых и косвенных трофических связей объединяет все виды биоценоза в единое функциональное целое.

Цепи разложения. Все рассмотренные выше процессы связаны с синтезом и трансформацией органического вещества в трофических сетях и характеризуются собой так называемые *цепи выедания* или «*пастьбищные цепи*». Процессы поэтапной деструкции и минерализации органических веществ обычно выводятся в отдельный блок трофической структуры, называемый *цепями разложения* (или детритными цепями).

Вычленение детритных цепей связано прежде всего с тем, что минерализация органики практически идет на всех трофических уровнях: и растения и животные в процессе метаболизма редуцируют органическое вещество до диоксида углерода и воды; эти продукты выводятся в окружающую среду так же, как и минеральные соли (последнее особенно свойственно животным). Детритные цепи начинаются с разложения мертвой органики особыми группами консументов — сапрофагами. Животные-сапрофаги механически, а отчасти и химически разрушают мертвое органическое вещество, подготавливая его к воздействию редуцентов. В наземных экосистемах этот процесс сосредоточен преимущественно в подстилке и в почве.

Наиболее активное участие в разложении мертвого органического вещества принимают почвенные беспозвоночные животные (членистоногие, черви) и микроорганизмы. Процесс деструкции идет последовательно, «волны» сапрофагов сменяют друг друга в соответствии с видоспецифичным типом питания (рис. 13.4). Крупные сапрофаги

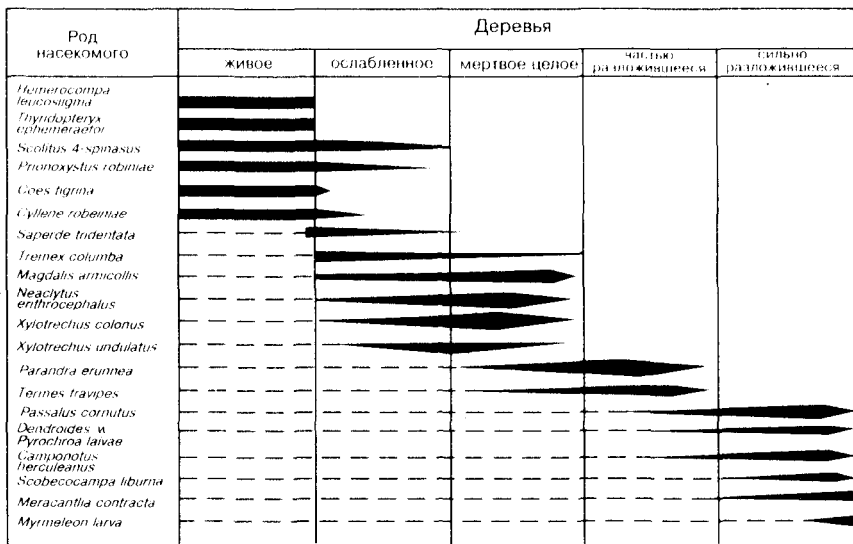


Рис. 13.4. Последовательная смена насекомых, поражающих стволы деревьев на разных стадиях разложения древесины (из Д.Н. Кашкарова, 1944)

(например, насекомые) лишь механически разрушают мертвые ткани, они не являются собственно редуцентами, но готовят субстрат для организмов (прежде всего бактерий и грибов), осуществляющих процессы минерализации. Кроме того, бактерии-симбионты способствуют превращению сложных органических веществ в более простые, как бы «встраиваясь» в уровень консументов.

Сообщества организмов-сапрофагов отличаются относительно малой жесткостью организации: в их формировании большое значение имеют стохастические процессы, отдельные виды легко взаимозаменяемы, велика роль внешних факторов и конкурентного исключения (Н.М. Чернова, Н.А. Кузнецова, 1986).

Таким образом, на уровне консументов происходит разделение потока органического вещества по разным группам потребителей: живое органическое вещество следует по цепям выедания, а мертвое — по цепям разложения. В наземных биоценозах цепи разложения имеют очень большое значение в процессе биологического круговорота; в них перерабатывается до 90 % прироста биомассы растений, попадающей в эти цепи в виде опада. В водных экосистемах большая часть вещества и энергии включается в пастбищные цепи.

13.2. ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА БИОЦЕНОЗОВ

Определение биоценоза как системы взаимодействующих видов, осуществляющей цикл биогенного круговорота, предусматривает минимальный пространственный объем этого уровня биосистем. Так, неправильно говорить о «биоценозе пня», «биоценозе норы суслика» и т. п., поскольку комплексе организмов такого уровня не обеспечивает возможность полного цикла круговорота. Но такой подход не ограничивает «верхний порог» понятия биоценоза: полный круговорот веществ может осуществляться в пространственных границах разного масштаба. Р. Гессе (R. Hesse, 1925) дал практически первую систему деления биосферы на соподчиненные зоны жизни. В качестве наиболее крупного подразделения он выделил *биоциклы*: суша, морские водоемы и пресные воды. Они подразделяются на *биоохоры* — крупные пространственные участки биоцикла, охватывающие серию однородных ландшафтных систем (пустыня, тундра и т. п.). Позднее этот термин практически полностью был вытеснен введенным Л.С. Бергом (1913, 1931) понятием «*ландшафтная зона*». Оба эти подразделения отвечают формальным критериям биоценоза, но не рассматриваются как таковой. Пространственным границам биоценоза соответствует понятие *биотоп* — подразделение биоохора (ландшафтной зоны), характеризующееся единым типом растительного покрова (фитоценоза). В этом отношении наиболее четкий подход проявляется в формулировке введенного В.Н. Сукачевым понятия «*биогеоценоз*»: «Биогеоценоз — это экосистема в границах фитоценоза» (Е.М. Лавренко, Н.В. Дылис,

1968, с. 159). В большинстве случаев представление о биоценозе (экосистеме) связывается именно с таким пространственным масштабом.

Видовые популяции в составе биоценоза закономерно располагаются не только по площади, но и по вертикали в соответствии с биологическими особенностями каждого вида. Благодаря этому экосистема всегда занимает определенное трехмерное пространство; соответственно и межвидовые взаимоотношения имеют не только функциональную, но и пространственную направленность.

В водных экосистемах крупномасштабная вертикальная структура задается в первую очередь внешними условиями. В пелагиали определяющими факторами оказываются градиенты освещенности, температуры, концентрации биогенов и др. На больших глубинах действует фактор гидростатического давления, в донных биоценозах к этому добавляется разнородность грунтов, гидродинамика придонных слоев воды. Особенности вертикальной структуры выражаются в специфике видового состава, смене доминирующих видов, показателей биомассы и продукции. Так, в северо-западной части Тихого океана четко прослеживается вертикальная смена доминирования у видов гидромедуз: в поверхностном слое (50—300 м) преобладает *Aglantha digitale*, в слое 500—1000 м — *Crossota brunea*, а еще глубже — *Botrynema bruceu*. В пресноводных водоемах к придонным слоям тяготеют популяции личинок комаров рода *Chaoborus*, а к поверхностным — рода *Culex*. Фотосинтезирующие водоросли приурочены к верхним, лучше освещенным горизонтам, что формирует вертикальные потоки вещества и энергии, связывая сообщества эуфотической зоны с глубоководными биоценозами, жизнь которых основывается на аллохтонной (привнесенной извне) органике (А.С. Константинов, 1986).

В наземных экосистемах основной фактор, создающий вертикальную структуру, имеет биологическую природу и связан с расчленением растительных сообществ по высоте. Особенно четко это выражено в лесных фитоценозах, вертикальная структура которых выражена в виде *ярусности*. Верхний ярус представлен древесными породами, далее следуют ярусы кустарников, кустарничков, травянистых растений и наземный моховой покров. В разных типах леса эта схема выражена неодинаково. Так, в широколиственных лесах вычленяется несколько древесных ярусов, составленных видами с разной высотой деревьев, а также ярус подлеска (кустарники и низкорослые деревья); травянистая растительность тоже может формировать 2—3 яруса. Подрост молодых деревьев образует группировки, меняющиеся по высоте по мере роста. Подземные части растений в свою очередь образуют несколько ярусов.

С позиции биогеоценологии ярус — сложная материально-энергетическая система, на базе которой дифференцируется ряд элементарных вертикальных слагаемых (Н.В. Дылис и др., 1964).

Ярусность выражена и в травянистых фитоценозах, определяя и вертикальную дифференциацию распределения животных и микроорганизмов в наземной части сообщества. Уже отмечалось, что вертикальная структура наземных экосистем тесно связана с их функциональной активностью: пастбищные цепи концентрируются преимущественно в наземной части биоценозов, а цепи разложения — в подземной их части.

Горизонтальная структура биоценозов выражена их *мозаичностью* и реализуется в виде неравномерного распределения популяций отдельных видов по площади. Это определяется, с одной стороны, особенностями биотопов — неодинаковостью почвенно-грунтовых условий, микроклимата и т. п., — а с другой — взаимоотношениями отдельных видов как внутри их популяций, так и между собой. На этой основе формируются разного рода группировки, в которых видовые популяции связаны между собой более тесными функциональными отношениями, чем с остальной частью биоценоза. В наземных биоценозах наиболее функционально значимы консорции¹ — группировки видов-автотрофов и гетеротрофов, возникающие на основе тесных пространственных и трофических связей. Характерным для таких группировок является то обстоятельство, что они обычно формируются на основе особой одного вида, обладающего средообразующим действием. Основной консорции может быть, например, сосна со всеми связанными с ней видами микроорганизмов, микоризных грибов, лишайников, насекомых, птиц и т. д. Детерминантом консорции может оказаться и гетеротрофный организм («биоценоз» норы песчанки, «паразитоценоз» — комплекс паразитов, использующих одного хозяина). По биологической роли в консорциях различаются детерминанты и собственно консорты, связанные с конкретной особью вида-детерминанта; выделяются также «суперконсорты», связанные с популяцией детерминанта. Консорции связаны между собой в биоценотической системе через популяции видов, не являющихся собственно консортами, но вступающих в различные формы отношений с отдельными внутробиоценотическими группировками.

Внутри фитоценозов выделяются элементарные группировки — *парцеллы*, которые можно рассматривать как комплексные части биогеоценоза, отличающиеся друг от друга как радиальным (горизонтальным) сложением элементов, так и спецификой радиально направленного материально-энергетического обмена. Парцеллярные, т. е. элементарные, группировки выделяют и в популяциях животных. Парцеллярная структура лесного биогеоценоза определяет сложность его внутреннего строения и многообразие форм круговорота веществ и энергии в его пределах (Н.В. Дылис и др., 1964).

¹ От лат. *consortium* — сообщество.

На основе сложной внутренней структуры биоценоза видовые популяции, входящие в его состав, вступают во взаимоотношения, не имеющие прямого отношения к трофическим связям. Таковы, например, *топические связи*, прямо вытекающие из пространственной структуры системы. К этой категории взаимоотношений относится борьба за место для поселения, конкуренция животных за убежища. Как и в случае пищевой конкуренции, эволюция биоценологических систем приводила либо к вытеснению ряда видов из состава сообщества, либо к формированию отношений, снижающих силу конкуренции. В принципе и в этом случае основа сосуществования может определяться либо расширением круга пригодных для заселения биотопов (*эвритопность*), что облегчает пространственное размещение, либо высокой степенью специализации (*стенотопность*), что уменьшает число конкурентов. По такому пути пошли, например, пищухи *Certhia familiaris* — птицы, строящие гнезда в узких клинообразных щелях в стволах деревьев и потому практически не имеющие конкурентов по линии выбора мест для гнездования.

С другой стороны, на почве использования пространства возникает сложная система топических связей позитивного характера, создающих возможность формирования более полночленных и разнообразных по видовой структуре биоценозов. Речь идет прежде всего о средообразующей роли отдельных видов и их группировок в экосистемах. Известна роль растительности в формировании мезо- и микроклимата. Лесная опушка, например, резко снижает силу ветра, что прямо сказывается и на температурных условиях и режиме влажности в глубине леса. Кроны деревьев, перехватывая солнечные лучи, также влияют на температурный режим, освещенность и влажность. Архитектоника кроны открывает возможность поселения большого числа организмов из разных таксонов; особые условия для поселения предоставляют стволы деревьев. Как доноры физиологически активных веществ, растения создают вокруг себя биохимическую среду, влияющую на другие виды, растущие по соседству. Обмен продуктами жизнедеятельности происходит в ризосфере растений и является одним из механизмов формирования «фитогенного поля», столь важного в образовании пространственной структуры ценопопуляций.

Заросли тростников и водной растительности, снижая течение и силу ветра, также создают условия для поселения ряда видов животных, для которых существование на открытых водоемах невозможно. В водных экосистемах скопления водорослей выступают как субстрат для поселения многих видов беспозвоночных животных, а также как убежища, в которых находят укрытие разные виды рыб и других животных.

Животные, строя норы, гнезда и другие сооружения, создают убежища с благоприятным микроклиматом, которые могут использо-

вать и другие виды. Достаточно упомянуть виды птиц-дуплогнездников, использующих дупла, выдолбленные дятлами. Нора млекопитающих привлекает целый ряд видов членистоногих, амфибий и других животных, использующих их наряду с хозяевами (синойкиа).

Строительная деятельность животных может иметь и более широкий биоценотический эффект. Так, колонии песчанок и других грызунов через изменение почвенных условий, связанное с их роющей деятельностью, определяют динамику состава и структуры фитоценозов. Плотины бобров изменяют гидрологические свойства лесных рек и ручьев, что вместе с выборочным питанием ведет к изменению растительности в зоне бобровых прудов, образованию аллювиальных кос ниже плотин, заилению затопленных участков леса и т. д. Бобровые пруды создают особые условия и для жизни животных; формируется комплекс водных и околотовных сообществ, не свойственных исходному типу биоценоза. После ухода бобров (что случается регулярно) пруды высыхают, что в свою очередь вызывает изменения характера растительности и животного населения.

Строительная деятельность животных в существенной степени определяется особыми межвидовыми отношениями, которые известный эколог В.Н. Беклемишев назвал *фабрическими связями*¹ (В.Н. Беклемишев, 1951). Они выражаются в использовании для создания различных сооружений частей тела других организмов, их выделений, а иногда и целых живых особей. Наиболее широко распространенная форма фабрических связей — использование в строительной деятельности различных растительных материалов: стеблей трав, мха, лишайников, веток деревьев и т. д. При сооружении жилищ широко используется шерсть млекопитающих, перья и пух птиц, раковины моллюсков и т. п. Именно так сооружаются гнезда птиц, «домики» ручейников, так изготавливается выстилка в норах млекопитающих. Некоторые тропические древесные лягушки сворачивают крупные листья в виде воронки, в которой накапливается дождевая влага, и используют их для откладки икры. Тесные фабрические связи характерны для муравьев и хвойных деревьев, опад которых составляет основу строительного материала муравейников.

В.Н. Беклемишев в системе биоценотических отношений выделил также *форические связи*², выражающиеся в расселении (распространении) одного вида другим. Такие связи формируются, например, между крупными водными позвоночными и поселяющимися на их теле организмами-обрастателями (гидроидные полипы, некоторые моллюски, водоросли и др.). Летающие насекомые могут переносить на себе большие скопления гамазовых клещей от одного места их кормления

¹ От лат. fabrico — изготавливать, производить.

² От лат. foras — вне, за пределами.

(трупы, помет) до другого. Рак-отшельник «транспортирует» своего сожителя-актинию. Показано, что совершающие весеннюю миграцию амбистомы способны транспортировать на своем теле двустворчатых моллюсков *Pisidium adansi*.

Описаны и другие формы форических связей. Так, наблюдения в эстуарии Пунта-Моралес (Коста-Рика) показали, что целый ряд организмов связан с плавающими мангровыми листьями. Особенно многочисленны были крабы (77,8%), креветки и др. Прикрепление к дрейфующим листьям, особенно выраженное во время прилива, уменьшает риск гибели от хищников и минимизирует затраты энергии на переселение из одного биотопа в другой (I. Wehrtmann, A. Ditte, 1990). Сложные формы форических связей образуются по линии распространения животными пыльцы и семян растений; эти отношения будут подробнее рассмотрены в гл. 14.

13.3. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ НИШИ

Как уже говорилось, каждый вид представлен в биоценозе конкретной популяцией. Ее положение в составе экосистемы определяется, с одной стороны, набором требований к абиотическим условиям, а с другой — комплексом связей с популяциями иных видов и формой участия в общих функциях биоценоза. Длительное существование в составе единого многовидового сообщества привело к эволюционному становлению такой системы взаимоотношений, при которой каждый вид пространственно и функционально занимает определенное положение в составе биоценоза. Это его положение рассматривается как *экологическая ниша вида*.

Представление об экологической нише было впервые высказано американским зоологом Дж. Гриннелом (J. Grinnell, 1914), который подходил к этому понятию преимущественно с позиций места, занимаемого видовой популяцией в пространстве («пространственная ниша» в более поздней терминологии), и в некоторой степени его биологических потребностей. Такой подход соответствовал натуралистическому, описательному аспекту экологических исследований того времени и представляет, по сути дела, аутоэкологическую концепцию, мало связанную с изучением экосистемного уровня организации.

Гораздо более известна концепция Ч. Элтона (Ch. Elton, 1927), который под понятием «экологическая ниша» подразумевал тип питания вида, т. е. его место в трофических цепях. Современное представление о трофической нише связано именно с трактовкой Ч. Элтона.

Наиболее полно проблема экологической ниши разработана Дж. Хатчинсоном (G. Hutchinson, 1957), который первым сформулировал это понятие как представление о всей сумме связей организмов данного вида с абиотическими условиями среды и с другими видами живых организмов. Эта концепция представляет экологическую нишу

как многомерное пространство («гиперпространство»), по каждой из многочисленных осей которого отложены пределы требований вида к отдельным экологическим факторам. Объем многомерного пространства, соответствующего требованиям вида к среде, Дж. Хатчинсон назвал *фундаментальной нишей*, а реальное положение видовой популяции в конкретной экосистеме — *реализованной нишей*. Реализованная ниша, как правило, меньше фундаментальной, поскольку в каждом биоценозе часть подходящих для вида условий либо отсутствует, либо не может быть реализована в первую очередь из-за всегда имеющих место конкурентных взаимоотношений. Именно это обстоятельство привело к тому, что во многих исследованиях понятие об экологической нише рассматривается с позиций выявления конкурентных отношений, а иногда даже как мера конкурентности. В частности, изучается проблема перекрывания ниш, а иногда и само понятие ниши связывается с «экологическим пространством» вида, в котором он не имеет конкурентов (А.М. Гиляров, 1978).

Рассмотренные концепции довольно четко определяют место вида в биоценотической системе, но сохраняют при этом преимущественно аутоэкологический оттенок проблемы — во главу угла ставится вопрос о требованиях вида к комплексу абиотических и биотических условий. В то же время обратное влияние вида на биоценоз остается как бы на втором плане. В связи с этим особое положение занимает позиция Ю. Одума (E. Odum), который специально подчеркивает значение экологической ниши в определении функционального участия вида в составе экосистемы. Ю. Одум вкладывает в понятие ниши тройственный смысл: физическое пространство, занимаемое видовой популяцией, место вида в системе градиентов внешних факторов и его функциональная роль в экосистеме. По Ю. Одуму, «экологическая ниша некоторого организма зависит не только от того, где он живет, но и от того, что он делает (как он преобразует энергию, каково его поведение, как он реагирует на физическую и биологическую среду) и как он ограничен другими видами» (Ю. Одум, 1975). Этот исследователь образно определил экологическую нишу как «профессию» вида в сообществе. Представляется, что такая позиция наиболее точно определяет понятие экологической ниши как интегрированного выражения места вида в биоценозе.

Жизнь в определенных условиях создает в процессе эволюции комплекс видовых приспособлений, обеспечивающих успешное выживание и воспроизведение в данной экологической нише. В этом случае говорят о *жизненных формах* различных видов. Жизненные формы организмов, занимающих одинаковые экологические ниши, могут быть причиной морфологического сходства представителей таксономически неродственных видов. Классический пример такого сходства «ихтиозавр — тунец — дельфин» объединяет быстро плавающих

обитателей водных пространств. Жизненная форма животного-земле-роя сближает, например, крота, слепыша и даже насекомое медведку.

Известно явление *экологического викариата*, выражающееся в том, что в различных экосистемах аналогичные экологические ниши могут быть заняты разными видами. Это явление может иметь географический масштаб, но может проявляться и на уровне различных биоценозов. Так, разные виды дятлов часто занимают сходные экологические ниши в разных типах леса.

Представление о жизненных формах возникло давно и вначале развивалось в ботанике. Еще А. Гумбольдт различал «растительные формы» пальм, бананов, мимоз, иглолистных, кактусов, лиан и др. Сам термин был введен в 1884 г. Е. Вармингом, подчеркнувшим адаптивный смысл этого понятия.

Классификация жизненных форм затрудняется разнообразием и комплексностью факторов, определивших их становление. Поэтому построение «системы» жизненных форм зависит в первую очередь от того, какие экологические вопросы должна «высветить» эта система. Можно, например, говорить о жизненных формах автотрофов, фототрофов (макроконсументов) и сапротрофов или микроконсументов (Ю. Одум, 1975). С таким же правом можно строить классификацию жизненных форм по обитанию в разных средах (водные организмы — наземные — обитатели почв), по типам передвижения (плавающие — бегающие — лазающие — летающие и др.), по характеру питания и другим признакам.

Датский ботаник Кристен Раункиер (К. Raunkiaer, 1934) построил классификацию высших растений по положению почек или верхушечных побегов во время неблагоприятных сезонов года: у *фанерофитов* почки возобновления расположены высоко (более 30 см) над землей, у *хамеофитов* — невысоко или у самой поверхности земли, у *гемикриптофитов* — на почве или в ее поверхностном слое, у *криптофитов* — в почве или под водой; у *терофитов* возобновление идет только семенами (рис. 13.5). Основанная на этих признаках система жизненных форм неплохо отражает суммарную приспособленность к неблагоприятным условиям.

И.Г. Серебряков разработал более комплексную систему, включающую разные аспекты жизненных форм, образующих соподчиненные группы. Так, им введено четыре отдела: древесные растения, полудревесные, наземные травы и водные травы. Каждый отдел включает несколько типов, которые в свою очередь подразделяются на классы, подклассы, группы и т. д. — до собственно жизненных форм (И.Г. Серебряков, 1962; Т.И. Серебрякова, 1974).

Столь же различны подходы к классификации жизненных форм животных. Так, Д.Н. Кашкаров (1944) приводит серию классификаций, построенных на разных основах: по отношению к климату (холодно-

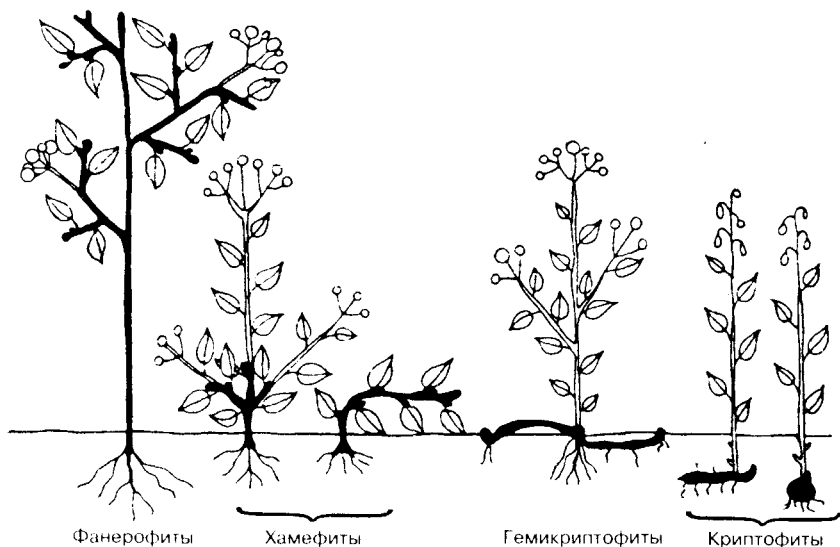


Рис. 13.5. Жизненные формы растений по К. Раункиеру (из Р. Риклефса, 1979). Незачерненные на рисунке части растений отмирают на время неблагоприятного периода, а зачерненные сохраняются и на следующий год возобновляют рост

кровные и теплокровные с рядом иерархических подразделений в каждом из этих вариантов), по местам обитания и связанным с этим типам передвижения (плавающие, роющие, наземные, древесные, воздушные — также с внутренними подразделениями), по типам питания, по месту размножения. Имеются попытки классифицировать животных по типам пищедобывательной деятельности, по ярусности пространственного распределения и т. д.

При всем разнообразии в подходах к классификации жизненных форм они в любом случае отражают «нишевую структуру» биоценозов как комплексную характеристику пространственных и функциональных связей составляющих их видов.

Сложность общей структуры биоценоза («количество ниш» в нем) существенно зависит от степени гетерогенности абиотической среды (биотопа). Для животных аналогичное значение имеет и степень сложности фитоценоза — его видовой состав, ярусность и др. Чем сложнее условия, тем большее количество отличающихся по биологическим особенностям видов могут освоить данный биотоп. Соответственно возрастает биологическое разнообразие биоценоза, т. е. число занятых экологических ниш. Как правило, такое возрастание биологической сложности состава экосистем связано с уменьшением объема экологических ниш, т. е. с повышением экологической специализации видов. Иными словами, повышение уровня биологического разнообразия выражается в возрастании числа видов, из которых строится

биоценоз, а уменьшение объема ниш каждого вида ведет к ограничению их численности. Немецкий эколог А. Тинеманн обобщил эту закономерность, отметив, что в благоприятных условиях высоко число видов, но каждый из них представлен относительно небольшим числом особей; в неблагоприятных условиях это соотношение меняется на обратное («правило числа видов и числа особей»).

Аналогичная картина может возникать и как результат длительного эволюционного становления биоценозов: эволюция на снижение конкурентных отношений связана с возникновением специализации, т. е. с уменьшением объема ниши каждого вида и соответствующим снижением численности специализированных видов. Например, относительно молодые (сформировались в послеледниковое время) биоценозы тайги представлены древостоями немногих видов с огромным числом отдельных деревьев, тогда как тропические леса отличаются обширным набором видов, каждый из которых насчитывает относительно малое число особей. То же относится к животному населению этих типов биоценозов. Известно летучее выражение А. Уоллеса о том, что в тропических лесах легче за день поймать по одной бабочке ста видов, чем сто бабочек одного вида.

Следует отметить, что «нишевая» структура биоценозов открывает возможность некоторой свободы в формировании сообщества: биологически сходные виды могут в известной степени замещать друг друга в разных экосистемах. Степень «жесткости» видового состава биоценозов, возможность замещения сходных ниш разными видами зависит от возраста данной экосистемы и связанного с ним становления сложных облигатных взаимосвязей между конкретными видами.

Глава 14

ОСНОВНЫЕ ФОРМЫ МЕЖВИДОВЫХ СВЯЗЕЙ В ЭКОСИСТЕМАХ

Межвидовые отношения в конкретных биоценозах реализуются через сложные формы взаимодействия популяций разных видов. В основе их, как уже отмечено, лежат трофические связи, обеспечивающие осуществление биологического круговорота как генеральной функции экосистем. Но длительное сосуществование многих видов привело к тому, что на базе прямых трофических отношений сформировался комплекс связей иного рода, и в составе сложившихся экосистем эти вторичные связи имеют не менее важное биологическое значение и повышают степень «жесткости», обязательности определенной видовой структуры биоценозов.

В общей форме говорят о межвидовых отношениях типа антибиоза, нейтрализма и симбиоза. *Антибиоз* — крайнее выражение конкурентных отношений, при котором какой-либо вид полностью препятствует

возможности поселения особей других видов в пределах определенной зоны влияния. Антибиоз поддерживается главным образом химическим воздействием на потенциальных конкурентов и в наиболее полном виде свойствен ряду видов грибов и прокариот. Так, в период «цветения» цианобактерии выделяют свыше 10 различных веществ, подавляющих развитие других организмов, в частности зеленых водорослей. Это приводит к тому, что в ряде водоемов фототрофный планктон представлен исключительно этими организмами. Не менее яркий пример антибиоза представляет деятельность ряда видов почвенных грибов, продуцирующих бактерицидные вещества. Некоторые из них стали основой промышленного производства антибиотиков.

Нейтрализм — тип отношений между видами, при котором они не формируют сколько-нибудь значимых форм прямых взаимодействий. Виды, характеризующиеся таким типом взаимоотношений, не оказывают друг на друга заметного биологического воздействия. Как ни парадоксально это выглядит на первый взгляд, примеры такого типа отношений обнаруживаются нелегко: сложность биоценологических взаимосвязей приводит к тому, что большинство видов хотя бы косвенно влияют друг на друга. Например, такие лесные животные, как мелкие грызуны, землеройки, белки, дятлы, не связаны в составе биоценоза непосредственными отношениями, но все зависят от запаса семян хвойных пород. На этой основе они косвенно связаны друг с другом. Так, запас доступных для землероек семян зависит от количества шишек, доживших до естественного выпадения семян. Мышевидные грызуны, напротив, связаны с деятельностью дятлов и белок, сбрасывающих шишки на землю. Между белками, дятлами и клестами связь более прямая, близкая к конкурентной. Чаще всего нейтрализм встречается в отношениях между видами, не принадлежащими к смежным трофическим уровням.

*Симбиоз*¹ — система отношений, при которой формируются тесные функциональные взаимодействия, выгодные для обоих видов (*мутуализм*²), или только для одного из них (*комменсализм*³). В наиболее выраженной форме мутуализма взаимная зависимость взаимодействующих видов столь высока, что они не могут нормально существовать изолированно. Уже упоминалась роль симбиотических связей фитотрофов с кишечными бактериями. Симбиотические отношения широко распространены в природе.

Как бы переходной формой от нейтрализма к мутуализму является комменсализм — взаимосвязи, выгодные для одного из взаимодействующих видов и нейтральные для другого. Примером комменсализма

¹ От греч. symbiosis — совместная жизнь.

² От лат. mutuus — взаимный.

³ От лат. com — вместе, mensa — трапеза.

могут быть рыбы-прилипалы, которые, присасываясь к акуле, не только вступают с ней в форические связи, но и питаются остатками ее пищи. Гидроидный полип *Hydrichthys cuclothoni* поселяется на коже рыб вблизи анального отверстия и питается экскрементами. Комменсализм часто проявляется наряду с обитанием в общих убежищах (синойкия). Примером синойкии могут быть «сообитатели» нор грызунов, использующие благоприятный микроклимат и питающиеся остатками пищи хозяев, их экскрементами, шерстью и др. В норах большой песчанки *Rhombomys opimus*, например, зарегистрировано 212 видов «квартирантов»: млекопитающие, птицы, рептилии, амфибии, моллюски, насекомые, клещи, черви и др.

Перечисленные принципиальные формы биоценологических связей реализуются в виде взаимодействия конкретных видов в структуре отдельных биоценозов. Как уже подчеркивалось, все сложные и динамичные формы биоценологических связей складывались на протяжении длительной истории экосистем и в процессе эволюции сопровождалась формированием комплекса взаимных адаптаций, оптимизирующих устойчивые взаимодействия популяций разных видов.

14.1. ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ВИДОВ СМЕЖНЫХ ТРОФИЧЕСКИХ УРОВНЕЙ

На основе прямых трофических связей в пищевых цепях могут осуществляться и другие важные биологические функции. Так, животные, питаясь семенами, способствуют распространению растений в пространстве. Большое количество остатков пищи, накапливающихся на местах кормления фитофагов, ускоряет биологический круговорот биомассы. Паразитирование часто бывает связано с переносом болезнетворных организмов. В результате чисто трофические связи «обрастают» системой вторичных взаимодействий, имеющих не менее важное биологическое значение.

Взаимоотношения растений и животных. Уже упомянутая функция распространения семян животными-фитофагами достаточно сложна. На базе семянодного питания формируются «встречные» адаптации животных и тех видов растений, которыми они питаются. В связи с этим наибольшую роль в расселении играют виды животных, не специализированные по питанию семенами: в их пищеварительном тракте не все проглоченные семена измельчаются и утилизируются; довольно существенное количество их выводится с экскрементами в пригодном для прорастания виде. Специализация на семянодном типе питания сопряжена с выработкой приспособлений, повышающих эффективность переваривания; соответственно снижается роль таких видов в распространении семян. Показано, например, что такие типично зерноядные птицы, как воробьи, переваривают семена клевера полностью, а у более всеядных грачей примерно треть съеденных семян выводится пригодными для прорастания.

Растения в процессе эволюции реагировали на регулярное потребление семян формированием более плотных оболочек, препятствующих перевариванию. В ряде случаев адаптация растений к зоохории (распространение с помощью животных) зашла так далеко, что у семян, прошедших через кишечник и подвергшихся действию пищеварительных соков, повышается всхожесть. Выяснено, например, что всхожесть семян борщевика *Heracleum laciniatum*, взятых из экскрементов медведя гризли, достигает 65 %, у тех же семян, перезимовавших в замороженных экскрементах, — даже 85 %, тогда как у семян, собранных с растений, всхожесть была соответственно 38 и 52 % (R. Applegate et al., 1979).

Формирование плодов, привлекательных для животных, также есть выражение приспособления к зоохории. Плодоядные животные не специализированы на переваривании семян и потому способствуют их эффективному расселению. Опыты с семью видами птиц показали, что при поедании плодов прохождение семян через кишечник увеличивает вероятность прорастания и уменьшает срок между посевом и прорастанием (I. Izhaki, U. Safriel, 1990).

В распространении семян особенно большую роль играют млекопитающие и птицы. При этом их участие не ограничивается потреблением семян в пищу. Ряд видов создают запасы семян, которые используют в течение зимы. Оставшиеся в местах запасаения семена весной прорастают. Наблюдения за сойками *Cyanocitta cristata* показали, что собранные этими птицами для запасаения желуды отличаются лучшей всхожестью; в то же время сойки запасают их больше, чем могут использовать. Запасы желудей делают и другие виды соек; полагают, что эти птицы сыграли большую роль в продвижении дубов на север в послеледниковый период (W. Johnson, C. Adkisson, 1986).

В качестве распространителей семян известны и другие животные. Так, обладающие цепляющимися шипами семена череды поникшей *Bidens cernua* распространяются хвостатыми амфибиями р. *Ambistoma*; в Испании отмечено, что черепаха *Testudo graeca* питается растениями не менее 50 видов, из которых три вида повышают всхожесть после прохождения через пищеварительный тракт.

Подобным же образом могут расселяться споры грибов. В кишечнике мелких грызунов они задерживаются на время, достаточное для высевы в местах, удаленных от места кормления. Из исследованных в США мелких млекопитающих у 309 видов отмечено распространение спор грибов-микоризообразователей — явление, играющее существенную роль в биоценологических связях.

Можно предположить, что и опыление цветковых растений животными имеет в своей основе трофические связи в виде питания пыльцой. Уничтожение большого количества пыльцы «невыгодно» растениям, в то же время эффективное перекрестное опыление играет

большую роль, обеспечивая генетическую гетерогенность популяций. Формирование в эволюции высших растений нектарников можно рассматривать как своего рода «компромисс»: животные в основном переключаются на потребление высококалорийного и легкоусвояемого нектара, одновременно осуществляя перенос пыльцы¹.

Функция опыления свойственна очень широкому кругу насекомых («энтомофилия»); отмечаются морфологические коадаптации в этом направлении, выражающиеся, в частности, в соответствии строения ротового аппарата насекомых морфологическим особенностям цветков опыляемых ими видов.

Насекомые отыскивают цветки в первую очередь с помощью зрения; этому соответствуют приспособления растений. Показано, например, что окраска цветков лежит в области наиболее чувствительной части цветового зрения видов-опылителей. Эффективность специфической окраски цветков иногда удается зарегистрировать объективно. Так, у живокости *Delphinium nelsonii*, в норме имеющей синие цветки, встречаются растения-альбиносы с белыми венчиками. Подсчитано, что такие растения дают примерно на 20 % меньше семян, что связано с менее частым (на 24 %) посещением их шмелями и птицами. Количество нектара в белых цветках такое же, как в нормальных; при искусственном опылении они производят такое же количество семян, что и синие (N. Waser, M. Price, 1981).

Характерна синхронизация биологических циклов растений и их опылителей. У видов, опылители которых активны ночью, цветки открываются вечером и закрываются к утру; для них характерна белая окраска венчиков и сильный запах. В свою очередь, опылители «подстраивают» жизненный цикл к ритмам опыляемых растений. Так, южковая моль *Tegeticula maculata* не только опыляет цветки юкки, но и откладывает яйца в завязь. На этом основана взаимосвязь репродуктивных циклов обоих видов: моль обеспечивает перекрестное опыление, а ее личинки, выедая часть семян, регулируют их число. В конце сезона самки откладывают яйца не в цветки, а в созревающие плоды: из поздних цветков плоды часто не образуются (C. Aker, D. Udowic, 1981).

Облигатные опылители имеются и в других таксонах животных. В частности, известно много видов птиц, использующих для питания нектар и одновременно производящих опыление. Значение птиц в опылении достаточно велико: в западной Австралии, например, птицы опыляют более 50 видов растений (16 % флоры). «Орнитофильные» растения и опыляющие их птицы тесно связаны биологически; известны растения, которые могут опыляться только этим путем. Так,

¹ Высказывается предположение и об иной функции нектара: привлечение ос и других врагов галлообразующих и листогрызущих насекомых (C. Domiguez et al., 1989).

акклиматизированное в Великобритании орнитофильное растение *Fritillaria imperialis* (естественный ареал тянется от Турции до Гималаев) привлекает птиц сладким нектаром. В местах акклиматизации цветки этого вида посещаются лазоревками *Parus coeruleus*, причем такие цветки плодоносят, а посещаемые шмелями — нет. В строении цветков этого растения имеются морфологические приспособления к опылению птицами. То же отмечается для ряда других орнитофильных видов. Известно, в частности, тонкое соответствие строения цветков орхидей и клюва опыляющих их колибри (рис. 14.1).



Рис. 14.1. Цветок орхидеи, опыляемый колибри

В опылении растений принимают участие и млекопитающие, в том числе даже приматы: отмечено более десятка видов опыляемых ими растений. Но наиболее известны в этом отношении рукокрылые — крыланы в Старом Свете и листоногие летучие мыши в Америке. Всего описано около 130 родов «хироптерофильных» растений. И в этом случае длительные связи привели к выработке адаптаций, повышающих результативность опыления. У хироптерофильных растений цветки белые, «выставлены» на длинных прочных цветоножках за пределы кроны, что облегчает подлет к ним, обладают характерным сильным запахом. Виды-опылители отличаются хорошим зрением и обонянием, но в отличие от других рукокрылых почти не способны к ультразвуковой локацией. Поскольку летучие мыши питаются не только нектаром, но и пыльцой, немаловажно содержание в ней повышенного количества белка; в его состав входят, в частности, такие аминокислоты (пролин, тирозин), которые не имеют значения для самих растений, но необходимы животным (D. Howell, 1976).

Перекрестное оплодотворение и распространение семян, осуществляемые животными, столь эффективны, что среди растений появились даже виды-имитаторы. Известно, например, что споры некоторых грибов (*Phallus* и др.) выделяются вместе со слизью, имеющей характерный гнилостный запах. Этот запах привлекает мух, которые затем разносят прилепившиеся к лапкам споры. Исследования, проведенные в Аризоне (США), установили, что из 9 видов цветковых растений, опыляемых колибри и отличающихся большим сходством окраски, размеров и формы цветков, один вид — *Lobelia cardinalis*, «пользуясь» этим сходством, привлекает колибри, вообще не продуцируя нектар (J. Brown, A. Kordic-Brown, 1979).

Сложные формы взаимозависимости растений и животных образовались и на основе прямых трофических связей. Баланс изъятия растительной биомассы фитофагами, определяющий устойчивые отношения популяций продуцентов и первичных консументов, в значительной степени определяется приспособлениями растений к ограничению выедания их животными. К таким приспособлениям относятся, в частности, образование твердой коры, различного рода шипов, колючек и пр. Не обеспечивая полной недоступности для фитофагов (у них вырабатываются приспособления противоположного характера), эти образования все же уменьшают круг возможных потребителей, а соответственно — повышают вероятность достаточной для эффективного воспроизведения численности и плотности популяций вида.

Большое значение во взаимоотношениях растений и животных-фитофагов имеют химические формы связей. Как приспособление для уменьшения пресса потребителей ряд видов растений накапливают ядовитые, раздражающие или дурнопахнущие вещества (гликозиды,

алкалоиды, терпеновые или феноловые производные, смолы и пр.). Так, в хвое бальзамической пихты *Abies balsamea* обнаружено 7 вторичных соединений, что составляет 96 % всех обнаруженных в ней летучих веществ. Тычиночные цветочные почки и сережки осинообразного тополя *Populus tremuloides* содержат кониферил бензоат, сдерживающий потребление их воротничковым рябчиком *Bonasia umbellus*: показано, что эти птицы избирательно используют почки и сережки с уменьшенным содержанием этого вещества, замедляющего переваривание белков и оказывающего токсическое действие. В коре того же вида содержатся вторичные метаболиты салицин, саликортин, тремулоидин и др., защищающие растения от многих потребителей. В опытах с американскими беляками эфирные экстракты из побегов и междоузлий припенной поросли бальзамического тополя *Populus balsamifera* ухудшали поедание корма: особенно сильно действовали летучие компоненты метаболитов почек.

В ряде случаев удавалось подметить, что продукция вторичных метаболитов усиливалась в ответ на повреждение растений животными. Например, в экспериментах бобры предпочитали побеги взрослых осин, а не ювенильной поросли, возникшей после нанесения деревьям повреждения, что связывается с наличием в ювенильной поросли особого вторичного метаболита, отсутствующего в побегах неповрежденных деревьев (J. Basey et al., 1990). Финские исследователи показали, что повреждение листьев у березы вызывает повышение концентрации фенольных соединений; этот эффект сохраняется и в следующем году и рассматривается как защитная реакция на повреждение листьев насекомыми.

Установлено, что иногда защитный эффект определяется не метаболитами самих растений, а выделениями поражающих их грибов. Это описано для ряда видов как хозяев, так и грибов по отношению к нематодам, насекомым и млекопитающим. Так, поражение злаков грибами трибы *Balanside* (Clavicipitales) повышает устойчивость растений к поеданию травоядными млекопитающими, что вызвано накоплением алкалоидов. Аналогично действуют вещества ризосферных грибов, заражающих представителей сложноцветных (K. Clay, 1987, 1989).

Действие вторичных веществ может быть разным. В некоторых случаях избегание определяется неприятным вкусом, жжением, запахом. В других вариантах действие более глубокое и связано с возникновением токсикогенных патологий. Известно и влияние через нарушение функций пищеварения. Некоторые ароматические вещества подавляют развитие симбионтов (например, в рубце жвачных). Канадская бальзамическая пихта продуцирует аналог ювенильного гормона насекомых, что приводит к невозможности завершения ли-

чиночного развития и соответственно к гибели личинок насекомых (Дж. Розенталь, 1986).

В природе химическая форма защиты эффективна в первую очередь потому, что у животных создается избирательность в питании, снижающая потребление пищи, содержащей вторичные метаболиты. Животные различают избегаемые и предпочитаемые растения по запаху, чему способствуют специфические выделения растений. У ряда видов избирательность питания выражена очень четко: предпочтение может оказываться не только видам растений, но и особям и даже отдельным частям их. Так, глухари при зимнем питании хвоей сосны выбирают отдельные деревья, а на них поедают хвою определенного возраста. Анализ состава этой хвои показал, что она более богата сахарами и содержит меньше клетчатки и смол. Наблюдения за пятью видами пилильщиков, питающихся на иве *Salix lasiolepis*, показали, что плотность этих насекомых была в 1,5—3,0 раза выше на мужских экземплярах. Это связывается с тем, что мужские растения отличаются более высоким содержанием в листьях биогенов и низким — фенолов.

Наряду с избеганием у ряда видов фитофагов формируется устойчивость к вторичным метаболитам растений, даже в случаях их высокой токсичности. Так, ядовитыми мухоморами питаются слизни. Молочай, ядовитый для скота, без вреда поедают полевки. У ряда видов насекомых описаны механизмы детоксикации ядовитых веществ, выделяемых растениями. Гусеницы молочайного бражника *Deilephia euphorbiae* имеют особые железы, с помощью которых ядовитые вещества, попавшие в кровь из пищи, выводятся на поверхность кутикулы. В пустыне Мохаве (Калифорния) растение *Larrea tridentata*, содержащее значительное количество феноловых смол и потому не поедаемое большинством млекопитающих, составляет зимой до 75 % естественного рациона древесной крысы *Neotoma lepida*, обладающей повышенной устойчивостью к этим веществам. На Мадагаскаре недавно обнаружен вид лемура *Haplemur aureus*, который поедает верхушки бамбука *Seahalostachyum viguieri*, содержащие до 15 мг цианидов на 100 г сырого веса; другие виды лемуров избегают содержащую цианиды пищу. Механизм устойчивости *H. aureus*, потребляющего в день 12-кратную смертельную дозу цианидов, неизвестен (K. Glander et al., 1989). Среди других приматов отмечена повышенная устойчивость обезьян-гверец р. *Colobus* к токсичным таннинам и алкалоидам (J. Ganzhorn, 1989).

На Большом Барьерном рифе (Австралия) распространена водоросль *Chlorodesmis fascigiata*, накапливающая цитотоксическое вещество хлородесмин и потому практически не поедаемая рыбами. Однако краб *Saphyra rotundifrons* питается исключительно этой водорослью и прячется только в ее зарослях. Питаются ею и брюхоногие моллюски *Elysia* sp. и *Cyrcie nigricans*. При этом *Elysia* накапливают хлородесмин, полученный с пищей, и таким образом становятся несъедобными для рыб (M. Hay et al., 1989).

Выраженность устойчивости к защитным веществам подчас точно коррелирует со степенью их токсичности. Так, зайцы в Америке едят более защищенные виды или географические формы ив, чем европейские сородичи. Это прямое приспособление к большей концентрации защитных метаболитов у американских представителей ив. В экспериментах, представляющих возможность выбора, американские зайцы предпочитали питаться менее токсичными европейскими ивами (J. Vruant et al., 1989).

Сопряженная эволюция растений и фитофагов, выработка ими противоположно направленных адаптаций конечным итогом имеют установление определенных ограничений в выедании растительности, при которых и те и другие сохраняются в составе биоценоза в количестве, достаточном для устойчивого воспроизведения. Обычно фитофаги потребляют суммарно не более 10 % ресурсов кормовых растений, тогда как установлено, что даже использование 60 % растительной массы не приводит к изменениям продуктивности растений (расчет для аридных зон).

Примером химической взаимосвязи на уровне биоценозов может служить эволюция использования растениями кумаринов. Установлено, что 7-оксикумарин, не токсичный для гусениц *Spodoptera eridania*, встречается у представителей 30 семейств растений. Это вещество служит предшественником других кумаринов, среди которых фуранокумарин токсичен для этих гусениц и встречается у 10 семейств растений. При этом в семействе *Apiaceae* роды, синтезирующие фуранокумарин, насчитывают больше видов, чем образующие 7-оксикумарин. И в то же время имеются виды насекомых (например, *Papilio polyxenes*), которые питаются исключительно на растениях, продуцирующих фуранокумарин. Выработка устойчивости к кумаринам, допускающая использование синтезирующих эти вещества растений, снижает уровень конкуренции среди фитофагов. Известно, что в семействах *Oscophoridae* и *Papilionidae* видовой состав более разнообразен в родах, у которых гусеницы устойчивы к кумаринам (M. Vegenbaum, 1983). Таким образом, в эволюционных масштабах взаимные приспособления растений и фитофагов ведут к усилению адаптивной радиации и тех и других.

Биоценотические взаимосвязи растений с животными проявляются и в других формах. В частности, специфические выделения растений могут выступать как регуляторы репродуктивных циклов животных. Показано, например, что выделения листьев дуба действуют как феромон, способствующий спариванию у дубового шелкопряда *Thaumetopoea processionea*. Скворцы включают в состав гнездовой подстилки зеленую траву, выбирая виды, содержащие вещества, которые препятствуют развитию клещей (например, морковь); этим они снижают вредное воздействие паразитов на маленьких птенцов. Сезонная цик-

лика жизни растений может определить закономерные циклы питания животных-фитофагов. Так, различные виды травоядных млекопитающих с осени переходят на питание корой деревьев и кустарников. Таковы, например, лоси, косули, бобры, зайцы, некоторые виды полевок. Объясняется это тем, что к осени трава засыхает и теряет пищевую ценность, а в коре как раз к этому времени накапливаются запасные питательные вещества. Показано, что переход на питание корой коррелирует со сроками начала откладки в ней питательных веществ (рис. 14.2).

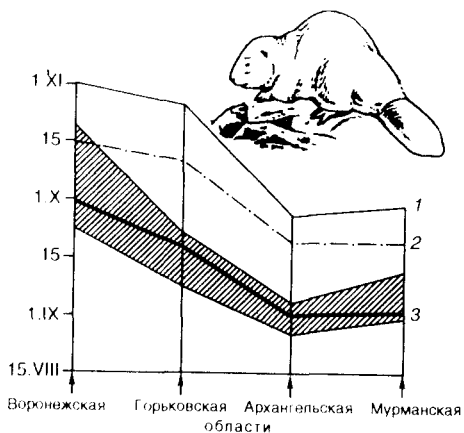


Рис. 14.2. Географическое смещение начала запасаения веточного корма бобрами в зависимости от сроков накопления в коре питательных веществ (по И.А. Шилову, 1952):

1 — окончания листопада у березы, 2 — полное пожелтение березы, 3 — начало заготовки кормов (заштрихована зона отмеченных отклонений)

Заметное влияние оказывают различные формы жизнедеятельности животных на состав и динамику фитоценозов. Известно, что удобрение почвы экскрементами животных способствует развитию более богатой растительности и повышению продуктивности фитоценоза. То же отмечается в водных и околководных экосистемах. Так, в районах колоний морских птиц «удобрение» воды пометом повышает биомассу планктона. Аналогичное явление отмечается в местах концентрации мидий: метаболиты этих моллюсков стимулируют продукцию фитопланктона в масштабах, сравнимых с влиянием биогенных минеральных солей (В.Н. Галкина, 1979). На местах колоний птиц накопление помета способствует развитию богатой растительности. Это, в частности, может вызвать увеличение влажности субстрата колоний до уровня, препятствующего дальнейшему гнездованию; такой механизм «пространственного смещения» колоний описан, например, для люрика *Alle alle* на Шпицбергене (L. Stempniewicz, 1990). Накопление мощных отложений гуано на местах крупных колоний морских птиц также связано с формированием здесь особого типа растительных ассоциаций.

Роль животных в формировании растительных сообществ наиболее заметна (и хорошо изучена) в степных и пустынных экосистемах. Так, в низкотравных прериях штата Аризона (США) роющая деятельность гоферов *Thomomys bottae* способствует улучшению роста 10 видов многолетних трав, проростки которых наиболее многочисленны и отличаются более быстрым ростом на выбросах этих животных. С

другой стороны, роющая деятельность вызывает смену растительности: на нарушенных участках снижается обилие злаков, но возрастает численность двудольных. Видовое разнообразие максимально на участках, находящихся на средней стадии зарастания (G. Martinsen et al., 1990). Определяющее влияние на растительность оказывает роющая деятельность сурков, сусликов, песчанок и других грызунов в степях и полупустынях (А. Formosov, 1928; А.Н. Формозов, А.Г. Воронов, 1939). Опыты по защите участков степной растительности от поселения грызунов и воздействия скота, проведенные в США в 20-х годах нашего столетия, показали, что на таких участках формировались ассоциации, не сходные с ландшафтным типом растительности.

Давно известно влияние на растительность открытых пространств стадных копытных. Так, в дерновинно-злаковых степях при их нормальной нагрузке на растительность (что характеризовало влияние диких копытных до появления развитого животноводства) копытные способствуют «подстриганию» травы, разбивают копытами растительную ветошь, втоптывают семена в почву, а также удобряют ее экскрементами и мочей. Все это сказывается на устойчивой репродукции растительных сообществ.

Усиление нагрузки (в современных условиях связанное с перевыпасом) ведет в первую очередь к уплотнению почвы, что увеличивает ее капиллярность. В результате формируются восходящие потоки влаги, которая испаряется с поверхности почвы. Проходя через глубокие слои с повышенным засолением, эти потоки влаги способствуют поднятию солевых горизонтов. Это обстоятельство, а также чрезмерное выедание дерновин и их вытаптывание приводят к смене злаков полынями, солянками и др.; идет процесс «опустынивания» степи.

Уменьшение нагрузки копытных («недовыпас») также не остается нейтральным для растительности. Разрастание и смыкание дерновин ведет к вытеснению других видов растений. Вместе с тем накопление мертвых остатков (растительная ветошь) затрудняет прорастание самих злаков. В конце концов это приводит к гибели дерновинных злаков и разрастанию азотолюбивых сорняков и бурьянов. Восстановление сообществ с господством дерновинных злаков занимает 15—20 лет и проходит через стадии «бурьянов», корневищных злаков и степного разнотравья.

Воздействие копытных, сформировавшееся в процессе естественной эволюции, специфично и направлено на поддержание устойчивых растительных сообществ. Известно, что в африканских саваннах большие стада многих видов копытных не разрушают растительность. Это определяется высоким уровнем видоспецифичности форм пастбы: подстригание травы на разной высоте, выборочность питания и т. д. В условиях Кызылкумов показано, что воздействие на растительность джейранов не приводит к ее угнетению, в отличие от выпаса овец. Объясняется это тем, что джейран скучивает травы на большей высоте,

более полно использует ветошные корма, а также способствует разбиванию почвы, измельчению опада и удобрению почв (А.А. Тишков и др., 1989).

Так, на базе прямых пищевых связей между продуцентами и потребителями первичной продукции возникают сложные формы взаимодействия, охватывающие практически все стороны жизнедеятельности и являющиеся основой целостности и устойчивости биоценологических систем. Важно, что эти взаимодействия реализуются только на популяционном уровне. Например, ограничение пресса фитофагов с помощью вторичных метаболитов основано на том, что животные приобретают отрицательную реакцию на такие виды опытным путем. Иными словами, как популяция растений, так и популяция фитофага в процессе установления устойчивых взаимоотношений «жертвуют» частью своей особи. То же относится ко всем формам отношений «потребитель — пища», в том числе к взаимоотношениям плотоядных животных и их кормовых объектов.

Взаимоотношения хищников и их жертв. Прямые трофические связи лежат в основе и этой формы биоценологических отношений. И в этом случае совместная эволюция трофически связанных популяций приводит к выработке противоположно направленных коадаптаций: у жертв они способствуют снижению пресса хищников, а у последних — повышению результативности охоты даже с учетом противодействующих приспособлений жертв.

Большую роль в пищедобывательной деятельности животных-зоофагов играет поведение. Их пища — подвижные формы со своими особенностями биологии и поведения. Поэтому типы охоты у разных плотоядных животных хорошо коррелируют со спецификой биологии жертв. Так, если жертвы многочисленны, не прячутся в убежища и относительно малоподвижны, характер охоты имеет вид простого собирательства. Питание планктонными животными, образующими в толще воды большие скопления, представлено разными формами фильтрации большого количества воды через «цедильные аппараты» (густая сеть жаберных тычинок рыб, «китовый ус» и т. п.). При таком типе питания нередки миграции потребителей вслед за передвижениями больших скоплений планктона.

Если добыча достаточно многочисленна, но ведет скрытый образ жизни, наблюдается охота типа «широкого поиска», когда животное все время перемещается, обшаривая по пути укрытия, в которых может находиться пища. Так, например, ведут себя кормящиеся стайки синиц и некоторых других насекомоядных птиц. Близко к этому кормовое поведение бентоядных рыб и некоторых других животных, «вспахивающих» грунт в поисках корма. Сходно добывают пищу кулики, многократно прощупывающие мягкую почву своими длинными клювами.

При охоте на относительно крупную и немногочисленную добычу характерно подстергание (чаще всего если добыча подвижна и имеет

определенные пути перемещения) или высматривание жертвы с места, дающего хороший обзор. В обоих случаях, собственно, охота состоит в преследовании конкретной особи-жертвы. Так добывают пищу осьминоги, некоторые хищные рыбы, соколы, среди зверей — гепард (охота «в угон») и др. В природе встречается и много других типов охотничьего поведения, всегда хорошо отражающих черты экологии потенциальных жертв.

Следует иметь в виду, что степень пищевой специализации неодинакова у разных видов; соответственно и стереотипы поведения выражены тем ярче, чем выше степень стенофагии, т. е. питания ограниченным кругом биологически близких видов. У эврифагов, питающихся разнообразной пищей, формы охотничьего поведения, как правило, более «универсальны».

Приспособления жертв могут быть морфологическими (твердые покровы, шипы, колючки и пр.), поведенческими (затаивание, убежание, активная оборона) или физиологическими (продукция ядовитых или отпугивающих веществ). Последняя форма адаптации достаточно широко распространена в животном мире и для некоторых видов представляет собой главный путь снижения пресса хищников. Например, у некоторых асцидий в тунике содержится кислый ($\text{pH} \leq 2$) секрет, обладающий отпугивающим действием по отношению к хищным рыбам и ракообразным. Эффективность его проверена в экспериментах: искусственная нейтрализация секрета повышала выедание асцидий хищниками.

У асцидий обнаружены и другие защитные химические механизмы: в частности, в их теле в больших количествах накапливается ванадий. Экспериментально показано, что пропитка кормов ванадием снижает потребление их рыбами при концентрации примерно 100 мкг/г сырой массы корма. У некоторых видов асцидий оба эти механизма объединяются: так, у *Phallusia nigra* большое количество ванадия сочетается с повышенной кислотностью туники; последнее связано с относительно высокой концентрацией серной кислоты (D. Stoecker, 1980). Эксперименты в природе показали, что вторичные метаболиты мягких кораллов р. *Simularia* оказывают эффективное отпугивающее действие на рыб (С. Wylie, V. Paul, 1989).

Хорошо известна роль ядовитой или вызывающей неприятные ощущения слизи некоторых амфибий в снижении частоты их поедания хищниками. Аналогичный способ защиты известен для многих насекомых и их личинок; у ряда видов он сочетается с «предупреждающим» типом окраски. На этой основе может возникать особая форма мимикрии¹, при которой у нескольких несъедобных видов окраска оказывается сходной — так называемая «мюллеровская» мимикрия.

¹ От греч. *mimikos* — подражательный.

Биологический смысл ее заключается в том, что в этом случае выработка у хищника негативной реакции происходит при меньшем уровне гибели для каждого из сходно окрашенных видов. Другой тип мимикрии — подражание несъедобным объектам со стороны видов, не обладающих защитными механизмами («мимикрия Бейтса»).

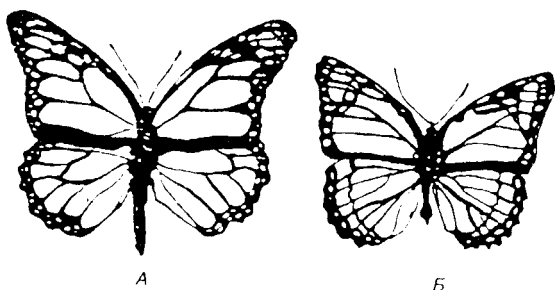


Рис. 14.3. Пример мимикрии у бабочек. А — несъедобный вид «монарх»; Б — подражающий ему «вице-король» (по Ch. Kendeigh, 1974)

Классический пример этого типа мимикрии — имитация бабочкой *Liminitis archippus* (вице-король) несъедобного вида — бабочки монарх *Danaus plexippus* (рис. 14.3).

Известны примеры и более активного применения защитных химических веществ. Так, у жука-бомбардира (р. *Brachyinus*) специальные железы продуцируют гидроквинон и перекись водорода, которые накапливаются в особых резервуарах. В случае опасности включается каталитическая реакция окисления; образующийся газообразный квинон при температуре около 100°C выбрасывается наружу. Известно, что некоторые головоногие моллюски при нападении хищника выбрасывают «чернильную жидкость». Облако медленно расплывающейся в воде жидкости (рис. 14.4) не только визуальнo дезориентирует хищника, но и временно парализует его обонятельные рецепторы, затрудняя дальнейшее преследование.

Иногда накопление репеллентных (отпугивающих) веществ прямо связано с питанием. Так, у бабочек-шашечниц р. *Euphydryas* существует широкая внутривидовая изменчивость по питанию гусениц на разных видах растений и по степени съедобности бабочек для птиц. При кормлении гусениц *E. phaeton* на листьях *Chebone glabra* взрослые бабочки оказываются несъедобными. Сходное явление обнаружено в экспериментах с *E. scadder*: развивающиеся на том же растении гусеницы дали бабочек, хотя и съедобных для птиц, но явно непривлекательных. Такой эффект связан с присутствием гликозидов в кормовом растении (D. Bowers, 1981). Уже упомянутая бабочка монарх также получает репеллентные вещества из кормового растения *Asclepias*.

Следует иметь в виду, что приспособления такого рода действуют только на популяционном уровне: для того чтобы у хищников выработалась стойкая отрицательная реакция на данный вид корма, популяция должна понести определенный урон, «пожертвовав» какое-то количество особей из своего состава. Тем не менее ограничение пресса хищников, вызванное такими адаптациями, несомненно.



Рис. 14.4. Облако «черпильной жидкости», выпущенное каракатицей

Хищники тоже используют ядовитые вещества, в частности для умерщвления своих жертв. Хорошим примером могут служить ядовитые змеи. Жертва укуса чаще всего умирает не мгновенно, и хищник должен найти погибшее животное. Как выяснилось, у гремучих змей *Crotalus engo* бросок на добычу стимулирует хемосенсорный поиск: после укуса частота высовывания языка возрастает, что ускоряет нахождение добычи (D. Chiszar et al., 1980).

Реже ядовитые вещества используются для обездвиживания жертв. Так, установлено, что в составе секрета слюнных желез короткохвостой землеройки *Blarina brevicauda* содержится яд замедленного действия, парализующий насекомых, которые после этого еще 3—5 дней остаются живыми. Благодаря этому землеройка может иметь запас «живых консервов» — явление, сходное с тем, что известно для некоторых ос, парализующих гусениц уколom в нервный ганглий.

Поисковой активности хищников жертвы «противопоставляют» специфические формы поведения, либо выработку защитного (покровительственного) типа окраски или (и) формы тела; часто эти два типа адаптации совмещаются (например, стереотип затаивания при наличии покровительственной окраски).

Покровительственная окраска может определяться разными механизмами. Так, зеленый пигмент многих гусениц представляет производное полученного с пищей хлорофилла. У других видов зеленый пигмент не связан с питанием и имеет иное химическое строение. У взрослых насекомых зеленая окраска либо имеет структурную основу,

либо обусловлена взаимодействием микроскульптуры хитинового покрова и пигментов. У жуков, например, зеленый цвет формируется сочетанием желтого пигмента и синей структурной окраски.

У амфибий цвет кожи определяется соотношением специализированных клеток, заполненных зернами пигмента разного цвета. Это меланофоры (черный и бурый пигменты), липофоры (желтый, красный), гуанофоры (белый). У птиц окраска обусловлена сложным сочетанием различных пигментов и микроструктуры поверхности перьев, у млекопитающих — почти исключительно пигментами.

Некоторые животные способны менять окраску в зависимости от цвета фона. Медленные изменения окраски свойственны гусеницам ряда видов бабочек, некоторым паукам. Быстрая смена окраски, определяемая перемещением пигментных зерен в хроматофорах (у рыб — изменением числа хроматофоров), известна для головоногих моллюсков, некоторых ракообразных, рыб, амфибий, рептилий. Палитра меняющихся расцветок может быть очень широкой. Так, африканские лягушки *Phrynobatrachus plicatus* могут принимать цвета: белый, желтый, золотистый, оранжевый, кирпичный, бурый, каштановый, пурпурно-красный, лиловый, розовый, голубовато-зеленый, серый (Х. Котт, 1950).

Эффективность защитной окраски достаточно велика. Экспериментально показано, что из всех рыб, выживших в водоеме, где охотился пингвин, 66 % составили особи, окрашенные соответственно фону. В других опытах выедание уклеекми красных личинок *Chironomus* на зеленом фоне составило 84 %, на белом — 59 %, а на красном — 6 %. Выедание зеленых личинок *Pelopia* на красном фоне достигало 94 %, на белом — 41 %, а на зеленом — 16 %. Характерно, что при питании в темноте относительная величина выедания не зависела от цвета дна аквариума (В.С. Ивлев, 1955). Опыты с гамбузиями разной окраски показали сходные результаты (табл. 14.1).

Таблица 14.1. Изъятие (%) гамбузий разной окраски рыбоядными птицами и хищной рыбой *Aprototis* (по Н.П. Наумову, 1963)

Хищник	«Приспособленные»	«Неприспособленные»
Пингвины	30	70
Цапли	28	45
Хищная рыба	25	53

А. Чеснолом (1904) были поставлены опыты в природных условиях, в которых богомол *Mantis religiosa* зеленой или бурой окраски привязывали к растениям того же или противоположного цвета. В течение 18 дней на несоответствующем фоне из 70 животных 60 были уничтожены птицами; на растениях того же цвета, что и подопытные животные, все 40 богомолов остались живы. Аналогичным образом среди саранчевых, размещенных на почвах гармонирующего с их

окраской и контрастного ей цвета, выжило 54—66 % «защищенных» особей и только 9—16 % «незащищенных». В качестве хищников в этих опытах использовались домашние и дикие птицы (Х. Котт, 1950).

Взаимоотношения хищников и их жертв динамичны и взаимообусловлены. Это особенно ярко выражается в проявлениях адаптивного поведения. Наблюдения за головастиками американской жабы *Bufo americanus* показали, что в присутствии хищных личинок стрекоз они снижают активность; изменяется и их распределение в пространстве. В таких условиях метаморфоз начинается при более мелких размерах тела, что может быть связано с недостаточным питанием (D. Skelly, E. Werner, 1990). «Вещество страха», выделяемое из кожи поврежденных хищниками головастиков, у многих видов амфибий стимулирует у окружающих особей адаптивное поведение в виде рассеивания скоплений; показано, что такое поведение находится в определенном противоречии с эффективностью кормления (J. Petranka, 1989). Опыты с трехиглыми колюшками *Gasterosteus aculeatus* показали, что рыбы, пойманные в местах с высоким прессом хищников, в аквариуме при предъявлении более крупной рыбы лучше отличают хищника от неопасной рыбы и быстрее привыкают к последней, чем особи из водоемов с низким прессом естественных хищников (F. Huntingford, R. Coulter, 1989).

Наблюдения польских ученых за рыжими полевками *Clethrionomys glareolus* в вольерах в присутствии ласки *Mustela nivalis* показали, что появление в соседнем отсеке хищника меняет характер поведения грызунов: активность их теряет фазовый характер и становится круглосуточной; полевки проявляют повышенную подвижность, стремясь покинуть «опасный» участок вольеры, снижают уровень внутривидовой агрессии. В природе было отмечено, что успех нападения ласок на полевок был выше при охоте на одиночных особей, чем при встрече с группами.

Аналогичные данные были получены при наблюдениях за рыжими полевками и лесными мышами в присутствии совы. В вольерных условиях под воздействием регулярных нападений хищника у этих грызунов заметно сократилась активность и изменился ее характер: передвижения стали совершаться быстрыми бросками по прямой от укрытия к укрытию. Грызуны перестали поедать пищу в кормушках, а утаскивали ее в убежища. У рыжих полевок прекратились контакты вне убежищ, снизилась агрессивность, стала проявляться терпимость к присутствию в убежище других зверьков (Ю.М. Смирин, 1980).

Не только поведение, но в некоторых случаях даже морфологические формы защиты жертв индуцируются самими хищниками. Так, например, у коловраток *Brachionus calyciflorus* в присутствии хищной коловратки *Asplanchna* развиваются длинные боковые выросты панциря, препятствующие их заглатыванию. Образование этих «шпор» ин-

дуцируется веществом, выделяемым хищником, и уменьшением концентрации пищи. Показано, что самые длинные шипы образуются при совместном действии обоих этих факторов (R. Stemberger, 1990). Ветвистоусый рачок *Holopedium gibberum* защищается от хищников (главным образом от личинок комаров *Chaoborus*) с помощью толстой студенистой капсулы, окружающей тело. Размеры этой капсулы определяются химическим путем под действием каких-то метаболитов хищника. И в этом случае прослежена связь с условиями питания: рачки с большими капсулами затрачивают много энергии на поддержание скорости движения, необходимой для обеспечения пищевых потребностей; у особей с небольшими капсулами больше энергии может тратиться на репродукцию (J. Stenson, 1988).

Большие серии исследований такого направления были проведены с дафниями. Установлено, что у ряда видов этих рачков высокий дозральный гребень, затрудняющий схватывание животного, развивается только в присутствии хищника (клопы *Anisops calcareus*, *Notonecta undulata*, личинки комара *Chaoborus americanus*, рыбы *Lepomis* и др.). В природных условиях установлена корреляция доли дафний с развитым гребнем и численности хищников. Специальные опыты показали, что хищники (*Anisops*) действительно предпочитают нападать на рачков, не имеющих гребня.

Поскольку эффект проявлялся и тогда, когда хищники были отделены от дафний сеткой (или помещены в мешочки), индукция гребня, по-видимому, вызывалась химическим путем через выделение в воду каких-то метаболитов. У молодых дафний начавшийся рост гребня можно было приостановить изъятием хищника из сосуда. Химическая природа индукции гребня показана и тем, что экстракт из тела хищников, а также вода из культуры, в которой они содержались, были так же эффективны, как само их присутствие.

Одновременно с развитием гребней присутствие хищника химическим путем определяет снижение размера яиц, а соответственно и вылупляющейся молодежи дафний, а также длительности развития рачков до половозрелости. У взрослых особей в ответ на выделяемые хищниками вещества формируется и поведенческая адаптация в виде вертикальных перемещений. В присутствии личинок хаборусов дафнии поднимались в верхние слои воды. Реакция на водяных клопов и рыб была неоднозначной: более мелкие виды или клоны поднимались к поверхности, а более крупные, напротив, опускались на глубину.

Результатом воздействия хищников на популяции жертв нередко является изменение их демографической структуры. Это связано в первую очередь с выборочностью питания. Известен тезис о «санитарной» роли хищников, опирающийся на большую легкость добывания больных, слабых и старых животных. Этот тезис находит подтверждение в фактическом материале наблюдений и экспериментов. Так, еще

в 1948 г. С.С. Фолитарек установил, что хищные птицы избирательно изымают из популяций грызунов особей, обладающих какими-либо патологиями (табл. 14.2).

Таблица 14.2. Сравнение состояния обыкновенных полевок *Microtus arvalis* в естественной популяции (Беловежская пуша) и особей, пойманных сарычами, % (по С.С. Фолитарек, 1948)

Состояние	Добыты сарычами			Естественная популяция (добыты ловушками)		
	самцы	самки	среднее	самцы	самки	среднее
Заражены паразитическими червями	41,2	29,4	34,5	22,9	12,2	17,1
Спайки внутренних органов	3,4	1,3	2,2	—	—	—
Патологические изменения печени	20,3	21,1	20,7	14,3	2,4	7,9
Патологические изменения селезенки	68,5	47,2	56,3	34,3	26,8	30,3

В забайкальском очаге чумы осмотр 22 тысяч сурков, добытых капканами, не выявил возбудителя чумы, а среди остатков 178 грызунов, пойманных хищниками, из трех были выделены культуры чумного микроба. Избирательное изъятие хищниками зараженных грызунов зарегистрировано также в природных очагах пастереллеза, лептоспироза, туляремии. Биологически это объясняется тем, что больные зверьки менее подвижны, ослаблены, а иногда проявляют неадекватные формы поведения (Ю.М. Смирин, 1991).

В полевых экспериментах использование борзых собак для отлова сайгаков (имитация воздействия хищников) установило, что 100 % отловленных животных имели какие-либо патологии; при невыборочном отстреле доля особей с патологиями была всего 3 % (В.Е. Соколов и др., 1990). Таким образом, деятельность хищников, выступающих в данном случае как фактор естественного отбора, способствует оздоровлению популяции, «выбраковке» неполноценных особей, в том числе несущих вредные мутации.

Избирательность в охоте приводит и к сдвигам полового и возрастного состава популяции жертв. Установлено, например, что в добыче волков (Альберта, Канада) старые ($\geq 9,5$ лет) лоси составили 57 %, тогда как среди отстрелянных охотниками — всего 7 % (R. Bjorge, J. Gunson, 1989).

Биологическая дифференциация особей в популяциях жертв также может быть причиной направленности воздействия хищников. В гл. 10 уже упоминалось о большей доле мигрантов в составе добычи хищников; в природе преобладание мигрантов в добыче установлено, в частности, для полевков *Microtus townsendii*. Поскольку среди мигрантов преобладают молодые и низкоранговые животные, подобный

направленный вылов сказывается на демографической структуре. Учитывая, что мигранты отличаются от оседлых особей по генотипу, деятельность хищников оказывает косвенное влияние на процессы, связанные с динамикой генетической структуры.

Подобным же образом хищники могут воздействовать и на половую структуру популяций жертв. Так, исследования, приведенные в Испании, установили, что беркуты *Aquila chrysaetos* изымают из популяции диких кроликов преимущественно самцов, доля которых в питании этого вида составляла около 67 % (доля их в выборках из нор — 37 %). Предполагается, что это связано с повышенной наземной активностью самцов в дневное время (С. Fernández, О. Ceballos, 1990). Аналогичная ситуация характерна для многих видов грызунов. В популяциях этих животных действие хищников способствует также избирательному изъятию самок в состоянии эструса, оставляющих отчетливые ольфакторные сигналы, а также особей, инфицированных оводами, и обитателей второстепенных биотопов («резерв популяции»).

Параллельное развитие противоположно направленных адаптаций в системе «хищник — жертва» ведет к тому, что ни одно из приспособлений не становится абсолютным, но их взаимодействие определяет поддержание такого уровня изъятия хищниками их жертв, при котором возможно длительное сосуществование популяций тех и других в составе экосистем. Обобщающий итог всей сложной системы взаимоотношений реализуется в виде сбалансированных уровней численности популяций хищников и жертв и в определении характера ее динамики, что рассматривалось в гл. 12.

Взаимоотношения паразитов и их хозяев. Паразитизм¹ как взаимодействие представителей двух уровней консументов может рассматриваться только по отношению к животным; паразиты растений являются потребителями первичной продукции и в этом отношении подобны фитофагам, хотя принципиально отличаются от них теснотой связи с организмом хозяина. Эти связи выходят за рамки чисто трофических, что позволяет рассматривать паразитизм в более широком плане. При таком подходе паразитизм можно определить как форму биотических взаимодействий, при которых один из видов получает преимущества за счет другого, которому он наносит больший или меньший вред. По определению акад. Е. Н. Павловского «паразитами называют животных, которые живут за счет особей другого вида, будучи тесно связаны с ними в своем жизненном цикле на большем или меньшем его протяжении. Паразиты питаются соками тела, тканями или переваренной пищей своих хозяев, причем такой паразитический образ жизни является специфическим видовым признаком паразита, многократно (в противоположность хищникам) пользующегося для питания своим

¹ От греч. para — возле и sitos — хлеб, пища.

хозяйном. Кроме того, паразит постоянно или временно использует организм хозяина как территорию своего обитания» (Е.Н. Павловский, 1946). В наиболее «жестких» определениях паразитизма подчеркивается именно использование организма хозяина как среды обитания. Это во многом определило специфические экологические свойства паразитов, выраженные в разной степени в зависимости от конкретных форм паразитарных связей.

Наиболее важные преимущества живого организма как среды обитания схематически можно выразить четырьмя позициями.

1. Гомеостазированность внутренней среды организма по ряду физико-химических параметров означает высокую степень постоянства условий обитания. Это открывает возможность видам, эволюционировавшим в направлении использования этой среды, не вырабатывать многих механизмов, функция которых — приспособление к колеблющимся внешним условиям. Выгодность такого направления эволюции — в экономии энергии, затрачиваемой на адаптацию.

2. Использование живого организма как среды обитания означает формирование «среды второго порядка» и прекращение или по крайней мере упрощение взаимосвязей с внешней («первого порядка») средой. Все взаимодействия со сложными и изменчивыми окружающими условиями берет на себя организм хозяина, в котором благодаря комплексу адаптивных реакций создается устойчивая система условий жизни. Биологические преимущества обитания в другом организме и в этом случае связаны с отсутствием необходимости сложных адаптаций. Поэтому для обитателей внутренней среды организмов часто характерно отсутствие или крайнее упрощение систем адаптации к действию факторов внешней среды. Многие паразиты, обитающие внутри организма хозяев, помимо этого отличаются еще и весьма просто устроенной нервной системой — ее функции «переданы» нервной системе хозяина.

3. Организм хозяина защищает своих обитателей не только от факторов абиотического характера, но и «укрывает» их от различного рода потенциальных врагов. Это делает ненужной выработку целого ряда приспособлений типа активной или пассивной обороны от возможного нападения хищников.

4. Обитая в (на) организме хозяина, его сожитель питается за его счет. Именно со взаимоотношений по линии питания и начиналась в большинстве случаев эволюция паразитизма. При этом в пищу используются вещества, легко доступные для усвоения и не требующие сложной химической перестройки в процессе пищеварения (клеточный сок растений, кровь животных, содержимое их пищеварительного тракта, уже подвергнутое ферментативной обработке). Такой тип питания возможен и при весьма примитивном устройстве системы пищеварения, что и характерно для многих паразитов. Например,

живущие в кишечнике животных ленточные черви вообще вторично утратили пищеварительную систему и всасывают готовые к усвоению вещества из содержимого кишечника прямо через покровы тела.

У паразитических растений питание соками хозяина часто связано с редукцией системы фотосинтеза и утратой хлорофилла.

В целом наиболее общее биологическое преимущество, заложившее основы эволюции паразитизма, заключается в возможности более экономного расхода энергии на различные (в первую очередь адаптивные) процессы, не связанные с прямой функцией поддержания жизни. Эволюционное становление такого образа жизни — хороший пример правила, сформулированного известным экофизиологом Н.И. Калабуховым: любое приспособление, дающее возможность решать жизненные задачи с меньшими затратами энергии, подхватывается естественным отбором и закрепляется в эволюции (Н.И. Калабухов, 1946).

Понятно, что чем сложнее устроен организм, чем выше эффективность его гомеостазирующих систем, тем больше благоприятных возможностей он предоставляет в качестве среды обитания. С другой стороны, чем организм совершеннее, тем меньшей становится для него потребность использовать благоприятные условия в другом организме. Поэтому явление паразитизма, весьма широко распространенное в органическом мире, наиболее богато представлено среди микроорганизмов и примитивных многоклеточных, число видов, ведущих паразитический образ жизни, резко падает у высокоорганизованных растений и животных. Напротив, именно в организмах цветковых растений и высших животных встречается наиболее обильное и разнообразное население паразитов.

Формы паразитизма и связанные с этим взаимные адаптации паразитов и их хозяев чрезвычайно многообразны. Различают *эктопаразитизм*, при котором паразит обитает на хозяине и связан с его покровами (клещи, блохи, вши и др.), и *эндопаразитизм* (паразит живет внутри тела хозяина, например паразитические черви и простейшие). Среди паразитических растений эктопаразиты отличаются тем, что тело располагается вне организма хозяина, и лишь органы питания (гаустории) проникают в его ткани. Таковы, например, мучнисторосяные грибы; из высших растений — повилика. Эндопаразиты (главным образом грибы) погружены в ткани хозяина, снаружи находятся лишь органы размножения. Естественно, во всех случаях связь с хозяином сильнее у эндопаразитов, а взаимоотношения с внешней («первичной») средой сложнее у эктопаразитов.

По степени тесноты связей паразита и хозяина выделяют две формы паразитизма: *облигатный* и *факультативный*. В первом случае вид ведет только паразитический образ жизни и не выживает без обязательной связи с хозяином. Примером могут быть представители паразитических

червей или вши. облигатные паразиты характеризуются наиболее полным комплексом приспособлений к использованию организма хозяина как среды жизни. Особенно это выражено у облигатных эндопаразитов.

Факультативные паразиты, как правило, ведут свободный образ жизни и лишь при особых условиях переходят к паразитическому существованию. Связь их с хозяином почти исключительно трофическая; морфофизиологические и биологические приспособления к паразитизму выражены слабо.

По продолжительности связи с хозяином отличаются друг от друга *постоянные* и *временные* паразиты. Как показывает само название, постоянные паразиты связаны с хозяином долговременным использованием его в качестве среды обитания по крайней мере в имагинальной стадии развития; лишь яйца могут выделяться в окружающую среду, а преимагинальные стадии обитать в ней или в промежуточных хозяевах.

Временные паразиты вступают в контакт с хозяином только на время питания на нем (комары, слепни, вампиры и др.). Соответственно они практически не обладают признаками, связанными с использованием хозяина как среды. Многие ученые вообще не относят эту категорию взаимоотношений к паразитизму, как явлению, а видят в ней лишь плотоядный тип питания, не связанный (в отличие от хищничества) с умерщвлением жертвы.

Наконец, существует форма *периодического* паразитизма, при которой на протяжении жизненного цикла стадии паразитического существования периодически сменяются. Так, у тасжных клещей личинки паразитируют на мелких грызунах и насекомоядных, нимфы — на зайцах, рябчиках и т. п., а имаго — на крупных млекопитающих (медведь, лось и др.). У некоторых видов паразитирует лишь определенная стадия развития.

Паразитический образ жизни связан с необходимостью приспособиваться к специфическим условиям обитания. Среда в виде живого (а в случае животных — еще и подвижного) организма требует формирования каких-либо способов фиксации в ней. Возникают приспособления в виде зацепок, крючьев, присосок; образуются капсулы типа финок и т. п.

Хозяева не индифферентны к процессу инвазирования; у них формируется система активной или пассивной защиты. У растений, например, в качестве пассивной защиты выступает выделение смолы или галлообразование. У животных нередко происходит инкапсулирование внедрившихся в ткани хозяина организмов. Галлы и капсулы изолируют паразита и пространственно локализируют его вредное влияние на организм.

Описана специфическая форма защиты растений от галлообразующих тлей в виде преждевременного (весеннего) сбрасывания листьев,

зараженных галлами. Показано, что пораженные листья сбрасываются чаще других. Подсчитано, что сбрасывание листьев ведет к гибели галлов у 25 % *Populus angustifolia* и 53 % — у *P. fremontii*. На сброшенных листьях погибает 98 % тлей (А. Williams, Т. Whitham, 1986).

Активные пути защиты от инвазирования свойственны животным и выражаются в различных формах иммунитета. Первым звеном иммунных реакций оказываются покровы, препятствующие внедрению паразита в организм хозяина. Эта функция у ряда форм усиливается выделением ядовитой или (и) бактерицидной слизи. Второе звено иммунитета представлено фагоцитозной активностью специфических клеток крови и ретикулоэндотелиальной системы, пожирающих или разрушающих клетки болезнетворных бактерий. Третье звено — биохимические иммунные реакции организма хозяина в виде выработки антител, антитоксинов и агглютининов.

Животным свойственны разные способы самоочистения. Паразиты противопоставляют этому формирование адаптивной формы тела (уплощенной у эктопаразитов, округло-удлиненной у паразитических червей), твердых и упругих покровов (блохи, вши и др.), прочной кутикулы (черви) и т. п.

Если в цикле паразита имеется свободная стадия, она тоже часто характеризуется появлением структур, увеличивающих пассивную устойчивость к неблагоприятным воздействиям внешней среды. Это различного рода цисты и подобные им образования у простейших, прочные оболочки яиц червей и некоторых насекомых и др.

Наличие свободной стадии свойственно многим паразитам из разных таксонов. Появление ее эволюционно связано, видимо, с тем, что бесконечное размножение в одном организме хозяина невозможно уже в силу его смертности. Задача смены хозяина вызвала появление подчас довольно сложных циклов развития с включением в них одного или более промежуточных хозяев. Резко снижающаяся в таких случаях вероятность благополучного прохождения полного цикла компенсируется повышением плодовитости, масштабы которой у паразитов достигают рекордных в животном мире величин. Так, например, солитер *Taenia saginata* продуцирует до 600 млн. яиц в год. Аскарида *Ascaris lumbricoides* за 5—6 месяцев половой зрелости образует 50—60 млн. яиц. Их вес в 1700 раз превосходит массу самки. Заполненная яйцами матка паразитирующей в полости тела шмелей нематоды *Sphaerularia bombi* в 12—15 тысяч раз превышает объем тела самого животного. Заметим, что свободноживущие нематоды продуцируют сотни, а иногда даже десятки яиц.

Успех в осуществлении сложных циклов развития паразитов определяется тем, насколько они соответствуют особенностям биологии их хозяев. Для многих паразитов характерна четкая синхронизация годовых циклов с аналогичными ритмами жизнедеятельности их хозяев.

Например, паразитирующие в мочевом пузыре лягушек сосальщики *Polystomum intergerrimum* начинают продуцировать яйца одновременно с началом икротетания у хозяев. Яйца выводятся наружу вместе с половыми продуктами лягушек. Личинки живут некоторое время свободно, а затем прикрепляются к наружным жабрам головастика. По мере редукции жабр они попадают в глотку, а оттуда по пищеварительному тракту (по пути превращаясь во взрослое животное) проникают в клоаку и затем в мочевой пузырь.

Надежное попадание в организм хозяина жизненно важно для паразитов; отсюда — формирование подчас очень сложных адаптаций, до тонкостей учитывающих особенности биологии хозяина (или хозяев, если их несколько). Так, у блох предимагинальные стадии развития проходят вне организма хозяина. Для взрослых особей вероятность попадания на хозяина увеличивается соответственно скорости прыжка. Прыжок крысиной блохи длится всего 1,2 мс, достигая 140-кратного ускорения. Такой прыжок обеспечивается с помощью особого белка релизина, который быстро высвобождает энергию после сжатия (подобно упругой резине). Эффективность его функции очень велика: 90—97 % энергии возвращается в виде механической работы. «Прицеливание» осуществляется в основном с помощью обоняния при дополнительном участии зрительных и температурных рецепторов.

В отличие от этого у клещей р. *Ixodes* нападение на хозяина обеспечивается «тактикой выжидания» и связанной с этим способностью к длительному (до 4—10 лет) голоданию. Эти клещи очень точно реагируют на приближающегося хозяина с помощью обоняния. Как показали эксперименты, наиболее выраженным аттрактантом служит масляная кислота, содержащаяся в поте млекопитающих.

Не менее тонкое соответствие биологии хозяев может выражаться в стереотипах поведения. Так, мухи *Pachyophthalmus africa* откладывают яйца в гнездах одиночной осы *Eumenas maxillosus*, где личинки питаются гусеницами, запасенными осой для своего потомства (оса обездвигивает гусениц укусом в нервный узел). Готовая к откладке яиц муха следует за осой, которая «приводит» ее к своему гнезду. Дождавшись, когда оса улетит, муха проникает в гнездо и откладывает яйца на находящихся там гусениц. Характерно, что из отложенных яиц тотчас же вылупляются личинки; это повышает вероятность воспользоваться пищей раньше, чем это сделают личинки осы. Такая цепь взаимосвязанных адаптаций сильно облегчает сложную форму «гнездового паразитизма».

Физиологические механизмы, синхронизирующие деятельность паразита и хозяина в каждом конкретном случае, не всегда изучены достаточно хорошо. На примере кроличьей блохи экспериментально показано, что в этом процессе большое значение имеют химические формы связи, при которых организм хозяина регулирует деятельность

паразита. Самцы и самки этих блох кормятся только на беременных крольчихах, привлекаемые циркулирующими в их крови половыми гормонами. Уровень этих гормонов резко возрастает после овуляции (у кроликов она провоцированная, т. е. происходит не спонтанно, а под влиянием спаривания и оплодотворения). В этот период блохи сосут кровь, но не размножаются. В последней трети беременности у крольчих повышается содержание в крови кортикостероидов; попадая в организм блохи, эти гормоны обуславливают развитие у них гонад и созревание половых продуктов. Комплекс гормонов, связанных с родами, стимулирует переход блох на новорожденных крольчат, а высокий уровень гормона роста и кортикоидов в их крови индуцирует у блох оплодотворение и откладку яиц. Через две недели количество гормонов роста и особенно кортикоидов в крови крольчат снижается, и блохи опять переходят на взрослых крольчих. При этом гормоны желтого тела, содержащиеся в крови крольчих, вызывают дегенерацию гонад у блох¹.

Вылупившиеся из яиц личинки блох живут в почве норы, а вышедшие из куколок молодые блохи поселяются на крольчатах, у которых к этому времени уже сформировался шерстный покров.

В масштабах биоценоза тесные паразитарные связи объединяют ряд видов специфическими взаимоотношениями; на этой почве формируются внутрисистемные структурные образования, которые нередко называют *паразитарными системами* или *паразитоценозами*. Между этими понятиями имеется определенная разница. Паразитоценозом называют комплекс видов, поражающих одного общего хозяина; в это понятие включаются как постоянные эндо- и эктопаразиты, так и временные (например, «паразитоценоз норы» грызунов). Паразитоценоз по структуре и роли в целостном биоценозе сходен с консорциями. Паразитарные системы включают паразитов, набор хозяев их предимагинальных и имагинальных фаз, возбудителей болезней, которых паразиты могут передавать от одного хозяина к другому. Паразитарная система есть часть биоценоза. Характерным примером могут служить природные очаги инфекций, в состав которых включаются возбудитель болезни (вирус, бактерия или простейшее), паразиты (чаще всего членистоногие), выступающие в качестве переносчиков инфекции, и теплокровные носители, являющиеся хозяевами этих паразитов. Строго говоря, и сам возбудитель по отношению к теплокровным хозяевам выступает как паразит.

Так, в природных очагах чумы возбудитель хранится в теплокровных носителях (различные грызуны: сурки, суслики, песчанки и др.).

¹ Механизмы взаимосвязанных циклов паразита и хозяина подтверждены в эксперименте с различными комбинациями гормональных инъекций кастрированным кроликам.

Паразиты-членистоногие (блохи), питаясь на грызунах, передают возбудителя от одного животного к другому, поддерживая таким образом постоянную циркуляцию его в популяциях грызунов.

В очагах клещевого энцефалита возбудитель (вирус) циркулирует по более сложной схеме: как уже говорилось, личинки клещей питаются на мелких млекопитающих, нимфы — на млекопитающих средних размеров и наземно-гнездящихся птицах, имаго — на крупных зверях. Вирус постоянно переходит по этим «ступеням» циркуляции; более того, пассирование через разных хозяев способствует поддержанию его жизнеспособности и вирулентности.

По составу видов, обеспечивающих циркуляцию инфекции в природном очаге, заболевания подразделяются на трансмиссивные и нетрансмиссивные. Первые включают полный набор компонентов, описанных выше; передача возбудителя от одного теплокровного хозяина к другому идет через эктопаразитов-переносчиков. Таковы чума, туляремия, сезонные энцефалиты и др. Нетрансмиссивные заболевания передаются при непосредственном контакте носителей или через среду; звено переносчиков в этом случае выпадет (лептоспирозы, листериоз и др.).

Обеспечение устойчивой циркуляции инфекции в природных очагах определяется тесной биологической «подгонкой» видов, составляющих паразитарную систему, друг к другу и приспособленностью системы паразитарных связей к конкретным условиям существования. Природный очаг инфекции может рассматриваться как структурно-функциональная часть биоценоза (Н.П. Наумов, 1963).

Комплекс адаптаций, определяющих «подгонку» биологии паразита к особенностям морфологии, физиологии и экологии их хозяев, создает высокий уровень специализации паразитов, степень которой прямо пропорциональна тесноте взаимосвязей. По существу, паразитизм есть одна из форм симбиоза, ключевой признак которого заключается в том, что по крайней мере один из партнеров в определенной степени возлагает на другого регуляцию своих отношений с внешней средой. Паразитизм отличается от комменсализма и мутуализма тем, что один из взаимодействующих видов не только не извлекает пользы от такого сожительства, но и испытывает определенную степень угнетения.

Впрочем, обоюдные адаптации приводят к тому, что негативное влияние паразита в большинстве случаев не оказывается фатальным для хозяина — это определяет возможность длительных взаимодействий. «Смягченная» форма паразитирования характерна, например, для трипаносом, поражающих африканских антилоп; в то же время эти кровяные паразиты, попадая в организм человека, вызывают тяжелое заболевание — «сонную болезнь». «Паразитирование на убой» проявляется лишь в случаях массового заражения или в качестве специфиче-

ческого приспособления паразита к прохождению цикла. Примером может служить развитие ремнеца *Ligula intestinalis*. Личинки этого вида попадают в рыб с рачками *Diatomus* — их промежуточными хозяевами. Лигулез резко ослабляет рыб и вызывает их «раздувание», благодаря чему они всплывают в верхние слои воды и становятся легкой добычей рыбоядных птиц (в первую очередь чаек) — окончательных хозяев ремнеца. Половозрелая фаза паразита не причиняет птицам ущерба, т. е. в окончательном хозяине идет «паразитирование на выживание».

Специфическая форма «паразитирования на убой» характеризует группу видов, которые, питаясь за чужой счет, убивают своего хозяина. Таких животных называют «паразитоидами»; примером могут служить уже упомянутые личинки ос, полностью съедающие гусеницу, в которой они вывелись. По существу, это уже не паразитизм, поскольку в таких отношениях отсутствуют взаимные адаптации.

Следует подчеркнуть, что тонкие взаимные приспособления паразитов и хозяев могли сформироваться только в результате длительного совместного существования видов в составе биоценоза. То же относится и к другим рассмотренным выше формам связей смежных трофических уровней. Вне исторического, эволюционного подхода невозможно решение проблемы биоценологических взаимоотношений.

14.2. КОНКУРЕНЦИЯ И МУТУАЛИЗМ

Взаимодействия видов в составе биоценоза характеризуются не только связями по линии прямых трофических отношений (на базе цепей питания), но и по многочисленным косвенным связям, объединяющим виды как одного, так и разных трофических уровней (т. е. на основе трофических сетей). Такие отношения могут иметь негативный характер (принцип взаимного исключения) или же, напротив, быть обоюдовыгодными (принцип взаимного притяжения). При этом отношения могут строиться как на трофической основе, так и на других особенностях биологии и использования ресурсов среды.

Конкуренция. Эта форма взаимоотношений возникает в тех случаях, когда два вида (их может быть и больше) используют одни и те же ресурсы (пища, пространство, убежища и т. д.). История формирования конкретных биоценозов всегда связана с выработкой приспособлений, смягчающих конкуренцию; в противном случае менее конкурентоспособный вид вытесняется из состава сообщества. В принципе различают две формы конкурентных отношений: прямая конкуренция (*интерференция*) и косвенная (*эксплуатация*). При прямой конкуренции между видовыми популяциями в биоценозе складываются направленные антагонистические отношения, выражающиеся в разных формах взаимного угнетения: драки, перекрытие доступа к ресурсу, химическое подавление конкурента и т. п. Фактически при интерференции реализуются определенные формы антибиоза.

Косвенная конкуренция выражается в том, что один из видов монополизировал ресурс или местообитание, ухудшая при этом условия существования другого вида, обладающего сходными требованиями к среде и ресурсам. При этом не наблюдается прямых форм воздействия видов друг на друга; успех в конкурентной борьбе определяется биологическими особенностями видов: интенсивность размножения, скорость роста, плотность поселения, интенсивность использования ресурсов и т. п. Так, в классических опытах Т. Парка (T. Park, 1954) показано, что конкурентоспособность двух видов мучных хрущей р. *Tribolium* определяется их реакцией на температуру и влажность: при низких температуре и влажности преимущество в конкуренции оказывается на стороне *T. confusum*, а при высоких показателях тех же факторов выигрывает *T. castaneum*.

Независимо от конкретной формы взаимодействий эффект их проявляется в вытеснении одного вида другим. Модельные опыты, проведенные Г.Ф. Гаузе (1934) на инфузориях, привели его к формулированию широко известного принципа конкурентного исключения. Экспериментируя с *Paramecium caudatum* и *P. aurelia*, он убедился, что в одновидовых культурах нарастание численности популяции обоих видов шло по классической S-образной кривой, тогда как в смешанных культурах по такому типу развивалась лишь популяция *P. aurelia*, а *P. caudatum* постепенно элиминировалась (рис. 14.5). В обобщенном виде результаты этих опытов показывают, что виды, конкурирующие за общий ресурс или местообитание, не могут входить в состав одного биоценоза.

Правило конкурентного исключения вряд ли можно воспринимать как абсолютное, что иногда делается. В самом деле, если его принять в той формулировке, что взаимоисключаются виды, занимающие общую экологическую нишу, то встает вопрос о том, что принимается за такуюю. Если нишу обозначать как «экологическое пространство вида, в котором он не имеет конкурентов» (см. гл. 13), правило Г.Ф. Гаузе становится тавтологическим и теряет смысл. Если речь идет

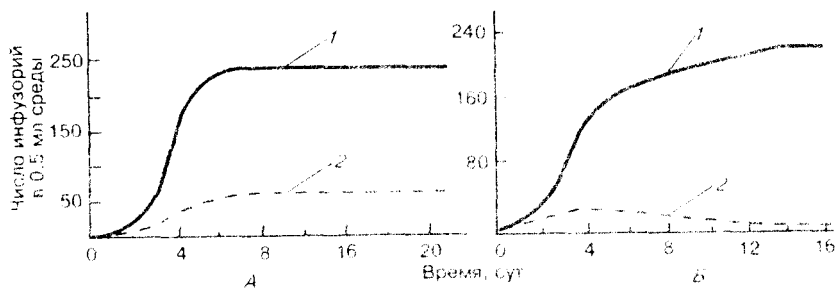


Рис. 14.5. Динамика популяции инфузорий *Paramecium aurelia* (1) и *P. caudatum* (2) в одновидовых (А) и смешанных (Б) культурах (из А.М. Гидарова, 1990)

просто о конкуренции за ресурс, реальное положение таково, что становление биоценологических систем связано с расхождением ниш, снижением уровня конкуренции. В таком варианте правило конкурентного исключения подразумевает пространственное (а иногда и функциональное) разобщение видов в составе биоценоза. Абсолютное вытеснение, изучая современный состав экосистемы, зафиксировать практически невозможно. Пожалуй, только изучение островных фаун дает примеры этого процесса. Неоднократно отмечалось, что в комплексах островов конкурирующие виды не встречаются вместе, хотя и заселяют близко расположенные острова. Так, на островах Средиземного моря встречаются ящерицы лишь одного из двух видов — *Lacerta sicula* или *L. melisellensis*, но никогда не представители обоих видов (Э. Майр, 1968).

Территориальное размежевание конкурирующих видов известно достаточно широко. Так, взрослые особи «морского желудя» *Balanus* не поселяются на скалах выше приливной зоны, так как не выдерживают высыхания. Более мелкие *Chthamalus*, напротив, встречаются только выше этой зоны. Хотя личинки их оседают и в зоне поселения *Balanus*, образованию здесь колоний взрослых особей препятствует прямая конкуренция со стороны баянусов, которые способны физически сорвать конкурентов с субстрата. В свою очередь, баянусы *B. glandula* на скалистой литорали могут быть вытеснены мидиями *Mytilus californianus*. Однако позднее, когда мидии занимают все пространство, баянусы начинают селиться на их раковинах, вновь повышая свою численность (Н. Lee, W. Ambrose, 1989).

У планктонных клadoцер конкуренция отражается на вертикальном распределении видов. Так, в некоторых озерах Италии рачки *Bosmina coregoni* в начале марта заселяют верхние слои воды, а по мере нарастания численности дафний *D. hyalina* опускаются на глубину 30—50 м. Во второй половине лета в верхних горизонтах начинают доминировать *Diaphanosoma brachyurum*, а осенью, по мере снижения численности этого вида, здесь снова повышается обилие *Bosmina*. Конкурентный характер вертикальных миграций подтверждается тем, что в озерах, где отсутствуют конкуренты, *Bosmina coregoni* в течение всего лета наиболее многочисленны в приповерхностных слоях воды (R. Bernardi, E. Soldavini, 1979).

На okayмляющем рифе Синайского полуострова наблюдения за рыбами показали, что разные виды груперов (род *Cephalopholis*) встречаются в разных биотопах: *C. argus* доминирует на мелководной части рифа на плоских участках и на стенках; *C. miniatra* встречается на глубине 10—30 м на изолированных отдельных рифах; *C. hemistiktos* — на плоском дне и на участках с битыми кораллами, а *C. sexmaculata* — доминируют на глубине более 30 м. В местах перекрытия зон обитания отмечены агонистические формы поведения и установление размерной межвидовой иерархии (M. Shpigel, L. Fishelson, 1989).

Пространственное разобщение близких видов отмечено у коллембол семейства Isotomidae. Показано, что в случае обитания двух-трех видов р. *Tetracanthella* в одном районе наблюдается четкое разделение их по биотопам или микростанциям; виды этого рода (как и рода *Parisotama*) никогда не обнаруживаются в одной пробе (М.Б. Потапов, 1992). Опыты с саламандрами в горной части Северной Каролины (США) показали, что удаление с опытных территорий доминирующих по численности *Plethodon jordani* повышало обилие *P. glutinosus*. Эксперименты обратного характера не вызывали повышения численности вида-доминанта, хотя и изменяли возрастной состав его популяции в сторону увеличения доли молодых.

В конкуренции за гнездовые убежища большая синица *Parus major* доминирует над более мелкой лазоревкой *P. caeruleus*, захватывая дуплянки с летком большего диаметра. Вне конкуренции лазоревки предпочитают леток в 32 мм, а в присутствии большой синицы селятся в дуплянках с летком 26 мм, непригодных для конкурента.

Очень большой материал получен по территориальному вытеснению у конкурирующих видов грызунов. В частности, в лесных биоценозах конкуренция между лесными мышами р. *Apodemus* и рыжими полевыми р. *Clethrionomys* ведет к регулярным изменениям биотопического распределения этих видов. В годы с повышенной численностью лесные мыши заселяют разнообразные биотопы, вытесняя рыжих полевок в менее благоприятные места. Полевки при численном превосходстве широко расселяются в стаии, из которых ранее были вытеснены мышами. Эксперименты с совместным содержанием модельных групп этих видов дали в принципе сходные результаты. При этом было показано, что механизм конкурентного разделения мест обитания основан на агрессивных взаимодействиях. То же подтверждено и при полевых наблюдениях: в Бельгии на специальных прикормочных столиках результат схваток лесных мышей и рыжих полевок определялся только разницей в размерах тела. На видовом уровне это означает примерно равную конкурентоспособность — отсюда и колеблющийся эффект территориального распределения.

Подобного рода территориальное вытеснение описано и для ряда других видов грызунов: хомячков р. *Peromyscus*, полевок р. *Microtus*, сурков (*Marmota baibacina* и *M. sibirica*), песчанок р. *Gerbillus* и др.; роль конкуренции в этом процессе подтверждается случаями, когда в отсутствие конкурентов вид расширяет набор занятых местообитаний (обзор см. Ю.М. Смирин, 1991). Несомненно, процесс пространственного размежевания включает разделение не только территории, но и различного рода ресурсов, фактически отражая сужение и специализацию экологических ниш видов-конкурентов.

Механизмы конкурентного вытеснения весьма разнообразны. Наиболее ярко этот процесс выражен в явлении антибиоза, при котором

метаболиты одного вида (или группы биологически сходных видов) смертельны для другого вида (или видов). В природе антибиоз довольно часто встречается у микроорганизмов, о чем говорилось выше.

У растений близкие по механизму отношения получили название аллелопатии¹. Так, некоторые виды, не требовательные к высокому содержанию азота в почве, способны подавлять корневыми выделениями деятельность азотфиксирующих бактерий и таким образом «закреплять» за собой бедные азотом почвы (залежи и др.). Известны и другие механизмы подавления: перехват минеральных веществ и влаги, создание неблагоприятных световых условий для конкурента и т. п.

У животных антибиоз, как таковой, не наблюдается, но подавление каких-либо форм жизнедеятельности конкурентов встречается часто и может иметь различную природу. Так, морские ежи, скопившиеся на прибрежных водорослях, физически устраняют со своих пастбищ других потребителей этого корма. опыты с удалением морских ежей показали, что заросли водорослей немедленно заселялись другими видами животных. При соприкосновении мшанок, губок, асцидий колонии более конкурентоспособного вида обрастают колонии «соперников», блокируют их и тем прекращают их рост. У мадрепоровых кораллов особи более агрессивного вида, выбрасывая мезентериальные нити, облепляют ими соседние полипы другого вида. Высокая агрессивность позволяет охранять пространство даже медленно растущим кораллам в присутствии быстрорастущих (А.С. Константинов, 1986).

Достаточно широко распространено химическое подавление деятельности конкурентов. Так, в эксперименте скорость фильтрации у диаптомуса *Diaptomus tyrrelli* снижается на 60 % в присутствии экологически близкого фильтрата *Epischura nevadensis*; обратного влияния не отмечено. Ингибирующий эффект проявлялся и в том случае, когда диаптомусов помещали в сосуд, в котором раньше содержались эпишуры; при этом, если эту воду пропускали через тонкий фильтр, эффект подавления исчезал. На этом основании полагают, что ингибирующий агент представлен каким-то крупномолекулярным соединением (G. Folt, Ch. Goldman, 1981).

У высших животных пространственное вытеснение обычно осуществляется с участием агрессии и иных форм территориального поведения. Хорошие примеры дают некоторые виды коралловых рыб. Многие из них занимают однотипные биотопы, питаются практически одинаково, используют сходные убежища. Территориальное поведение этих рыб направлено не только на особей своих популяций, но и на представителей других видов, по крайней мере имеющих сходные размеры. При таких отношениях агрессивность, демонстрации и маркировка участков имеют межвидовой характер. Подобным образом и

¹ От греч. *allelon* — взаимно, *pathos* — страдание.

реакция избегания в ответ на территориальное поведение осуществляется стереотипно, независимо от видовой принадлежности рыбы-резидента. У близких видов такие взаимоотношения выражены наиболее отчетливо. Например, у двух видов р. *Embiotica* территориальное поведение служит причиной четкого разделения биотопов: более агрессивные *E. lateralis* заселяют мелководные участки, заросшие микрофитами и более богатые кормом; *E. jacksoni* держатся на большей глубине, на менее кормных участках, плотно покрытых прикрепленными животными и мелкими водорослями. После искусственного изъятия *E. lateralis* с одного из рифов, *E. jacksoni* переселились в освобожденные мелководные участки, тогда как удаление *E. jacksoni* не изменило распределения *E. lateralis*. Эти эксперименты подтвердили, что особенности распространения изученных видов объясняются конкурентными отношениями: в результате агрессии со стороны более сильного конкурента *E. jacksoni* вытесняется в менее благоприятные места обитания.

Среди птиц и млекопитающих агрессия — главная форма отношений, определяющих конкурентное вытеснение одних видов другими в процессе борьбы за общие ресурсы.

Таким образом, конкурентные взаимодействия оказывают существенное влияние на структуру биоценозов. На основе конкуренции формируется социальная иерархия видов в составе сообщества с выделением доминирующих и второстепенных форм, определяется размещение видов по вариантам местообитаний и уровень их численности (биомассы). Длительное сосуществование биологически сходных видов способствует их специализации, сужению и расхождению видовых экологических ниш, а в эволюционных масштабах времени выступает как одна из движущих сил видообразования.

Мутуализм. Понятие «симбиоз» употребляется для обозначения любых форм тесного сожительства организмов разных видов. Такие отношения, при которых оба взаимосвязанных вида получают определенные преимущества, обозначают как мутуализм¹. Классические примеры мутуалистических отношений — актинии и обитающие в венчике их щупалец рыбки, а также раки-отшельники и актинии; эти взаимоотношения включают как форические, так и трофические связи. Известны и другие примеры подобного типа отношений. Так, червь

¹ Следует иметь в виду, что в литературе встречаются несовпадающие трактовки терминов «симбиоз» и «мутуализм». В ряде случаев под мутуализмом понимается любое обоюдовыгодное сожительство, а термином «симбиоз» обозначают наиболее тесные мутуалистические связи, исключающие возможность самостоятельного существования хотя бы одного из симбионтов. В данной книге принято более широкое понимание симбиоза как любой формы сожительства с образованием системы взаимосвязей; мутуализм в этом случае обозначает вариант симбиоза, при котором эти взаимосвязи обоюдно выгодны (позитивны). Именно такая трактовка принята в большинстве современных работ (см.: Биологический энциклопедический словарь. — М.: Сов. энциклопедия, 1968. С. 574).

Aspidosiphon в молодом возрасте прячет свое тело в маленькую пустую раковину брюхоногих моллюсков. На раковине оседает личинка полипа *Heterosammia*. Полип разрастается, плотно — наподобие муфты — охватывая червя. Последний переносит на себе симбионта с места на место, а полип защищает червя своими стрекательными клетками.

Более тесные и биологически более значимые формы связей возникают при так называемом эндосимбиозе — сожительстве, при котором один из видов (чаще микроорганизм) поселяется внутри тела другого. Таковы, в частности, мутуалистические отношения высших животных с бактериями и простейшими кишечного тракта; биологическое значение этой формы симбиоза рассматривалось выше.

Многие животные содержат в своих тканях фотосинтезирующие организмы (главным образом низшие водоросли). Включение в клетки тела хлорелл или зооксантелл известно для ряда инфузорий, радиолярий, губок, кишечнорастворных, моллюсков и даже позвоночных животных. Впрочем, поселение зеленых водорослей в шерсти ленивцев не связано со взаимными метаболическими отношениями; водоросли используют шерсть как субстрат, а для ленивца такое сожительство создает подобие покровительственной окраски.

В остальных случаях водоросли-симбионты активно снабжают организм гетеротрофного партнера продуктами фотосинтеза. При этом их роль в процессе метаболизма и продукции гетеротрофов может быть достаточно велика. Поселяющиеся в эктодерме гидры *Hydra viridis* хлореллы до 30 % продукции фотосинтеза отдают в организм полипа, который защищает их от неблагоприятных воздействий среды. Зеленые водоросли, поселяющиеся в инфузориях *Paramecium bursaria*, отдают хозяину половину продуктов фотосинтеза, получая взамен, помимо защиты и устойчивой среды обитания, также и CO_2 для фотосинтеза (А. Науек, 1990). Подсчитано, что зооксантеллы обеспечивают 63—69 % суточного расхода энергии кораллов; остальное определяется гетеротрофным питанием и поглощением растворенных органических веществ (L. Muscatine et al., 1981). Аспидии с симбионтами на свету включают в ткани в 4—5 раз больше меченой CO_2 , чем в темноте. Для некоторых рифообразующих кораллов показана возможность нормального роста только за счет зооксантелл. Исключительно за счет симбионтов живет турбеллярия *Convoluta roscoffensis*. Зеленая водоросль *Platymonas convolutae*, поселяющаяся в межклеточных пространствах, обеспечивает обмен углеводов и аминокислот в организме червя, а последний способствует созданию оптимальных условий для фотосинтеза (А. Науек, 1993).

В процессе установления мутуалистических связей между водорослями и гетеротрофными хозяевами выделяют 4 этапа: контакт зеленой клетки с хозяином, включение ее в тело животного, интеграцию регуляторных механизмов и, наконец, возникновение потока питатель-

ных веществ между водорослью и ее гетеротрофным хозяином (D. Smith, 1981). Первые два этапа не специфичны; известно, что ткани хозяина могут случайно включать чужеродные элементы (это показано и экспериментально). Закономерные взаимосвязи начинаются со взаимной интеграции регуляторных механизмов. В системе этих связей гетеротрофный организм в какой-то степени ингибирует деление водорослевых клеток; позднее начинается выделение водорослями в клетки хозяев углеводов и азотистых веществ (в организм хозяина может поступать до 70 % связанного в процессе фотосинтеза углерода). Такие отношения специфичны: будучи выделенными из организма-гетеротрофа, водоросли прекращают выделение питательных веществ во внешнюю среду. Между водорослями и гетеротрофами устанавливаются какие-то, еще не выясненные химические механизмы «узнавания», обеспечивающие необходимую частоту контакта. Подобные сигнальные связи характерны и для других форм мутуализма.

Мутуализм автотрофных и гетеротрофных организмов известен и в форме использования бактерий-хемосинтетиков. По-видимому, именно таким путем питаются обитающие в районах рифтовых термальных вод погонифоры; в их трофосоме обнаруживаются кристаллы серы. Способность к использованию метанооксидающих и хемоавтотрофных тионовых бактерий на базе мутуалистических связей выявлена у некоторых двусторчатых моллюсков и других гидротермальных беспозвоночных (В.Ф. Гальченко и др., 1988).

Своеобразен симбиоз многих глубоководных рыб со светящимися бактериями. Эта форма мутуализма обеспечивает столь важную в абсолютной темноте световую сигнализацию. Светящиеся бактерии, поселяясь в теле рыб, концентрируются в особых участках тканей, формирующих светящиеся органы — фотофоры. Например, у глубоководных удильщиков *Chaenophryne draco* такой орган имеет вид железы, в просвете которой поселяются палочковидные бактерии. Излучаемый ими свет через систему специальных световодов (соединительно-тканый стержень, окруженный отражающими и пигментными слоями) испускается узкими пучками (O. Munk, E. Bertelsen, 1980). Показано, что ткани светящихся органов обильно снабжаются питательными веществами, необходимыми для жизни бактерий. Светящиеся бактерии активно проникают в покровы рыб, а по некоторым данным и в яйцеклетки, передаваясь таким путем потомству. Светящиеся органы имеются и у некоторых других животных, в частности у некоторых головоногих моллюсков.

Мутуалистические формы отношений известны и в растительном мире. В частности, взаимные метаболические связи в сфере корневой системы высших растений устанавливаются с микоризообразующими грибами, с азотфиксирующими бактериями. Симбиоз с микоризообразующими грибами обеспечивает растения минеральными веществами

ми, а грибы — сахарами. Подобным образом азотфиксирующие бактерии, снабжая растение азотом, получают от него углеводы тоже в виде сахаров.

На базе этих отношений формируется комплекс адаптаций, обеспечивающих устойчивость и функциональную эффективность мутуалистических взаимодействий.

Глава 15

ДИНАМИКА ЭКОСИСТЕМ

Сложные межвидовые взаимоотношения, определяющие функциональную целостность экосистем, отличаются относительной «свободой» структурных связей между отдельными компонентами. Виды в составе конкретных биоценозов могут викариировать, т. е. замещаться сходными по биологии другими видами. В зависимости от динамики численности и биологической активности отдельных популяций меняется направленность и интенсивность потоков веществ и энергии. Нестабильность абиотической составляющей экосистем определяет колебательный характер состава и функциональных связей в биоценозах. Иными словами, биоценозы как открытые системы, отличающиеся существенной ролью вероятностных процессов в их функционировании, непрерывно изменяются и развиваются под влиянием многих эндогенных и экзогенных факторов. Динамичность — одно из фундаментальных свойств экосистем, отражающее не только зависимость их от комплекса факторов, но и адаптивный ответ системы в целом на их воздействие.

Масштабы времени, в которых выражается динамика экосистем, различны: изменения в биоценозах могут иметь суточную или сезонную ритмику, длиться на протяжении ряда лет или же охватывать целые геологические эпохи, отражая развитие биосферы в целом.

15.1. СУТОЧНЫЕ И СЕЗОННЫЕ АСПЕКТЫ ЭКОСИСТЕМ

Изменения облика биоценозов, связанные с динамикой активности, сезонными ритмами в жизни растений и животных, сменами видового состава на протяжении годового цикла, отражают комплекс приспособлений экосистемы в целом к суточной и сезонной динамике условий существования. Характерной чертой такого типа динамики является сохранение принципиальных свойств данной экосистемы, поддержание ее целостности и функциональной устойчивости. Даже сезонные изменения видового состава входят в общую характеристику каждой данной экосистемы, поскольку закономерно повторяются год за годом.

Суточные аспекты биоценозов. При закономерных ритмичных изменениях в масштабах суток не происходит принципиальных пере-

строек видового состава и основных форм взаимоотношений в биоценотической системе. Подчеркивая это, обычно говорят не о суточной динамике, а о суточных аспектах биоценоза. Смена аспектов в этом масштабе времени определяется характером активности тех видов, которые отличаются отчетливой суточной ритмикой жизнедеятельности. Так, в лесах умеренной зоны в дневном аспекте биоценоза господствуют насекомые, птицы и некоторые другие животные, отличающиеся дневной активностью; среди цветковых растений в период цветения красочный дневной аспект определяется тем, что большинство видов раскрывает цветки днем. В ночное время на первое место выходит активность ночных видов животных (ночные бабочки, многие млекопитающие, из птиц — козодои, совы и некоторые другие), а также растения, опыляемые ночными животными.

Среди рыб также имеются формы с дневной или ночной активностью. Известны суточные вертикальные миграции планктона и сопутствующие им перемещения ряда планктоноядных животных. Число примеров можно было бы увеличить.

В некоторых случаях суточные аспекты биоценозов определяются экзогенно. Так, в пустынях континентального климата днем — в самое жаркое время суток — наблюдается резкий спад активности большинства видов — даже тех из них, которые в принципе отличаются дневной активностью. Более того, в летний период, когда суточные изменения температуры наиболее экстремальны, ряд дневных видов меняет характер активности на сумеречную, а подчас и на ночную (некоторые насекомые, змеи и др.).

Суточные аспекты биоценозов отражают их «нишевую структуру». Разделение периодов активности во времени снижает уровень прямой конкуренции (интерференции) и таким образом открывает возможность сосуществования видов со сходными биологическими требованиями. Эксплуатационная конкуренция при этом в принципе сохраняется, но отличия во времени активности с неизбежностью влекут за собой некоторый «сдвиг» в пищевых спектрах, а стало быть, ослабление конкурентных связей и в этом аспекте. В целом расхождение в суточной активности приводит к усложнению биоценоза, повышению биологического разнообразия и более полному использованию ресурсов среды.

Сезонные аспекты биоценозов. Сезонные изменения затрагивают более фундаментальные характеристики экосистем. В первую очередь это касается видового состава биоценозов. В неблагоприятные сезоны года ряд видов мигрирует в районы с лучшими условиями существования. Такое явление хорошо известно для перелетных птиц, ряда видов копытных млекопитающих и др. Оседлые виды составляют основное ядро биоценоза, тогда как сезонные определяют его облик, а также характер биоценологических связей в отдельные периоды.

Некоторые виды отличаются «пульсирующим» характером сезонной активности. Они переносят неблагоприятные периоды в состоянии заторможенной жизнедеятельности (диапауза насекомых, оцепенение пойкилотермных и спячка гомойотермных животных, инцистирование простейших и т. п.).

Растительные сообщества также меняются по сезонам как структурно (листопад, выпадение однолетников, засыхание травянистой растительности), так и функционально (изменение интенсивности фотосинтеза, накопления биомассы и пр.).

Во всех случаях уменьшение числа активных видов влечет за собой снижение общего уровня биогенного круговорота веществ. Таким образом, такой «формальный» параметр, как число видов, оказывается важным фактором регуляции биосферных процессов.

Сезонные аспекты биоценозов лучше всего выражены в ландшафтно-климатических зонах, отличающихся резкими изменениями физических параметров среды летом и зимой. В частности, они хорошо выражены в тундрах, для которых в летнее время характерен большой набор видов птиц, насекомых и других животных; на зиму большая часть из них мигрирует на юг (большинство птиц, северные олени), а другие впадают в оцепенение и выключаются из активной жизни (насекомые, другие беспозвоночные). Длинная полярная ночь, закрывающая возможность фотосинтеза, еще более усугубляет функциональную значимость сезонной динамики тундровых экосистем.

В тропиках сезонность функционирования биоценозов выражена не столь ритмично, но все же имеет место. Наиболее распространенная ее форма — смена засушливых и влажных периодов — явление не столь ритмичное, как смена летних и зимних аспектов, но биологически не менее значимое.

Сезонные биологические процессы в водной среде связаны с гидрологическими сезонами. Они не совпадают в различных зонах и характеризуются закономерными колебаниями видового состава водных организмов, их биомассы и биологической активности. Так, морские планктонные сообщества демонстрируют отчетливую смену фаз развития во времени. «Биологическая весна» характеризуется массовым развитием фитопланктона («период цветения моря»), тогда как большинство видов зоопланктона на этом фоне начинает размножение. «Биологическое лето», напротив, отличается массовым развитием зоопланктона и уменьшением биомассы планктонных водорослей. «Биологическая осень» в арктических морях знаменуется общим уменьшением планктона, а в морях умеренной зоны в это время наблюдается «осеннее цветение» — вторая вспышка численности планктонных организмов. Зима — время минимума биомассы планктона, причем многие виды проводят этот сезон в покоящихся стадиях. Длительность отдельных сезонов широко колеблется: в тропиках веге-

тационный сезон длится практически круглый год, а в арктических морях — обычно не более 2—3 месяцев.

Как уже говорилось, суточные и сезонные аспекты биоценозов хотя и могут быть связаны с изменениями числа видов, но не затрагивают принципиальных параметров данного типа биоценоза. В этих случаях можно говорить о количественных изменениях, не меняющих качественных характеристик системы. В ряде случаев динамика биоценозов может иметь принципиально иной характер, когда под влиянием комплекса факторов меняются фундаментальные свойства экосистемы, и динамика их выражена серией сменяющих друг друга сообществ.

15.2. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СУКЦЕССИИ

Развитие биоценозов, при котором имеет место замещение во времени одного сообщества другим, называют *экологической сукцессией*¹. В большинстве случаев процессы сукцессии занимают временные промежутки, измеряемые годами и десятилетиями, хотя в отдельных случаях смены сообществ следуют с большей скоростью (например, во временных водоемах). Наряду с этим известны вековые изменения экосистем, отражающие общие пути эволюции биосферы.

Общие понятия о сукцессиях. Разработка проблемы сукцессий началась в ботанике, и по сей день основные положения этой концепции базируются на изучении фитоценозов. Это определяется не только историческими причинами, но и тем, что смены сообществ базируются на функциях автотрофов. Гетеротрофная составляющая биоценозов формируется на базе фитоценоза и лишь вторично начинает влиять на его состав и свойства.

Впервые динамику сообществ описал, по-видимому, Варминг (E. Warming, 1896). Но наиболее существенный вклад в разработку концепции сукцессий сделали американские ботаники Коулес (H. Coules, 1899) и особенно Клементс (F. Clements, 1904, 1916). Основная позиция Ф. Клементса заключается в том, что изменения во времени — естественное свойство экологических сообществ. Первопричиной смены фитоценозов он считал изменение отдельных климатических факторов или их комплекса, а реакция экосистем в виде смены последовательного ряда сообществ представляет адаптивный ответ на экосистемном уровне. Сукцессия, по Ф. Клементсу, завершается формированием сообщества, наиболее адаптированного по отношению к комплексу климатических условий. Такое сообщество он называл «климакс-формация», или просто *климакс*.

Таким образом, концепция климакса подразумевает, что в пределах региона, характеризующегося более или менее однородным климатом, фитоценозы, завершившие сукцессионный процесс, образуют климакс-

¹ От лат. *successio* — преемственность.

совое сообщество независимо от того, с какого типа начиналась сукцессия. Смены растительности, начинающиеся от разных сообществ и заканчивающиеся климаксом, называют *сукцессионными сериями*. Сукцессионные серии в зависимости от условия влажности делят на *гидросерии* (исходными являются сообщества влажных местообитаний) и *ксеросерии* (начинаются от сухих сообществ). Процесс сукцессии меняет их на ассоциации промежуточных по влажности местообитаний (*мезосерии*), которые существуют в динамическом равновесии с региональным климатом. Ф. Клементс полагал, что все серии сукцессионных смен сообществ могут быть только прогрессивными.

Современная концепция экологических сукцессий расходится с представлениями Ф. Клементса лишь по некоторым относительно второстепенным пунктам. Наиболее принципиальный из них заключается в том, что климакс как завершающая формация есть тоже лишь временное состояние; в процессе вековых изменений климата и других свойств среды имеют место «крупномасштабные» изменения экосистем. Кроме того, отрицается жесткая трактовка гипотезы «моноклимакса». По Ф. Клементсу, в одной биоклиматической зоне возможен лишь один вариант климаксового сообщества; современные исследования показали, что многообразие влияний на ход сукцессии приводит к тому, что устойчивым (равновесным) в данных географических условиях могут быть несколько типов биоценозов (гипотеза «поликлимакса») или даже мозаика таких сообществ. Наконец, признано, что в определенных условиях сукцессия может быть регрессивной, направленной на обеднение и упрощение сообществ. Особенно часто сукцессии такого рода (*дигрессии*) возникают в результате антропогенных воздействий на биоценоз, нарушающих оптимальность условий существования тех или иных видов.

Не выдержало испытания временем и утверждение Ф. Клементса об исключительном значении климата как движущей силы сукцессий. Смены сообществ могут происходить и под влиянием других факторов — таких, как изменения рельефа, почвы, гидрологического режима и т. п. Важнейшее значение в современной экологии придается биоценологическим факторам сукцессии: виды растений (а также и животных), участвующие в сукцессионных сообществах, изменяют условия обитания для других видов, таким образом «подготавливая почву» для последующего этапа сукцессии.

В соответствии с этим в современной экологии различают сукцессии *экзоэкогенетические* (или аллогенные) и *эндоэкогенетические* (*автогенные*). В первом случае речь идет о сукцессионных сменах, вызванных внешними, абиотическими причинами. Примеры экзоэкогенетических сукцессий можно найти в различных воздействиях на биоценозы со стороны человека: мелноразливное осушение болот, загрязнение водоемов, неумеренный выпас скота и т. п. Эндоэкогене-

тические сукцессии вызываются в первую очередь изменением структуры и системы связей в существующих сообществах. Впрочем, эти две категории сукцессий взаимосвязаны и могут переходить одна в другую; об этом создатель теории биогеоценологии акад. В.Н. Сукачев писал еще в первой половине текущего столетия (В.Н. Сукачев, 1938, 1942).

Начальный этап сукцессий В.Н. Сукачев называл этапом *сингенеза*. Он определил это понятие как «процесс первоначального формирования растительного покрова, связанный с вселением (миграцией) растений на данную территорию, их отбором в процессе приспособления к ее условиям (эцезисом), затем и конкуренцией между ними из-за средств жизни» (В.Н. Сукачев, 1939). Сингенетическая сукцессия, направляемая исходно исключительно абиотическими свойствами местности, приводит к формированию фитоценоза, после чего сукцессия идет по принципу эндозоогенетической, приводя к устойчивому сообществу, соответствующему понятию климакса.

В наиболее общем виде сукцессии, по Ф. Клементсу, проходят через фазы обнажения (появление незаселенного пространства), миграции (заселение его первыми, пионерными формами жизни), эцезиса (колонизация и приспособление к конкретным условиям среды), соревнования (конкуренция с вытеснением ряда первичных вселенцев), реакции (обратное воздействие сообщества на биотоп и условия существования) и, наконец, стабилизации (формирование климаксового биоценоза). Таким образом, сукцессионные серии начинаются, как правило, с экзозоогенеза, переходящего в эндозоогенез по мере формирования внутренних связей в возникающем фитоценозе.

Важным механизмом стабилизации В.Н. Сукачев считал конкурентные отношения, в процессе которых достигается равновесное состояние, характеризующее завершающее сообщество. Более подробная классификация механизмов сукцессии предусматривает три категории отношений между организмами в сукцессионных сериях. Модель *облегчения* или *стимуляции* соответствует фазе эндозоогенетической сукцессии и заключается в том, что ранние поселенцы своей деятельностью изменяют среду, делая ее доступной для следующей волны колонистов. Модель *толерантности* проявляется в виде конкурентных отношений, в результате которых происходит отбор более толерантных и конкурентоспособных видов. Смена видов основывается на их различии в стратегии потребления ресурсов; виды более поздних стадий более устойчивы. По модели *ингибирования* все виды сообщества способны одновременно колонизировать открывшееся местообитание, устойчивы к вторжению конкурентов, но более поздние вселенцы способны закрепиться и увеличить численность только после выпадения кого-либо из предшественников. Так, в тропических дождевых лесах ползучий кустарнике *Lantana* занимает большие площади, прак-

тически исключая поселение на них деревьев. В прериях сукцессионная стадия однолетников длится до 15 лет, прежде чем они будут замещены многолетниками (Л.Я. Курочкина, В.В. Вухрер, 1987). По этой модели изменение среды предшественниками делает ее менее пригодной для последующих вселенцев (J. Connell, R. Slatuer, 1977).

Виды растений, входящие в состав первичных и последующих сообществ сукцессионной серии, могут отличаться по эколого-физиологическим свойствам. Показано, в частности, что раннесукцессионные виды травянистых и древесных растений отличаются большей скоростью фотосинтеза (F. Bazzaz, 1979). Так, незимующие однолетники потребляют 38—18 мл CO_2 / дм^2 ч, озимые однолетники — 22—20, раннесукцессионные деревья — 26—11, позднесукцессионные деревья — 18—6 мл CO_2 /(дм^2 ч).

При этом сукцессия может проходить как на базе *K*-стратегии (отбор на признаки, способствующие закреплению в сукцессионном ряду), так и по линии *r*-стратегии (эффективные механизмы избегания сукцессионного пресса, поиски и захват новых мест, где сукцессия только началась).

Первичные и вторичные сукцессии. По общему характеру сукцессии подразделяются на первичные и вторичные. *Первичные сукцессии* начинаются на субстрате, не измененном (или почти не измененном) деятельностью живых организмов. Так, через серию промежуточных сообществ формируются устойчивые биоценозы на скалах, песках, обрывах и т. п. Такие сукцессии относятся к категории ксеросерий и называются *ксерическими сукцессиями*. Одна из основных функций сукцессий такого рода — создание (или изменение) почвы первичными колонистами.

Сукцессии, формирующие экосистемы на местах, исходно не заселенных, называют *экогенетическими*. Формирование скальных биоценозов — классический пример таких сукцессий. Процесс начинается с поселения на скалах накипных лишайников. Уже на этой стадии формируется комплекс видов микроскопических водорослей, простейших, нематод, некоторых насекомых и клещей, который способствует созданию первичной почвы. Позднее здесь поселяются другие формы лишайников, специализированные виды мхов; еще позднее — на базе возникшей почвы — вселяются сосудистые растения. Параллельно идет обогащение животного населения.

Сходным образом идет смена сообществ на ледниковых отложениях в виде очень тонкой, бедной биогенами почвы. Наблюдения на Аляске показали, что формирование фитоценоза начинается с мхов и осок; вслед за ними в сообщество включаются стелющиеся, а затем и кустарниковые формы ив. Позднее (примерно через 20—25 лет) возникают ольшатники; вслед за ними появляется ель, которая и составляет основу завершающего сообщества в виде смешанного леса, формирующегося примерно через 100 лет после начала сукцессии.

Гидрические сукцессии начинаются в открытых водах мелких озер, верховых болот, маршей. Постепенное зарастание водными растениями, идущее по краям открытого водоема, ведет к накоплению на дне детрита, образованию накоплений торфа и в конце концов к обмелению водоема. В других местах побережья развивается сплавина из сфагновых мхов и болотных сосудистых растений. Накопление растительной массы способствует образованию почвы. Обмеление вкупе с увеличением толщины сплавины приводит к превращению водоема в болото. Позднее здесь селятся кустарники и древесные породы, идет процесс усыхания болота и развивается лесная растительность. Изменение растительной части сообщества сопровождается сдвигами в фауне: обитатели водоема постепенно замещаются околотовными, а позднее — болотными и лесными видами.

В водной среде сукцессия такого рода прослежена экспериментально (Hewatt, 1935). На поверхности скалы в зоне прилива была очищена от макроорганизмов площадка среди мидиевого биоценоза. Первыми ее заселили водоросли. Вслед за ними вселились питающиеся водорослями животные, в том числе моллюск *Acmaea*. В период размножения на площадку вселились мидии *Mytilus* и усонogie раки *Mitella* и *Balanus*. Эти сидячие формы постепенно расширили занятую площадь, делая местообитание непригодным для *Acmaea*; эти моллюски переместились в более высокую зону, где мидии и усонogie существовать не могут. Поскольку в этом случае сформировался не новый биоценоз, а по существу восстановилось искусственно нарушенное сообщество, в данном случае правильнее говорить не об экогенетической, а о *демутационной* смене. Направленность такого рода более типична для вторичных сукцессий.

Вторичные сукцессии развиваются на субстрате, первоначально измененном деятельностью комплекса живых организмов. Такие сукцессии чаще всего имеют восстановительный (демутационный) характер.

Примером вторичных сукцессий демутиационного типа может служить восстановление климаксового лесного биоценоза после пожаров (а в наше время и вырубок). В таежной зоне Евразии появление открытого пространства на месте еловых лесов в результате пожара или сплошной рубки коренным образом меняет режим освещения, температуры, влажности и других факторов. Изменения эти неблагоприятны для комплекса таежных видов растений и животных, их развитие угнетается. Зато на освещенных, относительно сухих и хорошо прогреваемых местах формируется временное одноярусное сообщество из светолюбивых трав. Первыми здесь развиваются виды с легко распространяемыми семенами: вейник, Иван-чай и др. — это стадия открытой вырубки. Позднее начинается лесовозобновление: прорастают светолюбивые лиственные породы (осина, береза, ивы и др.);

поселяются кустарники. Одновременно формируется связанный с лугово-кустарниковой растительностью комплекс животного населения: многочисленные и разнообразные насекомые и другие беспозвоночные, грызуны, исходно-связанные с лугами и лесными полянами; развитие ягодных кустарников привлекает большое число видов птиц, наличие хорошо прогреваемых мест — рептилий и т. д. Формируется богатое и разнообразное сообщество зарастающей вырубki.

Эта стадия занимает в среднем 2—3 года, после чего начинается интенсивное развитие светолюбивых мелколиственных древесных пород (осины, березы). Постепенно подростные деревья вытесняют кустарники и наиболее светолюбивые виды трав; кустарниково-луговое сообщество сменяется лиственным жердняком — молодым лесом с несомкнутыми кронами. Это влечет за собой и изменение животного

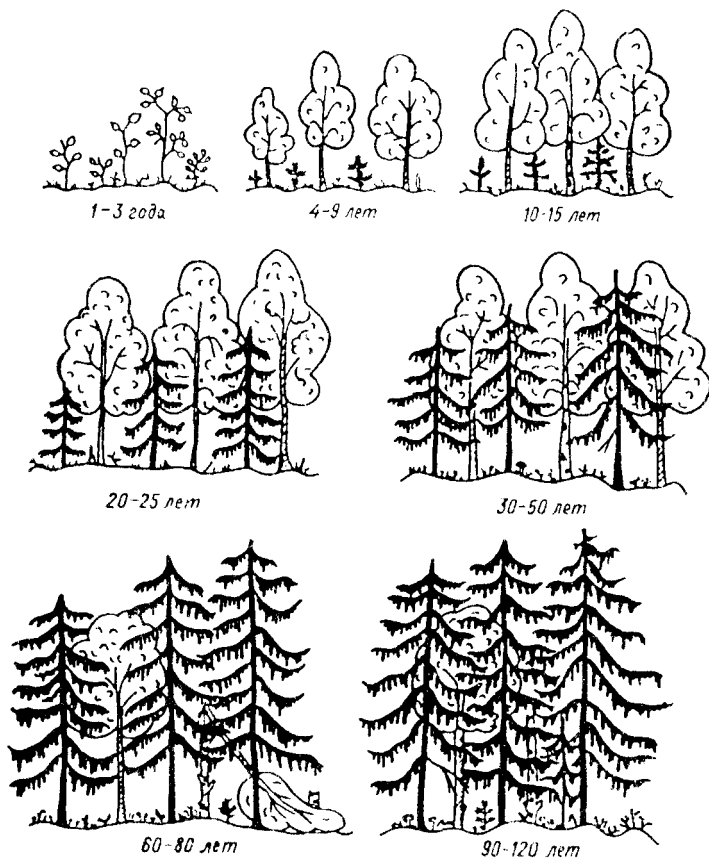


Рис. 15.1. Схема возобновления елового леса после вырубki (по Г. А. Новикову, 1979)

населения: на стадии жердняков оно обедняется за счет эмиграции видов, ранее связанных с кустарниками и богатым разнотравьем. После смыкания крон и перехода сообщества от стадии жердняка в фазу лиственного леса (через 10—15 лет от начала сукцессии) биоценоз вновь несколько усложняется за счет появления более или менее полного комплекта растительности и животного населения, характеризующего спелые лиственные леса. Под древесным пологом, в условиях затенения и повышенной влажности начинается интенсивное прорастание

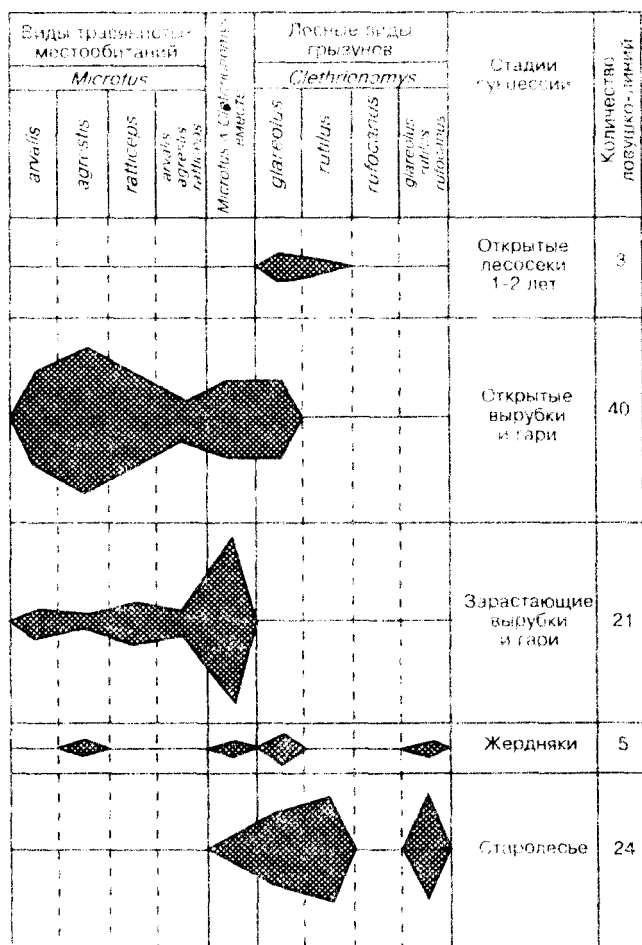


Рис. 15.2. Встречаемость грызунов (по данным учета на ловушко-днях) в лесных и травянистых местообитаниях на разных стадиях восстановления елового леса в Шарьинском районе Костромской области (по М. Н. Корзиной, 1936)

семян ели. Постепенно хвойный молодняк окончательно заглушает луговую травянистую растительность; ее сменяют мхи и лесное разнотравье. Улучшение условий для роста ели ингибирует восстановление мелколиственных лесных пород. Старые лиственные деревья затеняются выходящими в первый ярус елями; смыкание еловых крон еще больше угнетает березы и осины, которые выступают уже в качестве второстепенных членов древостоя. В конце концов лиственные деревья выпадают, и восстанавливается исходный тип лесного сообщества с господством ели (рис. 15.1). Соответственно изменяется и фаунистический комплекс, прошедший в процессе сукцессии фазы сорно-луговой растительности, кустарников, лиственного жердняка и спелого леса (табл. 15.1, 15.2; рис. 15.2). Весь процесс от вырубki (пожара) до формирования устойчивого таежного биоценоза занимает в среднем 90—150 лет.

Таблица 15.1. Изменение видового состава птиц на зарастающих вырубках Среднего Урала (по Н.Н. Данилову, 1958)

Показатели	Сосновые леса				Сосновые и еловые леса					Ельники			
	1—10 лет	10—20 лет	20—30 лет	спелые	1—10 лет	10—20 лет	20—30 лет	30—70 лет	спелые	1—10 лет	10—20 лет	20—30 лет	спелые
Количество гнездящихся видов птиц	13	13	13	30	5	12	8	13	27	10	7	13	13
Число видов, общих со спелыми насаждениями	3	5	10	30	2	3	6	12	27	1	2	6	13
Число пар	2,1	2,3	1,6	2,6	2,0	1,7	1,0	1,0	3,3	1,3	1,1	0,9	1,2
Число пар на 1 га	1,2	1,0	1,2	1,8	—	—	—	—	1,7	—	—	—	—

Таблица 15.2. Численность насекомых (на 100 взмахов сачком) на вырубках и в лесу (по М.Н. Керзиной, 1956, с изменениями)

Место учетов	Группы насекомых	Мордовский заповедник. Сосновые леса с примесью березы, ели, липы		Шарьинский р-н Костромской обл. Еловые, елово-пихтовые и сосновые леса	
		Абсолютное	%	Абсолютное	%
		Открытые вырубки	Количество учетов:	7	
	цикады	34	16	126	40
	клопы	33	15	34	11
	прямокрылые	2	1	—	—
	жуки	44	22	11	4
	двукрылые	70	34	132	42
	пауки	24	12	9	3
	Всего	207	100	312	100

Место учетов	Группы насекомых	Мордовский заповедник. Сосновые леса с примесью березы, ели, липы		Шарьинский р-н Костромской обл. Еловые, елово-пихтовые и сосновые леса	
		Абсолютное	%	Абсолютное	%
Зарастающие вырубки	Количество учетов:	2	18	7	
	цикады	52	8	23	10
	клопы	22	1	15	7
	прямо- крылые	2	15	—	—
	жуки	47	44	11	4
	двукрылые	130	14	159	72
	пауки	40		16	7
	Всего	293	100	224	100
Спелый лес	Количество учетов:	4		4	
	цикады	3	5	—	—
	клопы	—	—	8	6
	жуки	28	13	7	5
	двукрылые	157	70	107	78
	пауки	25	12	15	11
	Всего	213	100	137	100

Сходным образом идет сукцессия и в других зональных лесных биоценозах (рис. 15.3). В частности, в дубравах после вырубки стадия открытого сообщества лугового типа через ряд промежуточных фаз сменяется стадией климаксового широколиственного леса. Соответственно меняется и зооценоз; у птиц, в частности, виды, гнездящиеся на земле, доминируют в открытой стадии и постепенно замещаются сначала кустарниково-гнездящимися видами, а позднее — гнездящимися на деревьях (рис. 15.4).

Впрочем, сукцессия описанного типа не всегда доходит до восстановления исходного биоценоза. Под действием ряда конкретных факторов она может остановиться на одной из промежуточных стадий. Например, пастьба скота на вырубках и пожарищах может «повернуть» сукцессию в сторону формирования суходольного луга. Избыточное увлажнение может привести к заболачиванию вырубки, что препятствует восстановлению древесной растительности. В определенных условиях процесс может остановиться на стадии березово-осинового леса.

При зарастании распаханной целинной степи вначале на залежи появляются однолетние и двух-трехлетние травянистые растения, обладающие летучими семенами и отличающиеся быстрым ростом. Они образуют нестойкое сообщество, сменяемое корневищными злаками (пырей и др.). Последние образуют сплошной покров. В это сообщество внедряются дерновинные злаки (ковыль, типчак, тонконог); их разрастание приводит к восстановлению типичного степного фитоценоза. Параллельно идет и сукцессия фауны. Аналогичный процесс зарастания залежей в США через стадии однолетних сорняков, многолетних

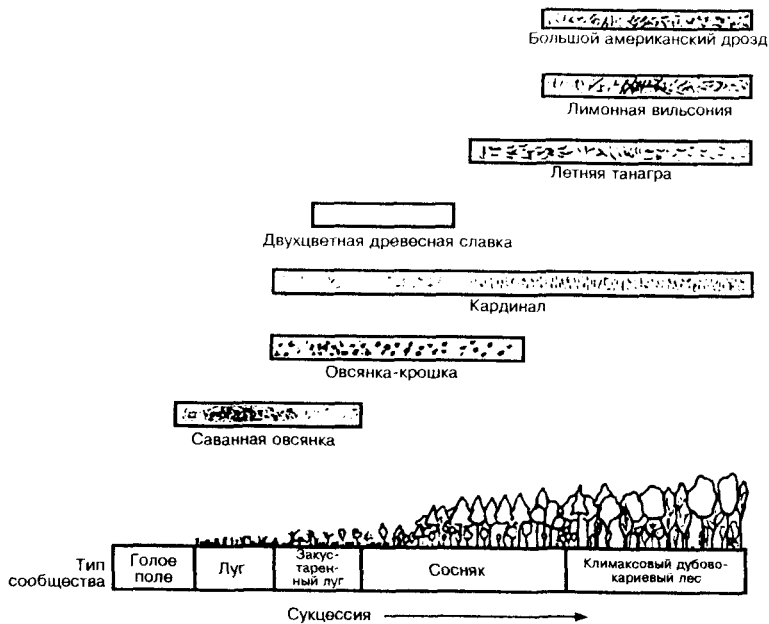


Рис. 15.3 Распределение видов птиц по градиенту сукцессии растительности в штате Джорджия, США (по М. Бигону и др., 1989)

трав и кустарников приводит к формированию лесных сообществ: сначала составленных раннесукцессионными породами, а затем устойчивыми поздне-сукцессионными видами (М. Бигон и др., 1989).

К вторичным сукцессиям относятся и такие, при которых исходной силой, вызывающей смену сообществ, оказываются нарушения стабильных взаимодействий в биоценозе. Таковы, в частности, зоогенные сукцессии, выражающиеся в изменении фитоценоза при чрезмерном выпасе скота. Общий характер связанных с пастбищной нагрузкой изменений растительности описан в гл. 14. Отметим, что процесс перестройки и ксерофизации фитоценоза в результате перевыпаса сопровождается расселением и ростом численности сухолюбивых видов животных — насекомых, птиц, млекопитающих (суслики, тушканчики, степные виды полевок и др.). На пастбищах увеличивается число копрофагов, специфических паразитов домашнего скота, а также концентрируются крупные хищники и падальщики.

В середине нашего столетия в лесной зоне Восточной Европы в результате направленной охраны существенно возросла численность лосей *Alces alces*. Этому в немалой степени способствовали широко-масштабные рубки леса и связанное с этим появление пространств, зарастающих лиственными и сосновыми молодняками. Лоси скапливались в таких местах, в результате нарушался естественный ход

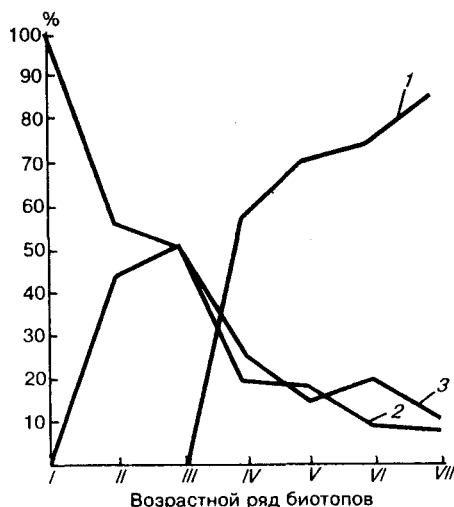


Рис. 15.4. Распределение видов птиц по ярусам гнездования в дубравах разного возраста Белгородской области (по Г.А. Новикову, 1959):

1 — гнездование на деревьях, 2 — на кустарниках, 3 — на земле; I — свежая лесосека, II — молодая поросль и молодые посадки, III — сплошные заросли, IV — жердняк, V — средне-возрастный низкоствольник, VI — спелый высокоствольник, VII — перестойный высокоствольник

верхностное заболачивание, которое привело к постепенному исчезновению вереска и замене его жесткими злаками. Угодья стали использоваться как сенокосные. Однако в дальнейшем злаки были вытеснены ситником, позднее — конским щавелем и другими сорняками. Параллельно шло уменьшение численности грауса; на заболоченных участках появились утки — вид, менее ценный в качестве охотничьего трофея. Все это привело к прекращению охраны чаек; более того, их гнезда стали намеренно разорять. К 1917 г. их осталось всего около 30 пар, постепенно восстанавливался верещатник, исчезли утки, вновь появились граусы. Однако и к этому времени восстановление исходного сообщества было неполным — на вересковой пустоши сохранились злаки и некоторые сорняки — «след» сукцессионной серии.

Специфическую форму смены сообществ представляют так называемые *деградационные сукцессии*, заключающиеся в последовательном использовании различными видами разлагаемой органики. Особен-

сукцессии, на больших площадях погибал подрост сосны, осины, дуба, ив и других пород. Это отрицательно сказалось на восстановлении лесных насаждений и вызвало глубокие изменения в состоянии и динамике лесных биоценозов (Г.А. Новиков, 1979).

В современных условиях зоогенные сукцессии чаще всего сопровождаются побочными явлениями, вызванными вмешательством человека. Характерна в этом отношении динамика сообществ, описанная для конца XIX — начала XX в. в вересковых торфяниках Шотландии. Хозяин этих земель использовал их для охоты на многочисленных здесь шотландских куропаток — граусов. В 1892—1893 гг. на верещатнике поселилось несколько пар чаек. Взятые хозяином под охрану, они в начале нашего столетия уже образовали большую колонию, насчитывающую 1,5—2 тыс. пар. Птицы обильно удобряли почву, гигроскопичный материал их гнезд накапливал влагу. В результате началось по-

ность деградиционных смен заключается в том, что сообщества составлены только гетеротрофными организмами, а направление сукцессии идет в сторону все большего структурного и химического упрощения скоплений органического вещества. Примером таких смен могут служить изменения видового состава насекомых и других организмов, потребляющих древесину на разных стадиях ее разложения (см. гл. 13). Подобного же типа динамика имеет место в кучах помета животных (серии смен копрофагов) или в скоплениях разлагающихся растительных остатков, а также в сильно загрязненных органикой водоемах. По существу, образующиеся в этих условиях временные сообщества не соответствуют понятию полночленного биоценоза, поскольку виды в них объединяют лишь общность пищевого субстрата, и серии сменяющихся друг друга наборов видов функционально относятся к цепи редукции.

Вековые смены экосистем. Фундаментальные крупномасштабные формы динамики биоценозов представлены вековыми сериями сменяющихся друг друга на протяжении многих столетий экосистем, последние из которых воспринимаются нами как устойчивые ландшафтные сообщества. Сукцессии такого масштаба охватывали целые геологические периоды и осуществлялись как смены типов сообществ в связи с изменениями климата, рельефа и других свойств поверхности Земли; они отражают историю развития биосферы.

Смены флоры и фауны, идущие в геологических масштабах времени, отличаются от типичных экологических сукцессий тем, что они начинаются не с заселения незанятых жизнью мест, а с перестройки внутренних связей уже сложившихся и функционирующих экосистем. Причиной смены видового состава в этом случае оказывается то обстоятельство, что медленно идущие изменения среды приводят к тому, что ряд видов теряет ранее выработанную приспособленность к условиям обитания. Они замещаются другими видами, более адаптированными к новым условиям.

Примером исторической смены экосистем могут быть изменения сообществ растений и животных по мере отступления ледников после крупных оледенений. В этом случае, однако, отступающие льды настолько нарушали почвенный покров, что в ряде случаев сукцессия шла по первичному типу.

Известна сукцессия от широколиственных мезофильных лесов к пустыням в северной части Средней Азии, связанная с вековым ходом аридизации климата. Специальные исследования показали, что на территорию Туранской низменности в палеогене и миоцене вслед за отступающим морем Тетис проникали гигрофильные и мезофильные виды флоры и фауны. Позднее сюда внедрились более ксерофильные, галофильные и псаммофильные формы, которые впоследствии сформировали устойчивые экосистемы, адаптивные по отношению к условиям ксерофизации климата, повышению засоленности

почв. Параллельно возникали эфемерные виды, приспособленные к резкой сезонной смене условий обитания (Б.А. Быков, 1989).

Сходным образом формировались современные типы экосистем на территории Каракумов по мере отступления древнего Арало-Каспийского моря. В наше время аналогичные процессы идут в связи с усыханием Арала — с той разницей, что исходная причина этого в существенной степени связана с деятельностью человека, нарушившей сложившийся водный баланс этого небольшого по площади моря.

До 1960 г. Аральское море оказывало заметное «демпфирующее» влияние на климат прилежащих территорий. Поглощая тепло летом и отдавая его в окружающие пустыни зимой, море смягчало экстремальные выражения температур и стабилизировало условия жизни биоценозов Приаралья. Испаряемая морем влага уменьшала сухость воздуха и дефицит влаги, доступной живым организмам. После 60-х годов шло прогрессирующее снижение уровня Арала: к 1979 г. его акватория сократилась на 16 тыс. км² к 1985 г. — на 19 тыс. км². В последующие годы с каждым метром снижения уровня моря обнажалось до 2 тыс. км² его дна.

Падение уровня воды в море влечет за собой снижение горизонта грунтовых вод — до 4 м в устье Амударьи и до 6—11 м в Кызылкумах. На обсохшем дне моря преобладают солончаково-песчаные массивы. В целом идет интенсивный процесс опустынивания, в котором ведущими факторами становятся поверхностное засоление почвы и ветровая деятельность, определяющая широкий перенос солевых частиц.

Перечисленные изменения сказываются на состоянии экосистем прилегающей к бывшему побережью территории в полосе до 300 км и более. Солончаково-песчаные равнины вначале (на второй год после обнажения) колонизируются солянками. Сюда вселяются песчанки, малый тушканчик, домовая мышь; вслед за ними здесь появляются некоторые хищники (ласка, лисица, степной хорь). Появляются и копытные — кабан, местами — сайгак и джейран. Но уже через 3—4 года эти места превращаются в пухлые солончаки, лишенные растительности и животного населения. Падение уровня грунтовых вод влечет за собой расширение зоны сыпучих песков; возрастает степень аридизации. Все это сказывается и на видовом составе, численности и условиях существования на прилежащих территориях Кызылкумов, Приаральских Каракумов, плато Устюрт (Палванизов, 1992).

Приведенный пример — частный случай глобальных масштабов экологического влияния человека на динамику природных систем.

15.3. ГОМЕОСТАЗ НА УРОВНЕ ЭКОСИСТЕМ

Многообразные перекрывающиеся формы связей между популяциями разных видов объединяют биоценоз в целостную биологическую систему. Как и системы иного уровня, биоценоз существует в определенных условиях географической среды. Среда эта не стабильна, и устойчивое выполнение центральной функции экосистем — поддер-

жания биогенного круговорота — должно обеспечиваться биоценотическими адаптивными механизмами. Эти механизмы действуют как в сфере исторически установившихся стабильных взаимоотношений, адаптивных к наиболее общим условиям существования данной экосистемы, так и в системе взаимосвязей, определяющих устойчивое поддержание этих отношений в колеблющихся условиях конкретной среды.

На уровне экосистем набор видов, состав и сложность трофических сетей, наиболее устойчивые формы взаимодействия между видовыми популяциями отражают приспособленность к наиболее фундаментальным особенностям среды и направлены на устойчивое поддержание биогенного круговорота в этих условиях. Нарушения в экосистеме, происходящие на фоне неизменных средних характеристик среды, вызывают функциональные адаптации компенсаторного типа, сохраняющие принципиальную структуру биоценоза. Таковы, например, многообразные обратимые изменения трофических, топических или паразитарных связей, обусловленные колебаниями численности отдельных видов. При более существенном нарушении состава биоценоза возникают неустойчивые, сменяющие друг друга сообщества — процесс, в идеальном случае ведущий к восстановлению исходного типа экосистемы. Экологические сукцессии такого рода — одно из наиболее ярких выражений действия функциональных адаптаций на уровне биоценозов.

При устойчивых (необратимых) изменениях среды происходит направленная смена типов сообществ, формирование нового климакса. Это можно рассматривать как смену уровня стабилизации биоценотических систем. Наиболее отчетливо этот процесс прослеживается в геологических масштабах времени, соответствующих вековым изменениям климата, рельефа и других условий, а также и деятельности человека. Исследования последних лет показывают, что его влияние на динамику типов сообществ ощущалось уже в отдаленные геологические времена. Установлено, в частности, что специализированная охота палеолитического населения на крупных травоядных млекопитающих (слоны, мамонты, носороги и др.) стала причиной вымирания этих животных. Это привело к коренному изменению общего облика фитоценозов. В плейстоцене крупные травоядные выступали в качестве эдификаторов биоценозов, создавая мозаичность растительного покрова путем постоянного повреждения сомкнутых древостоев и сплошных массивов кустарников и поддержания на их месте ассоциаций злаков и разнотравья. С их гибелью сомкнутые древостои стали широко распространяться, и растительный покров Земли принял близкий к современному зональный облик (С.П. Маслов, Е.Е. Антипина, 1995).

Еще В.Н. Сукачев поднимал вопрос о необходимости изучения межбиогеоценологических связей, говорил о целостном биогеоценотическом покрове Земли. Действительно, хотя биологический круговорот может быть завершен на уровне биоценоза (экосистемы), в реальных

условиях обособленных круговоротов нет: на уровне биосферы эти процессы объединяются в единую систему глобальной функции живого вещества. В этой системе не только полностью завершаются отдельные биогеохимические циклы, но и реализуется тесная взаимосвязь их с абиотическими процессами формирования и перестройки горных пород, становления и поддержания специфических свойств гидросферы и атмосферы, образования почв и поддержания их естественного плодородия и т. д. В конечном итоге многообразие форм жизни определяет уникальные свойства биосферы как самоподдерживающейся системы, гомеостаз которой запрограммирован на всех уровнях организации живой материи. Теснейшая функциональная взаимосвязь биологических систем разных уровней превращает дискретные формы жизни в интегрированную глобальную систему.

Различные уровни гомеостазирования биологических систем и биосферы в целом сложились на протяжении длительной геологической истории нашей планеты. В последнее время положение резко изменилось: в течение практически одного-полутора столетий «научно-технический взрыв» в развитии человеческого общества привел к тому, что деятельность человека (человечества) по масштабам влияния на биосферные процессы стала сопоставимой с естественными факторами, определявшими прежде развитие биосферы.

Глава 16

ЧЕЛОВЕК И БИОСФЕРА

Человек издавна оказывал влияние на природу, воздействуя как на отдельные виды растений и животных, так и на сообщества в целом. Но лишь в текущем столетии рост населения, а главным образом качественный скачок в развитии науки и техники привели к тому, что антропогенные воздействия по своему значению для биосферы вышли на один уровень с естественными факторами планетарного масштаба. Преобразования ландшафтов в города и иные поселения человека, в сельскохозяйственные угодья и промышленные комплексы охватило уже более 20 % территории суши. Количество перемещаемого в процессе производственной деятельности вещества в наше время на порядок выше величин естественных рельефообразующих процессов. Расход кислорода в промышленности и транспорте составляет в масштабе всей биосферы порядка 10 % планетарной продукции фотосинтеза; в некоторых странах техногенное потребление кислорода превышает его производство растениями. В наши дни воздействие человека на природные системы становится направляющей силой дальнейшей эволюции экосистем.

Век научно-технической революции означает переход биосферы в новую фазу, которую акад. В.И. Вернадский назвал *ноосферой* —

сферой ведущего значения человеческого разума. «Биосфера XX столетия, — писал он еще в 1944 г., — превращается в ноосферу, создаваемую прежде всего ростом науки, научного понимания и основанного на ней социального труда человека» (В.И. Вернадский, 1967, с. 356).

Широко бытует представление о том, что ноосфера характеризуется в первую очередь разумным ведением хозяйственной деятельности. Видимо, из этого исходил и В.И. Вернадский. Однако принципиальным нужно считать то обстоятельство, что сила человеческого разума через достижения науки и техники становится ведущим фактором перестройки природных систем и их дальнейшей эволюции. «Разумный» образ сочетания различных форм деятельности — одна из составляющих научно-технического прогресса; как показывает опыт, это качество формируется позднее, чем реальная возможность эффективного влияния на природу, и стимулируется негативными результатами стихийного развития хозяйства. В основе отрицательных форм влияния человека на биосферу лежит именно расхождение технологических возможностей такого влияния и осознания отдаленных экологических последствий вмешательства в биосферные процессы.

Эксплуатация природных ресурсов может иметь разные экологические последствия. Принято делить ресурсы на *неисчерпаемые* и *исчерпаемые*. К первым относятся ресурсы космического масштаба, такие, как солнечная радиация, энергия морских приливов и т. п., источник которых не подвержен влиянию со стороны человека. Можно лишь говорить о количественных изменениях, вносимых его деятельностью, например снижение притока солнечной радиации к поверхности Земли, связанное с загрязнением атмосферы. Масштабы такого загрязнения подчас могут быть сопоставимы с результатами интенсивной вулканической деятельности в прошлые эпохи.

К неисчерпаемым относятся и водные ресурсы планеты: в масштабе всей гидросферы запасы воды остаются неизменными. Но в конкретных регионах обмеление рек и озер, связанное с гидростроительством, созданием оросительных сетей и другими формами хозяйственной деятельности, ставит проблему пресной воды на одно из первых мест. Практически неисчерпаемые ресурсы вод Мирового океана подвергаются крупномасштабному изменению в результате загрязнения нефтью и другими веществами, что вносит подчас существенные изменения в состав и структуру водных экосистем.

Нередко говорят о климатических ресурсах, также относя их к неисчерпаемым. По-видимому, трактовка климата как ресурса не точна; правильнее говорить о комплексе климатических факторов, также подверженном определенным влияниям промышленной и иной деятельности человека.

Исчерпаемые ресурсы включают запасы каменного угля, торфа, нефти и других полезных ископаемых, темпы использования которых несравненно выше, чем скорость естественного накопления, если

такое имеет место в современной биосфере. Эту группу ресурсов относят к *невозобновимым*; рациональное отношение к ним заключается в разумном ограничении их эксплуатации и в разработке альтернативных форм энергии и материалов. Проблема эта практически выходит за границы экологических.

Гораздо большее значение имеет влияние человека на *возобновимые* ресурсы (также относящиеся к исчерпаемым). К этой группе относятся все формы живого и биокосного вещества: почвы, растительность, животный мир, микроорганизмы и т. д. Характерной чертой возобновимых ресурсов является их способность к самовоспроизводству, временные масштабы которого сопоставимы с темпами их изъятия из биосферы в результате эксплуатации и других форм человеческой деятельности. Совокупность возобновимых ресурсов — не что иное, как глобальная экосистема Земли; она существует на основе фундаментальных закономерностей экологии. Для того чтобы эксплуатация биологических ресурсов была разумной и способствовала действительному прогрессу социальной, культурной и научно-технической жизни человечества, нужно четко представлять себе механизмы влияния различных сторон деятельности человека на природные системы, знать закономерности реакции биологических объектов на антропогенные воздействия и на этой основе переходить к управлению экосистемами с целью поддержания их устойчивости и продуктивности.

16.1. ТЕХНОЛОГИЧЕСКИЕ ФОРМЫ ВОЗДЕЙСТВИЯ ЧЕЛОВЕКА НА БИОСФЕРУ

Влияние деятельности человека на природные сообщества чрезвычайно разнообразно и прослеживается на всех уровнях биосферы. Кризисное ее состояние в первую очередь связано с такими формами антропогенного воздействия, как прямое истребление ряда видов живых организмов, а также загрязнение биосферы промышленными и бытовыми отходами, пестицидами и т. п.

Эксплуатация биологических ресурсов. Катастрофические результаты влияния человека на природу впервые были восприняты через список истребленных человеком видов растений и животных. Масштабы такого влияния впечатляющи: только за историческое время зарегистрировано исчезновение более 100 видов крупных млекопитающих и примерно такое же количество видов и подвидов птиц. Среди них такие уникальные формы, как моа (Новая Зеландия), эпиорнис (Мадагаскар), дронг (остров Маврикий в Индийском океане), бескрылая гагарка (Исландия; последний экземпляр погиб в 1844 г.), Стеллерова корова (побережье Тихого океана) и др.

Масштабы истребления животных неуклонно возрастали. Уже в палеолите древний человек, владевший оружием, начал оказывать влияние на численность животных. Примерно 100 тысяч лет назад без участия человека в Европе исчезли лесные слоны и носороги; позднее

та же участь постигла мамонта, шерстистого носорога, гигантского оленя. Около одной тысячи лет назад древними полинезийцами истреблены огромные птицы моа (*Dinornis*) в Новой Зеландии.

Начиная с 1600 г. процесс истребления млекопитающих и птиц начинает документироваться. Установлено, что процесс истребления интенсифицировался на протяжении по крайней мере трех последних столетий (рис. 16.1).

На Кавказе за последнюю тысячу лет уничтожены: лев (X в.), тур (XII в.), кулан, гепард (XIII в.), бобр, лось (начало XIX в.), тарпан (XIX в.) зубр, тигр (XX в.).

Главные причины уничтожения птиц и млекопитающих — неумеренная охота и борьба с вредителями (табл. 16.1). При этих формах воздействия вымирание видов шло главным образом через нарушение механизмов воспроизводства популяций из-за резкого снижения их численности и плотности населения.

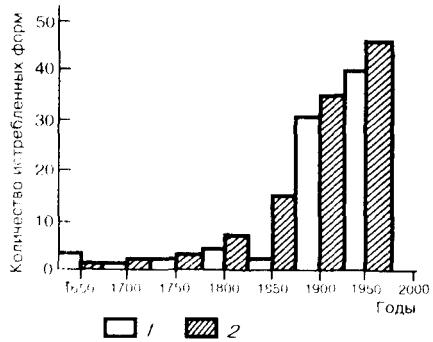


Рис. 16.1. Нарастание процесса истребления видов и подвидов зверей (1) и птиц (2) в XVII—XX вв. (из Г.А. Новикова, 1979)

Таблица 16.1. Причины истребления видов млекопитающих и птиц в XVII—XX вв. (по Зеллагу, 1975 из. Г.А. Новикова, 1979.)

Причины гибели	Число видов	
	Млекопитающие	Птицы
Промысловая охота	16	15
Спортивная охота	6	3
Сбор яиц, птенцов	—	1
Отлов для зоопарков	—	3
Суеверия	1	—
Уничтожение как предполагаемых вредителей	15	6
Изменение биотопов:		
вырубка лесов	7	13
застройка, распахка	1	25
под влиянием овец, коз, кроликов	—	7
Истребление домашними животными (собаками, кошками, свиньями)	9	22
Истребление завезенными дикими животными (крысами, лисицами, мангустами, ласками, хорьками)	10	24
Занесение инфекций	—	3

Однако не меньшее число видов исчезло с лица земли по чисто экологическим причинам, таким, как коренное изменение свойственных виду биотопов, нарушение биоценологических связей в виде появления новых хищников, возбудителей болезней и т. п.

В первую очередь в число истребленных попадали относительно немногочисленные виды с ограниченным распространением. Но известны и случаи исчезновения животных, отличающихся широким ареалом и высокой численностью. «Ретроспективно» удалось восстановить судьбы некоторых из них. Например, странствующий голубь *Ectopistes migratorius* в колоссальных количествах заселял Северную Америку от южной Канады до штатов Вирджиния и Миссисипи. Так, в 1871 г. в штате Висконсин колонии этих птиц занимали площадь 600 км² и насчитывали 136 млн. особей. Массовое истребление этого вида началось еще в начале XVII в. и проводилось всеми возможными способами, включая вырубку деревьев с гнездами (на одном дереве помещалось до 50—100 гнезд). Птиц использовали в пищу, скармливали свиньям. Масштабы истребления демонстрирует тот факт, что только в Мичигане в 1879 г. было добыто около миллиарда птиц. Но именно в конце XIX в. наступил крах: подорванная популяция оказалась не в силах скомпенсировать урон. В 1894 г. зафиксировано последнее гнездо, в 1899 г. убита последняя птица в природе, а в 1914 г. в зоологическом саду г. Цинциннати умерла последняя старая голубка. Характерна мемориальная доска, установленная в одном из парков Висконсина: «В память последнего странствующего голубя, убитого в Бабакоке в сентябре 1899 года. Этот вид вымер из-за алчности и легкомыслия человека».

Более оптимистична история американского бизона. В прериях и редколесьях Северной Америки в первой половине XIX в. водилось не менее 40 млн. голов этого животного¹. С появлением в Америке первых европейских колонистов умеренная до этого охота местных индейцев сменилась варварским истреблением этих копытных. Известно, что только в 1868—1874 гг. ежегодно убивали от 1,5 до 7 млн. бизонов. Истребление шло хищническим способом, при котором большая часть добытых животных просто пропадала. Не исключено, что помимо охотничьего азарта истребление бизонов мотивировалось и желанием подорвать жизненный уровень коренного населения (индейцев), который во многом зависел от удачной охоты на бизонов. В результате к 1889 г. сохранились лишь два стада: одно — в Канаде и одно — в США; их общая численность составляла 835 голов. Своевременно предпринятая охрана этих животных позволила восстановить их чис-

¹ По приблизительным расчетам полагают, что в древности численность бизонов достигала 75 млн.

ленность до 30 тысяч; в настоящее время этот вид уже не находится под угрозой исчезновения.

Тем не менее процесс вымирания продолжался. В «Красную книгу СССР» занесено более 450 видов животных и около 700 видов растений, в настоящее время редких и находящихся под угрозой исчезновения.

Проблема переэксплуатации не менее значима и в водной среде. Известно, что перепромысел не только снижает численность промысловых видов гидробионтов, но и оказывает влияние на структуру и воспроизводительные способности их популяций. В частности, омоложение чрезмерно опромышляемых популяций ведет к уменьшению средних размеров животных (рис. 16.2), т. е. сказывается на дальнейшей эффективности промысла. Крайнее выражение перепромысла — исчезновение вида и замена его в водных сообществах другими, менее ценными для человека. Так, интенсивный многолетний промысел сельди в Баренцевом море привел к подрыву ее запасов, и место сельди в этой экосистеме заняла менее ценная мойва. В северной части Тихого океана аналогичным образом на смену морскому окуню пришел минтай, который в последние годы уверенно занимает первое место в мировом промысле рыб.

И в этом случае есть примеры эффекта своевременного принятия мер охраны. Так, только благодаря энергичным мероприятиям по охране и искусственному разведению на Каспии удалось спасти от полного исчезновения знаменитую белорыбицу, численность которой в 60-е годы сократилась до 2 тыс. экземпляров, а к 1985 г. вновь повысилась до 17 тысяч.

Не менее разрушительной оказалась деятельность человека по отношению к растительности. С давних пор во всех странах мира шла неумеренная вырубка лесов, вначале связанная с развитием примитив-

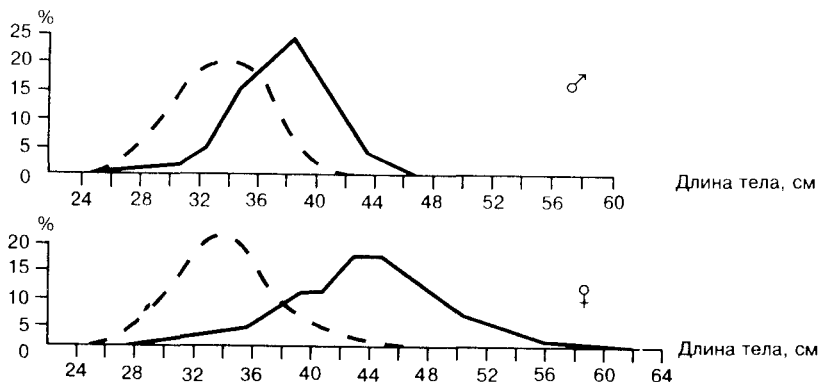


Рис. 16.2. Изменение размеров тела морской камбалы *Platessa platessa* в Баренцевом море в результате интенсификации промысла (по Н.П. Наумову, 1963):

сплошной линией представлены данные 1907 г., пунктирной — 1935 г.

ного подсечного сельского хозяйства, а позднее — главным образом ради получения древесины. В результате многие страны (например, Греция и некоторые другие средиземноморские государства) практически лишились леса, поскольку восстановление его не происходило из-за деятельности коз и других домашних животных. В России с конца XVII в. до 1914 г. лесистость снизилась с 51 до 33 %. В настоящее время центр хищнического истребления лесов переместился в Центральную Америку, Индонезию и некоторые другие страны, еще богатые ненарушенными лесами.

Дождевые тропические леса — самые богатые экосистемы на планете: занимая всего 8 % ее площади, они дают приют почти половине ныне живущих видов животных. Экосистема эта отличается как богатством видов, так и полнотой круговорота: быстрая оборачиваемость биогенных элементов ведет к тому, что они почти не накапливаются. Сведение этих уникальных лесов идет со средней скоростью 71—91 тыс. км²/год, а в странах Амазонии — до 100 тыс. км²/год. В ближайшие годы эти леса могут быть вырублены полностью на Филиппинах, в Малайзии, западной Африке; ненамного лучше обстоит дело в ряде стран Центральной Америки и Индонезии. Одновременно с нарастанием интенсивности рубок возрастает число пожаров из-за небрежного обращения с огнем. Это усиливает эффект сведения лесов.

Замещение вырубленных лесов, если оно происходит, осуществляется посадками ценных в техническом отношении древесных пород. Таким путем эволюционно-сложившаяся устойчивая экосистема сменяется на одновидовые насаждения с соответственно упрощенной структурой. Это определяет их малую устойчивость к неблагоприятным влияниям, повышенную вероятность вспышек вредителей и т. п.

Так происходит при современном промышленном использовании лесов. А между тем местное население, по многим линиям связанное с лесами, веками вырабатывало более рациональное к ним отношение. Так, индейцы бассейна Амазонки владеют эффективными приемами лесопользования. Хорошо зная местные почвы, они не только поддерживают эффективное земледелие, но и проводят лесопосадки, разумно подбирая подходящие породы. Таким путем они создают очаги леса в саванне, в известной мере компенсируя вырубку лесных массивов (D. Posey, 1989).

Истребление затронуло и другие формы растительности. Показано, например, что только за последние 100 лет флора Франции потеряла по меньшей мере 20 видов растений. На острове св. Елены (Атлантика) поселившиеся здесь в начале XVI в. европейцы уничтожили покрывающий остров густой лес; к концу XIX в. из местной флоры сохранилось лишь 79 видов; одновременно появилось 970 видов сорных и культурных растений (Г.А. Новиков, 1979).

Борьба с вредными последствиями переэксплуатации биологических ресурсов — задача экологическая. Она предусматривает изучение параметров популяций эксплуатируемых видов и разработку на этой основе норм воздействия промысла, не нарушающих, а, напротив, стимулирующих репродукцию в масштабах, полностью компенсирующих уровень промыслового изъятия. Вторичные последствия в виде упрощения структуры экосистем и снижения уровня биологического разнообразия также основываются на экологических закономерностях. Соответственно и мероприятия по восстановлению устойчивости экосистем должны базироваться на экологической основе. Охрана природы в наше время уже не может ограничиваться только «запретительными» мерами (частичный или полный запрет охоты или иных форм эксплуатации конкретных ресурсов, создание сети заказников, заповедников и т. п.). Современные знания достаточны для активных форм воздействия на природные системы вплоть до искусственного конструирования экосистем с заданными свойствами в антропогенно-нарушенных ландшафтах.

Загрязнение биосферы. Различного рода загрязнения атмосферы, почвы и гидросферы определяются выбросом промышленных, бытовых и сельскохозяйственных отходов, содержащих вещества, не имеющие природных разрушителей и обладающие токсическим действием на живые организмы. В самом общем виде можно сказать, что такие формы влияния на биосферу целиком определяются несовершенством технологических процессов и незнанием закономерностей круговорота веществ в природе.

Промышленное влияние на атмосферу включает изменение ее исходного естественного газового состава — уменьшение содержания кислорода и существенное увеличение двуокиси углерода. По некоторым подсчетам, в развитых капиталистических странах суммарное количество потребляемого кислорода, включая его промышленное использование, более чем в 1,5 раза превышает его продукцию растениями на территории этих стран. Острота этой проблемы смягчается глобальностью процессов обмена газов в атмосфере в целом.

Более опасным представляется процесс постепенного накопления в атмосфере CO_2 , в большом количестве высвобождаемого в различных промышленных процессах. На фоне уменьшения лесных площадей прогрессивное развитие промышленности и транспорта сдвигает баланс CO_2 в атмосфере в сторону его увеличения. По некоторым расчетам к концу текущего — началу следующего столетия концентрация CO_2 в атмосфере возрастет от 0,03 до 0,038—0,041 %. Уже сейчас локально концентрация CO_2 может увеличиваться до больших величин: например, зимой в воздухе над Парижем эта величина составляет до 0,071 %! Прогнозируемый результат процесса возрастания содержания CO_2 в атмосфере — так называемый «парниковый эффект»: подсчита-

но, что удвоение современного содержания CO_2 вызовет повышение средней температуры на поверхности Земли на 4°C . Это существенно скажется на изменениях климата, уровня Мирового океана, характера живого населения планеты и т. д. По разным прогнозам этот пороговый уровень концентрации CO_2 может быть достигнут в сроки от 160 до 500 лет.

Наряду с изменением естественного соотношения газов в составе атмосферы, в последнее время наблюдается прогрессирующее загрязнение ее пылью и газообразными веществами промышленных выбросов. В частности, весьма опасными оказываются кислотные выбросы, а также иные токсичные газы. Подсчитано, что тепловая электростанция средней мощности только за час выбрасывает в атмосферу около 5 т сернистого ангидрида и 16—17 т золы. Вокруг химических и металлургических комбинатов от вредных выбросов погибают леса, болеют люди и животные. В частности, остро стоит проблема загрязнения воздуха оксидом углерода CO , выделяемым при работе двигателей внутреннего сгорания. Особенно опасно накопление этого газа в городах с их интенсивным автомобильным движением. Помимо CO в выхлопных газах содержатся такие токсичные компоненты, как оксиды азота, углеводороды, сернистый газ, свинец и др.

Пылевые загрязнения атмосферы помимо прямого патологического воздействия на дыхательные органы человека и животных снижают проницаемость атмосферы для солнечного излучения, а также участвуют в возникновении «парникового эффекта».

Промышленная деятельность человека приводит и к загрязнению почв. Основные компоненты такого загрязнения — промышленные и бытовые отбросы, отходы строительства, зола тепловых электростанций, выбросы пустой породы в местах разработки полезных ископаемых и т. п. Эти загрязнения не только скрывают под собой плодородный слой почвы, но и содержат ряд химических элементов, которые в больших количествах токсичны для растений и микроорганизмов: сера, молибден, медь, кадмий, цинк, мышьяк, алюминий, фтор и многие другие.

При геолого-разведочных работах составные части промывочных жидкостей, используемых при бурении (каустическая сода, хлорид натрия), а также дизельное топливо, битум засоряют почвы и ведут к их засолению. В большинстве случаев это приводит к локальной гибели растительности.

Загрязнение почвы происходит и в результате сельскохозяйственной деятельности. Просачивание жидкого навоза из хранилищ на свинофермах загрязняет почвы и грунтовые воды. То же происходит при неправильном хранении минеральных удобрений, гербицидов, ядохимикатов, предназначенных для борьбы с вредителями, и т. п. Особая форма «биологического» засорения почв связана с внесением

в нее с фекалиями домашних животных яиц гельминтов и патогенных микроорганизмов. Это особенно характерно для пастбищ, приусадебных участков.

Почвенное загрязнение снижает площади земель, пригодных для сельскохозяйственного, рекреационного и других рациональных форм использования. Кроме того, попадая из почвы в грунтовые воды, загрязнители проникают в водную среду.

Большую экологическую опасность представляет широкое применение ядохимикатов в сельском хозяйстве, при озеленительных работах в городах и т. д. Рассчитанные на борьбу с вредными насекомыми и сорняками, пестициды¹ ядовиты и для многих других живых организмов, а также для человека. Поэтому при использовании пестицидов в широких масштабах нарушается общая структура биоценоза и свойственные ему регуляторные механизмы. В ряде случаев зафиксировано парадоксальное явление — применение ядохимикатов приводило к повышению численности вредителей за счет уничтожения их естественных врагов и паразитов. Передаваясь по пищевой цепи, токсиканты способствуют гибели хищных зверей и птиц, а также накапливаются в пищевых продуктах, потребляемых человеком. Поиски выхода из этой острой проблемы видятся в двух направлениях: создание инсектицидов и гербицидов узконаправленного действия и разработка биологических (биоценологических) методов ограничения численности вредных в данных условиях видов.

Одной из острейших проблем современности стало загрязнение пресных вод. Рост численности населения и прогрессивное развитие различных отраслей промышленности ведут к нарастающим масштабам загрязнения рек, озер и других континентальных водоемов бытовыми и промышленными стоками. Многие из веществ, входящих в состав сточных вод, токсичны для человека и многих других живых организмов. В частности, весьма губительны для большинства гидробионтов отходы целлюлозно-бумажной промышленности. В водоемах, принимающих сточные воды таких предприятий, погибает почти все население беспозвоночных животных и рыб. Положение усугубляется тем, что окисление древесной массы связывает большое количество кислорода, приводя к общему дефициту его в водоеме².

Среди промышленных выбросов особую опасность для живого населения водоемов представляют нефтепродукты, кислоты, поверхностно-активные вещества, соли и различного рода токсиканты. «Бу-

¹ От лат. *pestis* — зараза, *caecidi* — убивать.

² Характерно, что в таких водоемах быстро формируются сообщества на базе пиаобактерий и некоторых других прокариот, устойчивых к фенолам и иным токсикантам. Это подчеркивает высокую приспособляемость на уровне экосистем, но человек воспринимает такие водоемы как мертвые.

кет» этих загрязнений вносит существенные изменения в водные экосистемы. Не говоря уже о гибели гидробионтов от токсичных выбросов, сток промышленных вод меняет степень солености водоема, величину рН, кислородный режим и многие другие параметры водной среды. Все это, как правило, ведет к обеднению видового состава водных биоценозов, снижению их продуктивности и устойчивости. Во многих водоемах загрязнение промышленными и сельскохозяйственными отходами приводит к замене основных промысловых рыб на менее ценные. Так, в большинстве озер и рек Европы сиговые, лососевые и осетровые рыбы оказываются в особо неблагоприятных условиях и постепенно замещаются более короткоциклическими карповыми и окуневыми (плотва, лещ, окунь, ерш).

Дополнительным источником загрязнения водоемов стали «кислые дожди», особенно характерные для Восточной Европы. Так, летом 1982 г. в Беларуси атмосферные осадки имели рН 5,5, а в Прибалтике — 4,7. На примере горных озер Швеции установлено, что при снижении рН воды от 5,5 до 5,0 из состава ихтиофауны исчезают хариус, арктический голец, налим. В озерах, где рН воды ниже 4,7—4,5, рыб практически нет.

Бытовые стоки, богатые органикой, ведут к повышению эвтрификации водоемов, неблагоприятно сказывающейся на их кислородном режиме и продуктивности. На базе обилия органических веществ идет усиленное развитие фитопланктона («цветение воды»), многих других гидробионтов, прибрежных зарослей высшей растительности. Но зато возникает дефицит кислорода, расширяется глубинная зона с анаэробным обменом, накоплением сероводорода, аммиака и т. д. Это ведет к гибели ценных видов рыб и ухудшению питьевых качеств воды; многие эвтрофированные водоемы теряют хозяйственное значение.

Засорение пресных водоемов особенно опасно на фоне общей нехватки пресной воды. Принято считать, что уровень культуры выражается количеством потребляемой человеком воды. Это же относится и к уровню экономического развития страны. Так, для изготовления 1 т бумаги требуется 36 т воды, для такого же количества азотной кислоты — 300 т, синтетического волокна — 3600 т воды. Для производства 1 т зерна расходуется 500 т воды, а крупный металлургический комбинат потребляет воды примерно столько же, как город с миллионным населением. По современным данным ежегодный расход воды на земном шаре составляет порядка 150 км³, а возможный водозабор из рек и подземных источников — порядка 600 км³. Однако засорение источников пресной воды резко снижает этот потенциальный водозабор. Считается, что в реки и другие водоемы ежегодно сбрасывается около 450 км³ сточных вод, притом лишь половина этого количества подвергается искусственной очистке, да и то не всегда в достаточной степени. Уже сейчас почти половина человечества испытывает «водное

голодание», причем это относится и к высокоразвитым странам. В США, например, недостаток воды испытывает примерно 1/7 населения.

Засорение пресных вод имеет и более отдаленные последствия. Нарушения водных экосистем снижают уровень биологической самоочистки вод. В результате часть загрязнений попадает в морские водоемы.

Впрочем, воды Мирового океана загрязняются и более прямым путем. Многие акватории служат местами бесконтрольного сброса различных (в том числе и радиоактивных) отходов. Даже центральные части Атлантического океана, по наблюдениям известного путешественника Тура Хейердала, сильно засорены отбросами с различных судов.

Особенно широко распространено и весьма опасно загрязнение морских вод нефтепродуктами. Широкие масштабы транспортировки их в танкерах повышенного тоннажа почти всегда сопровождаются потерями нефтепродуктов (хотя бы при промывке емкостей), а в ряде случаев — авариями с выбросом огромных количеств нефти и ее производных. Подсчитано, что в наши дни в воды Мирового океана попадает до 10 млн. т нефти и нефтепродуктов ежегодно. Покрывающие поверхность воды нефтяные пленки нарушают обмен газами, теплом, влагой между гидросферой и атмосферой. В результате нарушаются условия существования планктона и других гидробионтов. В случаях аварий появление «нефтяных островов» вызывает катастрофическую по масштабам гибель водных птиц и многих других животных. Углеводородные компоненты нефти и продуктов ее переработки токсичны для многих беспозвоночных и для рыб, которые ими питаются.

Описаны и случаи пестицидного отравления морских рыб. Пестициды, попадая в воду, легко разносятся течениями. Результаты сказываются в уменьшении масштабов рыбного промысла. Так, в 40-х годах нашего столетия уловы сардины у калифорнийского побережья Тихого океана составляли 800 тыс. т., но уже к началу 60-х годов промысел почти закончился: рыба погибла от ДДТ, применявшегося в сельском хозяйстве.

Борьба с различными формами загрязнения биосферы — проблема, лишь условно относимая к экологическим. Разработка различного рода очистных сооружений — задача чисто техническая и во многом решенная, хотя и не всегда эти сооружения используются в должной мере. Поэтому важен и юридический аспект проблемы — соблюдение законодательства, ограничивающего выброс промышленных отходов в окружающую среду.

Собственно экологической оказывается проблема нормирования допустимого уровня антропогенной нагрузки на конкретные экосистемы. Теоретическая база решения этой задачи лежит в изучении адап-

тивных возможностей конкретных видов по отношению к различным воздействиям на уровне организмов, их популяций и целых сообществ. В основе разработки нормативов различных воздействий должны лежать: 1) формализация основных понятий, характеризующих устойчивость биологических систем; 2) разработка принципов экстраполяции эффектов антропогенного воздействия с организменного уровня на популяционный; 3) применение методов математической экологии для обобщения результатов (В.Н. Большаков, В.С. Безель, 1990). На экосистемном уровне важной задачей оказывается развитие «экологического конструирования» в виде направленного формирования экосистем на землях, опустошенных промышленным воздействием.

Следует отметить, что, несмотря на огромный «задел» в виде материалов о реакции организмов разных видов на отдельные экологические факторы и их комплексы, разработка на этой основе принципов экологического нормирования лишь только начинается.

16.2. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФОРМЫ ВОЗДЕЙСТВИЯ ЧЕЛОВЕКА НА БИОСФЕРУ

Рассмотренные выше формы технологического воздействия человечества на природные системы представляют собой важнейшую проблему современного экологического кризиса. С прямыми формами негативного влияния на природу надо бороться, тем более что их устранение находится во власти человека. Много в этом направлении уже сделано. Законы об охране природы, принятые уже во многих странах, — солидная юридическая основа природоохранных мероприятий. В ряде стран промышленное использование биологических ресурсов лимитировано законом, а уровень загрязнения биосферы начал снижаться. Так, принципиально улучшилось состояние Рейна, ранее загрязненного до предела. Даже в Москве-реке после проведения очистных работ и регулярной промывки русла численность рыб в черте города повысилась. Есть надежда, что неразумным действиям человека в «сфере разума» будет положен конец.

Но наряду с прямыми влияниями человечество всеми формами своей деятельности неизбежно и неустранимо вносит косвенные изменения в состав и условия существования природных сообществ. Развитие транспорта и связи, грандиозные масштабы гидростроительства и мелиорации, изменение ландшафтов в связи с созданием городов и введением индустриальных методов сельского хозяйства — все это независимо от желания человека коренным образом изменяет условия существования окружающих его экосистем и отдельных видов. Реакция живого населения планеты на эти изменения в принципе основывается на тех же механизмах организменного, популяционного и биоценотического уровней, которые были рассмотрены в этой книге. Знание этих механизмов необходимо для прогнозирования последующих событий, устранения нежелательных эффектов антропогенного воздействия и

направленного формирования устойчивых и продуктивных сообществ культурных ландшафтов.

Влияние транспорта. Известно, что с развитием транспорта резко увеличивается переселение животных за пределы их естественного ареала. Процесс этот случаен: растения и животные «путешествуют» вместе с грузами, прикрепляясь к днищам кораблей, проникая в железнодорожные вагоны, трюмы судов, салоны самолетов. Даже в глухих, незаселенных местах очень быстро появляются несвойственные местным сообществам виды, если здесь обосновывается геолого-разведовательная экспедиция, поселяются первые отряды строителей и т. п.: всеми видами транспорта, включая вертолеты, вместе с грузами сюда «доставляются» крысы, домовые мыши, амбарные вредители, семена сорняков и др.

Примеры такого расселения известны с давних времен. Так, собака динго *Canis dingo* была завезена в Австралию полинезийцами еще до появления там европейцев. Интенсивность транспортировки растений и животных росла по мере усовершенствования транспортных средств, роста скоростей. Известно, что с появлением первых скоростных чайных клиперов в устье Темзы стали находить беспозвоночных, свойственных Индийскому океану. Раньше прикрепляющиеся к днищам кораблей животные за время путешествия из Юго-Восточной Азии успевали пройти полный цикл развития и сбросить личинок в открытом океане; с повышением скорости многие из них успевали попасть в прибрежные мелководья Англии.

Масштабы непредумышленного расселения растений и животных весьма впечатляющи. Отмечено, что в крупные порты регулярно завозятся многие десятки видов. В окрестностях Одессы существуют укоренившиеся поселения термитов, доставленных морскими судами из мест их естественного распространения. Расселение черной крысы в европейской части России было во многом связано с навигацией по знаменитому «пути из варяг в греки». В 30-х годах подсчитано, что в крупный порт Гамбурга за 3 года было завезено 490 видов животных, в том числе 4 вида ящериц, 7 видов змей, 2 — амфибий, 22 — моллюсков, остальные — насекомые и паукообразные. Ч. Элтон в обзоре «нашествий» животных и растений приводит наблюдения энтомолога Дж. Майерса (1934), который на судне с рисом, следовавшем из Тринидада на Кубу, зарегистрировал 41 вид животных. Уже в наше время на том же маршруте лишь в одном транспорте риса было обнаружено 42 вида членистоногих (R. Paine, T. Zaret, 1975).

В основном подобным путем транспортируются семена растений и беспозвоночные животные (прикрепленные к днищам судов гидробионты, попадающие с грузом членистоногие и др.); в меньших количествах, но достаточно регулярно завозятся позвоночные, главным образом амфибии и рептилии, а также млекопитающие (и не только

крысы) и реже птицы. «Развитие средств транспорта,— пишет Ч. Элтон,— в течение последних ста лет непрерывно поддерживало и усиливало эту «бомбардировку» всех стран чужеземными видами, перевезенными случайно или намеренно по морю, по воздуху или по суше из мест, которые ранее были разобщены... Этот всемирный процесс, усиливающийся с каждым годом, ведет к постепенной ломке того распределения видов, которое существовало всего сто лет назад» (Ч. Элтон, 1960, с. 35—36).

Результаты интродукции живых организмов в новую среду (нередко за пределы естественного ареала) определяются чисто экологическими закономерностями. Исходным оказывается вопрос о том, насколько условия в местах интродукции соответствуют видовой нише и диапазону переносимых колебаний отдельных факторов и их комплексов (степени эврибионтности вида). Это один из ведущих «отсеивающих» факторов, препятствующих массовому закреплению новых видов вне пределов исторически сложившегося ареала. При благоприятных кормовых и абиотических условиях укоренение вида возможно, если численность интродуцентов достаточна для формирования видоспецифических размножающихся групп и если в составе местного биоценоза отсутствуют достаточно мощные конкуренты и многочисленные специализированные хищники.

При соблюдении этих условий по прошествии некоторого времени нередко наблюдается «демографический взрыв» интродуцированного вида, выражающийся в резком повышении численности и часто сопровождающийся неблагоприятными воздействиями на те или иные условия жизни человека.

Весьма характерна в этом отношении драматическая история появления на европейском континенте элодеи *Elodea canadensis*. Это водное растение было завезено в Англию в 1842 г. с американским лесом. Очевидно, при молевом сплаве обрывки растения цеплялись к бревнам. Прекрасно размножающаяся вегетативным путем, элодея к 80-м годам XIX в. необычайно размножилась и заполнила все водоемы в таком количестве, что рыбаки часто просто не могли орудовать сетями. Многие реки (в том числе Темза) на отдельных участках стали несудоходными. Такие же бедствия принесло и попадание этого вида в континентальную Европу. Появившись вначале во Франции, элодея затем проникала все далее на восток. В 1880 г. она была обнаружена в окрестностях Петербурга, к 1884 г. заполнила дельту Невы; уже в наше время (1974 г.) распространение этого вида перешагнуло границы Европы, и он был обнаружен за Уралом. Но при этом после 80-х годов XIX в. произошел спад биомассы вида; в настоящее время элодея стала обычным в Европе водным растением, не отличающимся непомерным разрастанием. Причина этого до сих пор не ясна; есть предположение, что были исчерпаны естественные ресурсы каких-то микроэлементов.

Несколько позже нашествия элодеи, в 1884 г., на выставке хлопка в Новом Орлеане (США) в качестве декоративного растения использовалась водяной гиацинт. Многие посетители брали отводки и высаживали в местные водоемы. Огромный воспроизводительный потенциал этого вида, размножающегося как семенами, так и вегетативно, привел к настоящему бедствию. Оказалось, что отростки только одного экземпляра способны в течение 10 месяцев плотным ковром покрыть до 4 тыс. м² водной поверхности. На некоторых реках южных штатов США прекратилось судоходство. Вид начал интенсивно расселяться, внедрившись вначале в Мексику, а к началу XX в. пересек океан и заселил водоемы южной Азии, Центральной Африки, проник на Мадагаскар и, наконец, попал в Австралию. Помимо помехи судоходству, сплошной ковер водяных гиацинтов, препятствуя проникновению кислорода из атмосферы в воду, вызывает дефицит его в толще воды и замор рыбы и других водных животных.

В 1938—1939 гг. в Бразилии разразилась крупнейшая вспышка малярии, унесшая около 12 тыс. жизней. При исследовании причин этой эпидемии выяснилось, что в 1929 г. в Бразилию на скоростном истребителе, прилетевшем из Южной Африки, попало какое-то количество малярийных комаров, которые оказались способны выплываться на открытых плесах вне леса и залетать в жилища. Размножение этих комаров и вызвало в конечном итоге вспышку заболевания. Местные виды малярийного комара плодились только в затененных участках водоемов, среди сплошных лесов, где не было постоянного населения; поэтому до тех пор и не было эпидемических вспышек малярии.

Подобным же образом в США в конце прошлого века от небольшого количества яиц или гусениц непарного шелкопряда, утерянных коллекционером, началась вспышка численности этого вредителя, постепенно расширяющаяся от места интродукции и охватившая к началу 30-х годов всю северо-восточную часть США (рис. 16.3). Размножение непарного шелкопряда нанесло большие потери; в порядке борьбы с этим вредителем была проведена намеренная интродукция из Европы ряда паразитов и хищников, специфических для этого вида (Ч. Элтон, 1960).

Примеров подобного рода известно достаточно много. Но уже сказанное дает представление о возможности опасных последствий непредусмотренной интродукции чужеродных видов, предотвратить которые часто не могут даже самые строгие карантинные меры, — вспомним, например, «победное шествие» колорадского жука через всю Европу, начавшееся в 1920 г. во Франции и продолжающееся сейчас уже на территории нашей страны. Расселение этого вида, первоначально распространенного в Скалистых горах Северной Америки, где он питался дикими пасленовыми, было связано с внедрением в культуру

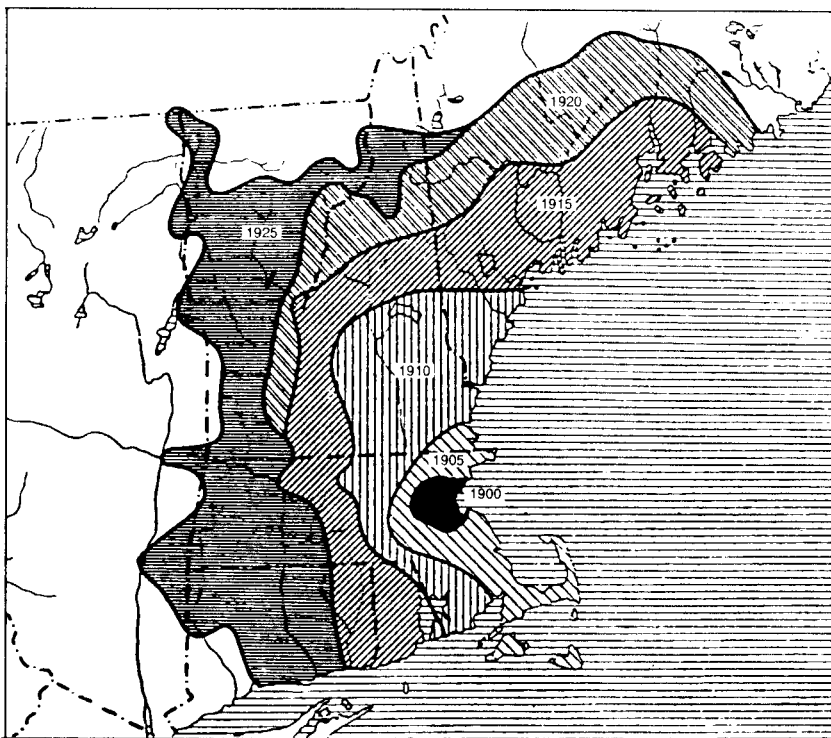


Рис. 16.3. Распространение непарного шелкопряда на востоке США в начале XX в. (по Ч. Элтону, 1960)

картофеля и его широким распространением практически по всему миру.

Причины подобных «демографических взрывов» также чисто экологические. В схеме они заключаются в том, что виды, нашедшие благоприятные условия в новых местах, на первых порах еще не входят в состав биоценоза и не испытывают контролирующее воздействие специфических паразитов, возбудителей болезней, хищников (на стадии невысокой численности) и т. п. С течением времени непомерные всплески численности обычно купируются: вид входит в состав биоценологических связей, и его обилие устанавливается в зависимости от взаимодействия с популяциями других видов в системе биотического контроля. При этом в ряде случаев (чаще — в относительно простых и малоустойчивых экосистемах, например островных) он может занять доминирующее положение.

В любом варианте последствия внедрения новых видов сказываются на структуре сообществ. Показано, например, что повышение численности гребневика *Mnemiopsis leidyi*, занесенного в Черное море

от атлантического побережья Северной Америки, привело к существенной перестройке пелагического сообщества. В частности, в результате выедания гребневиком биомасса ряда копепод снизилась в 2—3 раза, сагитт — более чем в 10 раз, а медузы *Aurelia aurita* — в 3 раза (Э.А. Шушкина и др., 1990).

Внедрившееся на Гавайские острова дерево *Myrica faya* эффективно расселилось в первую очередь потому, что обладает симбиозом с азотфиксирующими актиномицетами. Поэтому данный вид быстро заселяет бедные по азоту лавовые склоны вулканов. Распространение шло быстрыми темпами: так, в районе национального парка «Гавайские вулканы» *M. faya* появилась в 1961 г., к 1966 г., несмотря на попытки сдержать ее распространение, занимала уже площадь 600 га, а к 1985 г. — более 12 тыс. га. Внедрение вида в местные фитоценозы приводит к четырехкратному увеличению уровня азотфиксации, так что можно ожидать перестройки состава и структуры сообществ под влиянием вида-интродуцента (P. Vitousek, 1990).

Акклиматизация. Аналогичные закономерности часто проявляются и при направленной акклиматизации видов, представляющих ценность для человека. И в этом случае стихийная, экологически непродуманная интродукция вида в новые условия может окончиться неудачей либо по причине неблагоприятного выражения каких-либо экологических факторов, либо в силу недостаточной численности исходной колонизирующей группы. В случае благоприятного сочетания «стартовых» условий искусственная акклиматизация чаще всего приводит через некоторое время к резкому повышению численности интродуцента, что не всегда соответствует первоначальным планам.

В этом отношении весьма демонстративна история появления домовых воробьев *Passer domesticus* в Америке. Она началась с того, что в 1850 г. на мачтах прибывшего из Англии корабля была обнаружена пара домовых воробьев. Их появление совпало с распространенным после приобретения Штатами независимости представлением об Англии как о «старушке-родине». Символом ее оказались и прибывшие из Англии воробьи. Известный зоолог того времени Х. Меррием писал по этому поводу в «Нью-Йорк геральд»: «Когда 250 лет назад в Америку прибыли первые отцы-пилигримы, их встретили кровавые томагавки и воинственные клики ненависти. Сегодня, когда к нам из Англии прилетели первые воробьи, мы раскрываем нашим крылатым пилигримам наши переполненные сердца и нежные объятия и говорим: «приветствуем вас, приветствуем, о, прекрасные божьи птички! Дышите свободой Америки, размножайтесь и пользуйтесь дарами нашей гостеприимной земли!»»

Эта первая пара погибла (может быть, ее просто обкормили!). Тогда американцы уже намеренно ввезли из Англии партию воробьев, которые успешно укоренились на новом месте, тем более что их на первых

порах охраняли и подкармливали. Однако через некоторое время воробьи размножились настолько, что стали буквально бичем сельского хозяйства, уничтожая значительную долю урожая зерновых и плодово-ягодных культур. Пришлось принимать экстраординарные меры по их истреблению. Однако большого успеха это не приносило, и лишь относительно недавно численность воробьев снизилась до уровня, выводящего их из категории вредителей. При этом причиной снижения численности послужили не столько меры по истреблению этих птиц, сколько переход сельского хозяйства США с конной тяги на использование автомашин и тракторов. По-видимому, нормализации численности способствовало и вхождение вида в экосистему, сопровождающееся увеличением роли биоценологических регуляторов.

Вспышка численности через некоторое время после интродукции, как правило, сопровождается удачно прошедшими случаями акклиматизации и нередко способствует переоценке ее результатов. В этом случае последующий спад численности, который нередко трактуется как показатель неудачи, на самом деле знаменует собой фазу устойчивого вхождения вида в биоценоз. Именно этот уровень характеризует установившуюся продуктивность, и от него должны строиться расчеты эксплуатации; преждевременные надежды на большую продукцию в период пика численности столь же необоснованны, как и признание акклиматизации неудачной при последующем ее спаде.

Вхождение акклиматизированного вида в состав местного биоценоза всегда в той или иной степени связано с перестройкой всего сообщества. Иногда такие перестройки имеют достаточно сложный вид. Так, в 1788 г. в Австралию впервые завезли овец и крупный рогатый скот. В связи с этим возникла проблема разрушения их помета на пастбищах, которая была решена лишь после того, как в 1967 г. из Африки было интродуцировано 4 вида навозников, деятельность которых восстановила экологическое равновесие (R. Paine, T. Zaret, 1975). На Гавайские острова из Мексики был завезен декоративный кустарник лантана. Одновременно были интродуцированы горлица и индийская майна. Оба вида едят и переносят семена лантаны. Кустарник широко распространился и стал сорняком на пастбищах.

Здесь же пастбищам и плантациям сахарного тростника вредили гусеницы совок *Cirphis*. Майна, размножившись, стала в больших количествах уничтожать этого вредителя.

Для борьбы с лантаной были ввезены насекомые — ее естественные вредители. Лантаны стало меньше, соответственно снизилась численность майны; это привело к увеличению численности цирфис и их вреда для сахарного тростника.

Вселение в 1965 г. в систему водоемов Панамского канала чужеродного вида окуня привело к выеданию им популяций местных мелких рыб. В результате появились вспышки цветения воды и массового

развития зоопланктона, а также возросла вероятность эпидемических вспышек малярии.

Все это говорит о том, что при подготовке проектов акклиматизации весьма важно кроме учета исходных характеристик мест интродукции прогнозировать не только предполагаемую пользу в виде эксплуатации популяций интродуцента, но и его возможное значение для всего биоценоза. Вид-интродуцент, например, может оказаться более сильным конкурентом, чем местные, и способствовать их вытеснению. Так, проведенная в середине XIX в. акклиматизация в Австралии диких кроликов превратила их в мощных конкурентов домашнего скота. Акклиматизация американской норки *Mustella vison* в пределах ареала европейской *M. lutreola* привела к вытеснению аборигенного вида; в настоящее время вопрос о сохранении европейской норки как вида стоит остро. В Англии после искусственного вселения американской серой белки *Sciurus carolinensis* резко сократился ареал европейского вида *S. vulgaris*. В озере Балхаш интродуцированный судак вытеснил окуня. В последних случаях акклиматизированные виды представляют большую ценность для человека, но все же разумнее вести акклиматизацию без угнетения аборигенных членов сообщества. Примером «акклиматизации внедрения», не сопровождающейся вытеснением местных видов, была интродукция в Каспийское море полихеты *Nereis diversicolor*, проведенная под руководством акад. Л.А. Зенкевича. Размножившись в большом количестве, этот вид сформировал устойчивую кормовую базу ценных промысловых рыб.

В некоторых случаях возможны и другие биоценотические последствия внедрения новых видов. Так, удачно акклиматизированная в европейской части России снотовидная собака *Nyctereutes procyonoides* стала истреблять большое количество околородной дичи; ондатра *Ondatra zibethicus* включается в природные очаги туляремии и т. д.

Масштабы акклиматизации — как направленной, так и неумышленной — весьма велики. В США, например, известно около 200 тыс. вселившихся видов и разновидностей растений из всех частей света. Во флоре Англии чужеродных видов более 700, в Австралии в одном только штате Виктория известно 129 завезенных видов растений, из них 57 из Европы, 40 — из Африки, 30 — из Северной и Южной Америки, 2 — из Азии. До начала 70-х годов в бывшем СССР с целью акклиматизации было выпущено почти 470 тыс. особей 48 видов только млекопитающих (Г.А. Новиков, 1979).

В современном бентосе Каспия на долю азово-черноморских вселенцев приходится 98—99 % биомассы; они составляют основу кормовой базы рыб. Глобальные масштабы интродукции новых видов ставят проблему экологического обоснования проектов акклиматизации в число наиболее важных прикладных аспектов экологии.

Гидротехническое строительство. Существенное значение в изменении состава и биотических связей в водных сообществах имеют

гидротехнические сооружения. Известно, что открытие в 1869 г. Суэцкого канала привело к появлению в Средиземном море ряда видов гидробионтов из Красного моря. Отмечены и обратные перемещения, но они выражены слабее. Миграция, приводящая к смещению фауны, ослаблена наличием в середине трассы канала Большого Горького озера, отличающегося повышенной соленостью воды. В отличие от Суэцкого, Панамский канал оказался практически непреодолимым для морских видов по причине включения в его трассу примерно 65 км пресной воды озер. В этом участке отмечено лишь несколько видов эвригалинных рыб, и только для одного атлантического вида доказано прохождение через весь канал (Ч. Элтон, 1960). Сколько-нибудь заметных экологических сдвигов ни в одном из этих двух случаев не описано.

Гораздо более трагичными оказались последствия построенного в 1829 г. судоходного канала в обход Ниагарского водопада. В течение столетия заметных экологических сдвигов здесь не наблюдалось, но после реконструкции канала в 1922 г. началось массовое расселение морской миноги *Petromyzon marinus* по системе Великих озер. Ранее обитавшая в озере Онтарио пресноводная форма этого вида в начале 30-х годов заселила озеро Эри, но не размножалась в нем, видимо, из-за непригодности для нереста выпадающих в озеро рек. К середине 40-х годов минога распространилась по всей системе, включая озеро Верхнее, и сильно размножилась. Так, первые две миноги были пойманы в озере Верхнее в 1945 г., а в 1961 г. их было выловлено уже около 70 000. При этом миноги нанесли огромный урон запасам промысловых рыб, особенно гольца *Salvelinus namaycush*, уловы которого неуклонно снижались (R. Hile et al., 1951; Ч. Элтон, 1960). К концу 60-х годов голец практически выбыл из состава промысловых видов. Рыболовство поддерживалось лишь благодаря возрастанию численности сига, которые из-за высокой плодовитости оказались в состоянии противостоять интенсивному хищничеству миног, а после резкого снижения обилия конкурирующего вида (гольца) — даже повысить собственную численность (К. Уатт, 1971). Как видим, экологический эффект оказался достаточно сложным. Лишь в последнее время, благодаря ряду мер по ограничению промысла, контролю численности миноги и искусственному воспроизведению промысловых видов рыб, запасы их начали восстанавливаться, несмотря на продолжающееся хищничество морской миноги, от которого особенно страдает *S. namaycush*.

Известно отрицательное влияние плотин гидроэлектростанций на воспроизводство запасов рыб в связи с перекрытием нерестовых путей; специальные каналы для пропуска рыбы строятся далеко не везде, и не все рыбы эффективно их используют. Создаваемые плотинами водохранилища также нередко подрывают запасы рыб, затоплявая

прежние нерестилища. Кроме того, неустойчивость водного режима водохранилищ нередко бывает причиной обсыхания нерестилищ при резких сбросах воды.

Много рыбы погибает, попадая в оросительные системы. При этом до 90 % их попадает туда ночью, так как в это время у рыб не выражена реакция на направление и скорость течения. Поэтому рационально регулировать время забора воды или же организовывать «световую защиту» на входе оросительной системы.

Образование водохранилищ на больших площадях кардинально меняет облик ландшафта. Исчезают прежние (лесные, луговые) биоценозы, формируются системы «пограничных» околородных сообществ, состав и функции которых находятся под климатообразующим и гидрологическим влиянием водохранилища. Неустойчивость уровня воды и в этом случае оказывает отрицательное воздействие, в частности на околородных млекопитающих и птиц, заселяющих побережья, сплавины и мелководные зоны водохранилищ.

Яркий пример отдаленных экологических последствий крупных гидротехнических проектов представляет сооружение Асуанской плотины в низовьях Нила. Долина Нила всегда была центром сельского хозяйства, за счет которого существовало около 33 млн. человек, населяющих долину. Высокое плодородие почвы определялось здесь ежегодными паводками, которые хотя и приносили временами крупные разрушения, но одновременно способствовали увлажнению почвы и обогащению ее за счет мощных отложений плодородного ила. Строительство плотины имело целью снять неблагоприятное воздействие паводков, упорядочить орошение с помощью искусственной ирригационной системы и таким образом предотвратить влияние засух на урожай. Строительство мощной электростанции должно было служить энергетической базой модернизации сельского хозяйства и развития индустриализации в регионе.

Постройка плотины была завершена в 1970 г. И тогда же начали ощущаться непредусмотренные проектом экологические эффекты. Прежде всего оказалось, что не удастся достичь запланированного уровня заполнения водохранилища: вода просачивалась сквозь пористые породы, слагающие берега искусственного водоема. Ранее предполагалось, что поры будут быстро забиты илом, но этого не произошло, поскольку ил отлагался главным образом в центральной части водохранилища, вдоль старого русла реки. Не учтенными оказались и потери воды испарением в этом регионе — одним из самых жарких и сухих в мире.

Зарегулирование стока сняло влияние паводков. Орошение полей осуществляется только по системе каналов. В результате прекратилось ежегодное поступление на поля ила и вымывание из почвы солей, что прогрессивно ухудшало плодородие почв; в сельском хозяйстве потребовалось использование минеральных удобрений.

Ощущаются и дополнительные эффекты зарегулирования стока Нила: эрозия берегов и оросительных каналов, появление заболеваний человека, вызванных размножением плоского червя р. *Schistosoma*, и др. Сумма отдаленных последствий строительства плотины сказывается не только в долине Нила, но и в экосистемах восточной части Средиземного моря (В. Collyer et al., 1974).

Изменение ландшафтов. В современных условиях антропогенное изменение ландшафтов представляет собой наиболее мощный и постоянный фактор, оказывающий влияние на видовой состав, структуру и экологические связи в экосистемах. В процессе антропогенного освоения природных комплексов происходит изменение условий существования как отдельных видов, так и целых сообществ. Экологические механизмы влияния преобразования ландшафта на биоценозы известны пока лишь в самых общих чертах. В схеме можно говорить о следующих главных направлениях этого процесса:

1. Антропогенные изменения ведут к обеднению видового состава и упрощению биоценологических связей в экосистеме; упрощение почти всегда связано со снижением устойчивости систем как к внешним воздействиям, так и к нарушениям динамического равновесия внутрисистемных взаимосвязей.

2. Связанное с деятельностью человека введение в исходный тип ландшафта элементов мозаичности увеличивает биологическое разнообразие и усложняет связи в биоценозе; это повышает устойчивость антропогенных биоценозов такого типа.

3. Антропогенные («культурные») ландшафты всегда в чем-то несут черты, свойственные каким-либо естественным. Это определяет их пригодность и даже привлекательность для организмов определенных жизненных форм. На этом строится формирование биотических комплексов антропогенных экосистем.

Вместе взятые, эти свойства антропогенно измененных ландшафтов определяют дифференцированную реакцию живых организмов на новые условия и лежат в основе антропогенных сукцессий преобразуемых человеком экосистем.

Одна из наиболее обычных форм антропогенного изменения ландшафта — его упрощение, создание «ландшафтной монотонности» и на этой основе — разрушение сложных экосистем с заменой их более простыми. Особенно наглядно это видно на примере введения монокультур в сельском и лесном хозяйстве. В условиях монокультур резко обедняется видовой состав растительного сообщества, а вслед за этим и животного населения исходного биоценоза. Если, например, в степи распаивается и засеивается пшеницей большой массив земли, то при этом возникает «культурная степь», в которой сохраняются принципиальные особенности рельефа, почвы, теплового и влажностного режимов и других ландшафтных параметров степной экосистемы, но

сложный травостой заменяется одним видом злаковых, монотонно распределенным по всей площади. Остальные виды растений, а вместе с тем и большое число видов животных, связанных с ними в естественной степи, выбывают из состава экосистемы. Они или отступают в нераспаханные участки, или — в наиболее остром варианте — вымирают. Но сохранившиеся виды получают в измененной среде дополнительные условия для наращивания численности (изобилие пищи, упрощение и несовершенство биоценотических регулирующих механизмов). Резкий подъем численности таких видов воспринимается человеком как вредная деятельность, изымающая часть урожая возделываемых культур. Так возникает проблема вредителей; она целиком основывается на упрощении структуры и функции экосистем (табл. 16.2).

Таблица 16.2. Популяции насекомых целинной степи и поля, засеянного пшеницей, на 1 м² (по К. Уатту, 1971)

Показатели	Целинная степь	Поле, засеянное пшеницей
Общее число видов:		
Homoptera	35	12
Heteroptera	38	19
Coleoptera	93	39
Hymenoptera	37	18
Прочие виды	137	54
ИТОГО	340	142
Число насекомых всех видов на 1 м ²	199	351
Доминантных и постоянно живущих видов:		
число видов	41	19
число насекомых на 1 м ²	111,2	331,6
доля от всей популяции, %	54,4	94,2

Известно, что серые полевки группы *M. arvalis* до вырубki лесов и распахки освобожденных земель под сельское хозяйство обитали в поймах рек, на лесных полянах, гаях и т. п., не давая вспышек высокой численности. Введение на месте бывших лесов обширных полей злаковых культур открыло возможность резкого повышения численности этих грызунов. Клоп-черепашка *Eurygaster integriceps* при слабом развитии земледелия (некоторые районы Средней Азии) живет за счет диких растений и не достигает высокой численности; на посевах культурных злаков, имея практически неограниченные пищевые ресурсы, этот вид выступает как один из серьезных вредителей посевов. Такова же, в схеме, причина появления таких вредителей сельского хозяйства, как подгрызающие совки п/с Agrotinae, жук-кузька (р. *Anisoplia*), свекловичный долгоносик *Bothynoderes punctiventris* и др.

Подобным же образом идет процесс упрощения экосистем и при массивированных вырубках леса. При этом, если освободившаяся площадь используется под земледелие, на ней формируется экосистема, напоминающая степную, но в упрощенном виде. Если же на месте рубок проводятся лесопосадки, то чаще всего они представляют собой монокультуру, чистота которой поддерживается всей технологией лесного хозяйства, поскольку именно в чистых культурах возможно широкое применение техники как в процессе выращивания леса, так и при последующей его эксплуатации. В этом случае также происходит обеднение и упрощение экосистемы, что лежит в основе возможности массовых вспышек размножения вредителей данной породы в силу ослабленного биотического контроля их численности. Например, короеды в тайге подвержены биоценотическому контролю и не дают вспышек массового размножения. Однако в лесах, целостность которых нарушена рубками и другими видами антропогенного воздействия, а также в монокультурах этот вид начинает формировать очаги интенсивного размножения и выступает как серьезный вредитель лесного хозяйства.

Вспышки численности «вредителей» в индустриализованном сельском хозяйстве и в обширных по площади лесных монокультурах, сменивших вырубленные леса сложного состава, — обычное явление, неизбежный экологический результат такой формы организации хозяйства. Уже упомянутое выше (гл. 13) «правило числа видов и числа особей», возникшее в экологии на базе биогеографических материалов, находит полное подтверждение в условиях антропогенного ландшафта. Рассмотренное выше изменение обилия видов на разных стадиях антропогенной сукцессии лесных экосистем связано со сменой степени сложности и структурированности сменяющих друг друга биоценозов; при этом меняется не только число видов, но и соотношение различных таксономических и экологических групп, общая биомасса и ряд других параметров (М. Н. Керзина, 1956; W. Grodzinski, 1959 и др.).

Современные данные показывают, что этому правилу следует динамика обилия видов и их общей численности (биомассы) в антропогенных ландшафтах. Так, исследование населения птиц в районах с разной антропогенной нагрузкой в южной Африке (дельта р. Окванго, Ботсвана) показало, что наибольшее число видов отмечается в местах, переходных от естественных биотопов к сильно нарушенным деятельностью человека (сказывается внесение человеком некоторого разнообразия, мозаичности в исходный ландшафт). Наибольшая же плотность населения при малом числе видов характерна для сильно освоенных человеком участков.

Рассмотренные закономерности подсказывают пути преодоления неблагоприятных последствий антропогенного упрощения экосистем. Этот путь — в формировании разнообразия. Уже сейчас в ряде евро-

пейских государств при создании лесных монокультур (удобных для механизированной обработки и эксплуатации) специально конструируются сложные опушки, создающие условия для формирования устойчивого комплекса птиц и насекомых, ограничивающих возможности возникновения вспышек вредителей. В Польше подобные «островки разнообразия» вводятся и в глубину леса: в небольших «окнах» хвойных насаждений сажают лиственные деревья, кустарники, оборудуют здесь гнездовья и кормушки для птиц. Такое обогащение усложняет трофическую структуру биоценоза, разнообразит его состав и соответственно повышает эффективность естественных регулирующих механизмов (A. Vancach et al., 1979). В Беловежской Пуще рубки леса ведутся последовательно участками, между которыми оставляют полосы нетронутого древостоя, что создает мозаику разновозрастных лесов (E. Wolk, K. Wolk, 1982). Все это ведет к повышению устойчивости лесных сообществ в целом.

В открытых ландшафтах (степь, обширные пространства полевых культур и т. п.) биоценотическое разнообразие создается конструированием лесных полос, живых изгородей, межвых участков и т. п. Показано, что такие «интразональные» включения в ландшафт благоприятно сказываются на температурном, влажностном и радиационном режиме прилежащих территорий. Кроме того, здесь формируется достаточно сложный комплекс животного населения, выполняющий функции биоценотического контроля в прилежащих монокультурах или просто организованных сообществах (Ч. Элтон, 1960; F. Müller, 1981).

Внесение элементов мозаичности, повышающей экологическое разнообразие ландшафта, характерно не только для направленной на эту цель деятельности человека. Этот процесс осуществляется и стихийно при освоении новых регионов, и в этом проявляется вторая из отмеченных выше принципиальных сторон антропогенного влияния на ландшафты.

Возникновение поселений человека внутри лесных массивов неизбежно связано с расчисткой значительных площадей, формированием здесь сельскохозяйственных участков, искусственных водоемов и т. п. Производственные лесоразработки создают мозаичность массивов, находящихся на разных стадиях сукцессии. Это обогащает как фитоценозы, так и животное население, хотя практически никогда прямо не предусматривается при планировании рубок; экологически значимые результаты возникают стихийно. Отмечено, например, что в последние 30—40 лет в Канаде возрастает численность бобров, что прямо связано с увеличением площади лиственных лесов в результате интенсивных рубок хвойных пород. Экономический результат этого достаточно ощутим: добыча шкурок бобра в 1971—1972 гг. достигла показателей, характерных для конца XIX в., а потенциальная возможность их заготовок еще выше (H. Ingle-Sidorowicz, 1982).

В нелесных ландшафтах элементы мозаичности и усложнения вносятся в экосистемы с появлением поселков, искусственных водоемов, огородов, садов и других элементов, сопутствующих проявлению различных форм деятельности человека. В антропогенных оазисах среди пустынь формируется своеобразный комплекс растительности и животных, резко отличающийся от типичных пустынных фито- и зооценозов и целиком определяемый наличием постоянных источников воды, активным подбором древесных и кустарниковых пород, постройками и т. д. То же происходит и в степной зоне с той разницей, что контраст антропогенных и зональных биоценозов выражен, как правило, не столь резко. В числе привносимых человеком в открытые ландшафты структурных элементов большое значение имеют такие, которые увеличивают «объемность» среды: парки и сады («культурный лес»), жилые и хозяйственные сооружения, скирды, ометы соломы и т. д. В этом плане могут иметь значение даже небольшие, на первый взгляд, изменения местности. Прослежено, например, что кучи камней, вынесенных с полей при обработке, привлекают змей, повышая их численность вблизи сельскохозяйственных угодий. В бывшей Югославии в таких условиях концентрация некоторых видов змей — обычное явление.

Несомненно, на изменении экосистем сказываются не только вносимые в них новые элементы, но и преобразование самих исходных сообществ под действием хозяйственной деятельности. В открытых ландшафтах это, в частности, относится к влиянию животноводства, вызывающего перестройки типа растительности, а соответственно и животного населения. Во всех случаях принципы антропогенных перестроек биоценозов основываются на разнокачественности видов исходного сообщества по их реакции на вносимые человеком изменения.

Синантропизация фауны. Дифференцированная реакция разных видов — наиболее общая закономерность биоценотического ответа на антропогенные преобразования ландшафтов. Реакция каждого вида на изменение окружающих условий определяется тем, как соотносятся эти изменения с эволюционно сложившимся отношением вида к комплексу условий его существования, т. е. основывается на экологических правилах оптимума и минимума. Основная причина вымирания видов животных в последние столетия заключается не в физическом их истреблении, а в нарушении условий нормального существования и воспроизведения. Даже в «классических» случаях прямого уничтожения (бизоны, странствующий голубь и др.) фактической причиной вымирания было нарушение основ популяционной структуры и соответственно механизмов репродукции и ее контроля. «Добывали» уже не организованных в саморегулирующиеся популяции особей, доживающих свой индивидуальный срок.

Сказанное определяет стратегию человека по отношению к исчезающим видам. Для их сохранения следует направленно охранять оставшиеся популяции на специальных заповедных территориях, сохранивших «эталонные» нетронутых зональных экосистем, а если это уже невозможно — сохранять их в искусственных условиях. Виды, условия для нормального существования которых еще сохранились на достаточных для жизни площадях, могут быть восстановлены путем применения необходимых биотехнических мероприятий или через фазу охраны и воспроизведения в искусственных условиях с последующим выпуском в природу. Такая работа ведется; ее эффективность зависит от степени экологической обоснованности тех или иных проектов.

Но в составе экосистем, подвергающихся антропогенному воздействию, всегда есть виды, получающие в измененных ландшафтах достаточные возможности для реализации экологических требований к среде, а в ряде случаев — даже определенные преимущества. Такие виды встречаются в культурных ландшафтах в большем числе, а подчас полностью порывают связи с исходными сообществами. Так формируются экосистемы сельскохозяйственных ландшафтов, населенных пунктов, зон отдыха и т. п., включающие широкий круг видов вплоть до синантропов — животных, направленно эволюционирующих по линии связи с человеком и в настоящее время почти не встречающихся вне сферы влияния его деятельности.

Процесс синантропизации — постепенный и достаточно длительный. Начинается он с предпочтительного поселения представителей какого-либо вида в антропогенно измененных ландшафтах. Известно, например, что в Европе ряд видов птиц (черный и певчий дрозды, вяхирь, кольчатая горлица и др.) в древесных насаждениях городов и других населенных пунктов достигают большей численности и плотности населения, чем в естественных биотопах. Белые трясогузки в Финляндии в 85 % случаев гнездятся в постройках человека; в Подмосковье эта цифра еще выше. Причина заключается в том, что культурное лесное хозяйство предусматривает расчистку леса от бурелома, куч хвороста, поваленных дуплистых деревьев, тогда как в постройках человека глубокие убежища, необходимые для гнездования трясогузки, весьма многочисленны. Та же тенденция свойственна многим другим закрытогнездящимся видам птиц и летучих мышей.

В Северной Америке лесной сурок *Marmota monax* не вытесняется человеком: он в больших количествах селится как на культивируемых землях, так и на обочинах шоссежных дорог. В последнем случае максимальная численность отмечена в пригородах, что, видимо, определяется отсутствием здесь хищников. В конце 70-х — начале 80-х гг. в Великобритании, Ирландии, Бельгии, Нидерландах регистрировали регулярное питание тундровых лебедей *Cygnus bewickii* на полях сахарной свеклы, в ряде случаев — совместно с гусями (*Anser fabalis*,

A. albifrons, *A. brachyrhynchos*). Такой тип кормежки обеспечивал лебедям возможность перезимовывания, чего раньше не наблюдалось. Использование сельскохозяйственной продукции (в том числе «огрехов» на полях, открытых буртов картофеля и т. п.) широко практикуется кабанами *Sus scrofa*, облегчая переживание суровых зимних условий на севере ареала. Примеров «тяготения» ряда видов к районам деятельности человека накоплено много. Это явление особенно выражено там, где в сознании населения успешно укоренились идеи охраны природы и гуманного отношения к животным. Процесс «сближения» с человеком, устойчивого освоения антропогенных ландшафтов обнаруживает определенные, эволюционного масштаба, сдвиги в экологии и поведении ряда видов животных в осваиваемой среде.

На тех же экологических основах строится естественное формирование фауны городов — казалось бы, чисто «человеческих» элементов ландшафта. Однако фактически животные реагируют на города как на конгломерат условий, имитирующих естественные: нагромождение скал, обрывы, леса, водоемы и т. п. На этой основе формируются специфические урбанизированные комплексы видов, использующих эти условия. Есть данные, что в центральной Европе до 70 % видов местной герпетофауны включается в состав обитателей урбанизированной территории, где они связаны с зелеными насаждениями и водоемами. В Санкт-Петербурге гнездится не менее 35 % видов орнитофауны области.

Особенности городской архитектуры открывают широкие возможности для поселения многих видов птиц и других животных. Часть из них прямо связаны с каменными строениями, имеющими множество ниш, щелей, уступов, карнизов и т. п. Известно, например, что в Европе расселение некоторых видов птиц, гнездящихся в скалах, прямо связано с распространением каменной архитектуры. Таковы, например, сизые голуби и стрижи. Другие виды заселяют городские парки, бульвары и другие озелененные участки города (белки, дрозды, зяблики и др.) или искусственные водоемы (утки). Часть видов связана с городскими свалками, концентрируются в местах сбора мусора и т. п. (грачи, вороны, галки, голуби). Подземные коммуникации широко используются пасюками.

Плотная застройка создает в городе благоприятный микроклимат, что служит причиной формирования оседлых городских популяций некоторых птиц. Городские популяции птиц часто характеризуются высокой численностью, плотностью населения и плодовитостью, что определяется обилием корма и отсутствием (или малой численностью) хищников. Высокая численность характерна и для заселяющих города грызунов (в том числе и несинантропных) по тем же причинам.

В процессе освоения городского ландшафта животные не только используют благоприятные условия, но и вырабатывают определенные

адаптации к ним. Так, черный дрозд — лесной вид, начавший осваивать городские парки и сады в первой четверти XIX в., к настоящему времени обладает рядом черт экологии, отличающих его от лесной формы. Городские популяции этого вида демонстрируют высокую плотность гнездования, которая почти 20-кратно превышает таковую у лесной формы. Урбанизированные дрозды проявляют тенденцию к оседлости, отличаются более растянутыми сроками гнездования, широким диапазоном суточной активности (поют даже в темноте). Городские дрозды строят гнезда на большей высоте, в том числе на зданиях. У них менее развита реакция на хищника, но выше внутривидовая агрессивность. Некоторые из этих особенностей закреплены генетически (К. Walasz, 1990; М. Luniak et al., 1990).

Поселение животных в городах ставит иногда неожиданные проблемы. Так, птицы живут здесь в условиях продленного светового дня и поэтому у них может быть увеличен период суточной активности. Не исключено, что искусственный фотопериод как-то влияет на сезонные циклы. Уже регистрировалось пение черных дроздов в январе в г. Иене (Германия), сбор корма для птенцов в марте, в том числе ночью, перед освещенными окнами. В Лондоне отмечено гнездование черного дрозда в конце января — начале февраля. Во многих городах формируются оседлые популяции речных уток, зимующих на незамерзающих из-за сброса теплых вод участках рек или водохранилищ. В ряде городов на зимовку остаются стаи грачей, собирающих корм на свалках и в других доступных местах. Забота о городских водоемах сделала их практически непригодным для вы플ода комаров, однако личинки их теперь развиваются в больших лужах внутри городских зданий (подвалы и др.).

Богатая городская фауна удовлетворяет эстетические запросы человека, способствует возникновению устойчивых, саморегулирующихся экосистем, поддерживая, в частности, сохранность зеленых насаждений — почти единственного источника кислорода в урбанизированной среде. Но не во всех случаях «естественное» формирование городских фаун благоприятно для человека: некоторые птицы повреждают фруктовые сады и виноградники, многие из них, поселяясь вблизи аэропортов, создают ощутимые помехи работе авиации. Иногда животные могут быть источником разного рода инфекций. В частности, голуби способны переносить опасные для человека заболевания. К потенциальным рассадникам инфекций добавляются и активно внедряющиеся в городскую среду популяции одичавших собак и кошек. Поэтому стихийному формированию фауны городов и промышленных районов необходимо противопоставить направленное ее создание на основе знания экологии отдельных видов. То же относится к формированию сложных и устойчивых растительных сообществ (пока озеленение ведется практически без экологических обоснований), к

экологической коррекции архитектурных форм и т. д. Вероятно, город как экологическая система поставит перед исследователями еще немало практических задач, в том числе и связанных с формированием адаптаций к антропогенной среде на разных уровнях биосистем.

16.3. ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ЧЕЛОВЕКА КАК ФАКТОР ЭВОЛЮЦИИ

Приспособления к обитанию в измененных человеком ландшафтах не ограничиваются лабильными компенсационными реакциями на уровне отдельных организмов. Устойчивое внедрение в антропогенные экосистемы всегда связано с закреплением приспособительных свойств в процессе естественного отбора. Иными словами, это явление уже не только экологическое, но и эволюционное, по масштабам соответствующее микроэволюционным процессам. В наиболее полном виде результатом его оказывается образование новых видов, специфически приспособленных к новым условиям существования. Таковы уже упоминавшиеся виды-синантропы, которые в современной фауне уже почти полностью связаны с человеком и созданной им средой. Если не считать специфических паразитов, эволюция которых определялась биологическими, а не социальными особенностями человека, к типичным синантропам можно отнести, например, из млекопитающих серую крысу (пасюка) *Rattus norvegicus*, домовую мышь *Mus musculus*, из птиц — серую ворону *Corvus corone*, домового воробья *Passer domesticus* и др. Несмотря на то что у всех этих видов имеются популяции, обитающие в «дикой» природе, основные экологические характеристики их связаны с приспособлением к обитанию в антропогенном ландшафте. При этом если мыши и воробьи просто используют те возможности, которые открывает жизнь вблизи человека (обилие корма, подходящие убежища, благоприятный микроклимат и т. п.), то ворона и пасюк активно осваивают окружение человека, опираясь на развитые формы высшей нервной деятельности.

Разница в «стратегии» становления синантропизма определяет у этих видов и степень их связи с человеком. Так, у домашних мышей на юге ареала более многочисленны «дикие» популяции, несколько севернее имеются и такие, и синантропные, а в северной части области распространения — только синантропные. Такой характер связи с человеком явно отражает первостепенное значение микроклимата в человеческих постройках и обеспеченности кормом. Домовый воробей тоже связан с человеком в первую очередь по линии питания; индустриализация городской среды в последние годы все более «оттесняет» этот вид в сельскую местность. В противоположность этому чрезвычайная вариабельность и оперативность высших форм нервной деятельности ворон и крыс определяет все более полное укоренение их в антропогенном ландшафте и расширение используемых вариантов среды, окружающей человека.

Практически синантропными стали насекомые и клещи, которых мы теперь относим к амбарным вредителям, заселяющим зернохранилища. Исходно эти виды обитали в норах грызунов и питались остатками их корма и запасами. Огромные скопления зерна, создаваемые человеком, вполне соответствуют этой экологической форме — виды постепенно адаптировались к обитанию в этих благоприятных условиях.

Но влияние человека может служить фактором эволюции и не синантропных видов. Одним из классических примеров отбора, идущего под воздействием антропогенного изменения среды, может служить так называемый «индустриальный меланизм» насекомых. Впервые это явление было описано на примере березовой пяденицы *Biston betularia* в Англии. Нормальные формы этих бабочек имеют светлую окраску, делающую их незаметными на стволах берез, покрытых лишайниками. Но в популяциях этого вида всегда встречаются особи с серой окраской — форма *insularia* и темноокрашенные меланисты — форма *carbonaria*. Темная окраска определяется доминантным геном, но в норме меланистические формы подвергаются более интенсивной элиминации хищниками, поэтому процент таких особей в популяции остается невысоким. Примерно с середины XX в. в промышленных районах Англии стали регистрировать увеличение доли меланистов в популяциях этого вида. Объяснялось это тем, что промышленность Англии использовала местные угли невысокого качества, образующие при сгорании много сернистого газа и копоти. Это погубило растущие на стволах деревьев лишайники; растительность и строения человека в районах с развитой промышленностью оказались покрытыми сплошным слоем копоти. На этом фоне покровительственной оказалась уже окраска меланистов, а светлые особи стали изыматься хищниками в большем количестве. Фактически на глазах человека происходил естественный отбор с образованием новой, адаптированной к промышленному ландшафту формы. Процесс этот проходил с большой скоростью. В Манчестере, например, темная форма березовой пяденицы была впервые отмечена в 1948 г., а уже в 1953 г. меланисты составляли около 90 % популяции.

При внимательном исследовании оказалось, что индустриальный меланизм распространен среди чешуекрылых довольно широко; выяснилось, что из 760 видов бабочек 70 показывает постепенное нарастание процента меланистических особей. При этом отмечена корреляция между уровнем развития промышленности и ходом нарастания доли меланистов в популяциях разных районов.

Характерно, что в настоящее время в результате борьбы с загрязнением атмосферы количество дымовых выбросов в этих районах уменьшилось, снизился общий фон загрязнения; на деревьях вновь появились лишайники, и началось постепенное восстановление рав-

новесия обычной и меланистической форм в популяциях березовой пяденицы (M. Seaward, 1989).

Процессы антропогенно обусловленной эволюции регистрировались уже довольно давно, хотя не всегда направленно анализировались с экологических позиций. Так, в субальпийских лугах Высоких Татр произрастает горный подвид погремка *Alectorolophus major montanus*. Эта форма характеризовалась растянутыми сроками цветения. С внедрением здесь сенокоса, проводимого в середине лета, этот подвид вскоре дифференцировался на две формы: *A. m. vernalis* — с весенним цветением и *A. m. aestivalis* — с летне-осенним. Позднее в субальпике стали практиковать еще и покос отавы, приходящийся на конец августа. Это привело к выделению третьей формы — *A. m. polycladus*, отличающейся поздним цветением.

Появление в зоне субальпийских лугов полей ржи вызвало проникновение погремка в посевы, где он закрепился как постоянный сорняк, изолированный от исходных популяций. Удалось проследить эволюцию приспособлений погремка в полях ржи. В частности, у этой формы возникло плодоношение, одновременное с рожью, семенные коробочки перестали раскрываться, а у семян редуцировались летучки. В результате семена не выносятся ветром с полей и не отвеиваются от зерен ржи. Это обеспечивает постоянное подсеивание семян погремка на полях и таким образом устойчивость популяции этого сорняка. Так сформировалась еще одна форма — *A. m. apterus*. Описываемые изменения, представляющие наглядный пример быстрой эволюции, произошли буквально на глазах человека.

Примеры быстрой эволюции, связанной с выработкой эффективных приспособлений к антропогенным воздействиям, неоднократно регистрировались у видов, испытывающих особенно сильное давление со стороны человека. Известно, например, быстрое становление штаммов различных микроорганизмов и вирусов, устойчивых к антибиотикам. Эффективность этого процесса определяется генетическими механизмами и повышенными темпами смены поколений.

На такой же генетической основе базируется почти столь же быстрое «привыкание» ряда видов членистоногих к действию ДДТ и других пестицидов. По существу, уже начиная борьбу с вредителями, человек «запускает» механизмы естественного отбора на выживание резистентных к данным препаратам форм. У млекопитающих снижение эффективности использования химических средств борьбы достигается как отбором на устойчивость к отдельным группам ядов, так и выработкой оборонительных форм поведения, в частности появлением так называемой «неофобии» (боязни нового, незнакомого) — негативной реакции на необычные предметы. В результате этой реакции животные не берут отравленную приманку, обходят стороной ловушки и т. п. Среди охотников давно уже было известно, что некоторые особи волков

устойчиво не реагируют на отравленную приманку. В современных условиях неophobia эффективно вырабатывается у серых крыс, что резко снижает успешность борьбы с этими грызунами. При экспериментальных исследованиях в лабораторных условиях выяснено, в частности, что устойчивость пасюков к антикоагулянтам наследуется, что связано с аутосомным доминантным геном. При этом показано, что чем ниже генетически обусловленная резистентность к яду, тем лучше выражено поведение, связанное с избеганием отравленной приманки (В.А. Рьльников и др., 1992).

Описаны и иные формы антропогенно поддержанной эволюции. Буквально в последние годы отмечено явление генетически детерминированного изменения миграционных маршрутов у славки-черноголовки *Sylvia atricapilla* из континентальной Европы. Ранее в Британии этот вид регулярно гнезился, но не оставался на зиму. Но в 60-х годах в Англии стали регистрировать зимующих слявок, причем численность их возрастала до нескольких тысяч особей, особенно в пригородных садах. Зимующие слявки кормятся в начале зимы естественными кормами, но большую часть сезона существуют за счет использования подкормочных столиков и иного рода кормушек. Кольцевание показало, что зимующие птицы не принадлежат к местным популяциям, а мигрируют из Германии и Австрии, где возникли популяции с новым миграционным маршрутом; их новые зимовки расположены на 1000—1500 км севернее традиционного зимовочного ареала на западе Средиземноморья. Число таких птиц возросло от 0 % перед 1960 г. до 7—11 % от всей популяции в настоящее время. Опыты с гибридизацией особей британских и континентально-европейских популяций показали, что новый северо-западный миграционный маршрут заложен в генетической программе по направлению и расстоянию. Таким образом, налицо формирование нового видового качества. Чем определяется селективное давление, закрепляющее новый маршрут, пока не ясно. Это может быть выгода от поведения, связанного с питанием на кормушках, потепление зим, дрящееся в Британии уже более 30 лет, а может быть и выгода, вытекающая из более раннего возвращения на гнездовья, открывающего возможность захвата лучших мест для гнезда (P. Berthold et al., 1992).

По-видимому, в условиях постоянного влияния человека на природные процессы реализуются все «классические» формы эволюции, связанные со становлением новых черт приспособленности. В частности, возможно и эволюционное значение «волн численности» в изменениях генофонда популяций, лежащих в основе микроэволюции. Исследование популяций грызунов и амфибий указывает на возможность двух вариантов перестройки эколого-генетической структуры популяций под влиянием антропогенно вызванных изменений численности. В том случае, когда ареал популяции целиком попадает под

влияние элиминирующего антропогенного фактора, может произойти быстрая и адекватно направленная перестройка генетической структуры популяции. В этом случае действие на генофонд отбора и движения численности однонаправлены и «поддерживают» друг друга. Если же антропогенному воздействию подвергается лишь часть популяции, не изолированная от своего окружения, остается открытой возможность иммиграции, и поток приносимых с нею генов способствует поддержанию исходного типа генофонда; в этом случае движение численности оказывается направленным против вектора отбора, и микроэволюционный процесс замедляется (Б.С. Кубанцев, 1990).

Как и при других формах эволюции, под влиянием антропогенного воздействия эволюционируют не только отдельные виды, но и целые биоценоотические комплексы. По существу, рассмотренные выше антропогенные сукцессии представляют собой эволюционное становление максимально приспособленных к конкретным условиям сообществ. Это относится и к внутриэкосистемным комплексам. Так, ранее предполагалось, что таежные очаги клещевого энцефалита по мере освоения тайги человеком будут затухать, поскольку основные прокормители клещей — копытные, медведи, тетеревиные птицы, зайцы — отесняются от поселений человека или резко снижают численность. Изучение реальных результатов освоения таежных районов не подтвердило этого. На самом деле по мере возникновения в тайге постоянных поселений человека произошла перестройка внутренней структуры очагов: нимфы клещей стали выкармливаться на мелких птицах, собаках и пр., а имаго — на домашнем скоте. Очаги не только не затухали, но даже «придвинулись» вплотную к поселкам (С.А. Шилова и др., 1956; С.А. Шилова, 1960).

Как ни ограничены наши знания о механизмах формирования устойчивых экосистем в антропогенных условиях, принципиальные позиции исследований в этой области достаточно ясны. Освоение антропогенных ландшафтов идет на основе экологической дифференциации разных видов по их реакции на вносимые человеком изменения. Виды, способные активно осваивать новые условия, — наш «экологический резерв», фонд для направленного формирования биоценозов различных вариантов антропогенно измененной среды. Укрепление их в новых экосистемах определяется популяционными механизмами, обеспечивающими воспроизведение популяции, формирующими ее реакцию на условия среды и взаимоотношения с популяциями других видов. Целостный биоценоотический комплекс формируется на базе устойчивых трофических и иных форм отношений видов друг с другом. Отсюда важность дальнейшей разработки принципов популяционной экологии и биогеоценологии.

16.4. ПРИКЛАДНЫЕ АСПЕКТЫ ЭКОЛОГИИ

В последнее время принято говорить о разрушающем влиянии человека на природные сообщества. Это верно только с точки зрения самого человека. Экосистему разрушить трудно: она перестраивается в соответствии с оказываемым на нее влиянием. Но не всякая перестройка приемлема для человека. Так, уже упомянутые сообщества на базе цианобактерий, возникающие в отравленных промышленными сбросами водоемах, не компенсируют человеку утрату чистой воды и рыбной продукции. Говоря о сохранении (или формировании) устойчивых и продуктивных сообществ в антропогенных ландшафтах, мы имеем в виду такие системы, в которые человек может включаться, используя часть продукции. Закономерности их формирования и поддержания — чисто экологические. Их познание и умелое применение представляет основу современных прикладных проблем экологии.

Сельское хозяйство. Одной из важнейших прикладных проблем экологической науки является изучение закономерностей формирования и функционирования агроэкосистем. Их место на земном шаре неуклонно растет. Только за четверть века — с 1950 по 1975 г. — площадь, занятая зерновыми культурами, возросла на $1,25 \cdot 10^6$ км², т. е. почти на 1 % свободной ото льда поверхности суши (К. Prentice, J. Coiner, 1980). Земледелие связано с коренным изменением ландшафта в виде вырубki леса, распашки целинных земель, различных форм мелиорации и т. д.

Сельскохозяйственные угодья представляют собой типичную картину упрощенных направленной деятельностью человека экосистем. В них снижено количество видов растений, вплоть до монокультуры; животное население представлено почти исключительно вредителями сельскохозяйственных культур. Более того, существенная часть деятельности человека в этих искусственных экосистемах прямо направлена на поддержание обедненного видового состава: человек активно борется с сорняками и вредителями выращиваемых растений. Все это, как показано выше, влечет за собой потерю устойчивости систем; ярким показателем этого являются регулярно возникающие, несмотря на борьбу, вспышки вредителей, высокая чувствительность возделываемых видов к засухе или, напротив, к переувлажнению и т. п.

Малая устойчивость и конкурентоспособность культурных растений определяются еще и тем, что вмешательство человека привело к смене естественного отбора искусственным. А это значит, что отбор идет не на качества, полезные для растений, а на показатели, важные для человека. В результате агроэкосистемы в значительной мере теряют самостоятельность; различного рода социальные катаклизмы (войны, революции и пр.) показывают, насколько быстро эти экосистемы

вытесняются сообществами «диких» видов, более конкурентоспособными и обладающими эффективными механизмами самоподдержания.

В экологии сельскохозяйственных комплексов принципиальное значение имеет неполнота круговорота: ежегодно из экосистемы безвозвратно изымается большая часть продукции в виде урожая. Таким образом поддерживается направленное обеднение почв, лишь отчасти компенсируемое использованием органических и минеральных удобрений. Следует отметить, что одна из наиболее примитивных форм сельского хозяйства — подсечно-огневое земледелие — было гораздо более экологичным, поскольку предусматривало максимальный возврат в почву органического вещества и регулярное восстановление на использованных полях естественных экосистем с полноценным круговоротом.

Агроэкосистемы не только своеобразны по своей внутренней структуре, но и оказывают существенное влияние на окружающие биосеннозы. Определенная «пульсация» биомассы, микроклимата и других параметров, связанная с «календарем» сельскохозяйственной деятельности, вызывает приток ряда видов в агроэкосистемы извне в период накопления биомассы и обратную эмиграцию их в окружающие уголья в периоды машинной обработки полей и особенно уборки урожая. Это вносит существенные поправки в циклы годовой жизнедеятельности и динамики численности ряда видов насекомых, грызунов и других животных.

В исторических масштабах влияние сельского хозяйства на природные системы может быть принципиальным фактором эволюции ландшафтов. Так, исследование динамики экосистем степного Крыма на протяжении последних двух тысяч лет по материалам археологических раскопок, сопоставляемым с современными данными, показало, что в позднем голоцене именно антропогенная трансформация ландшафтов определяла собой направление и общую картину смены биосеннозов; сколько-нибудь заметных изменений климата за это время не происходило. На рубеже новой эры природные сообщества Крыма характеризовались широким распространением лесов: они покрывали не только горы, но и все побережье полуострова. На протяжении двух тысяч лет человек коренным образом изменил естественную растительность — как лесную, так и степную, — что сказалось на составе фауны позвоночных и наборе экологических форм этих животных. Этот процесс несколько смягчался лишь наличием горных лесов, непригодных для сельскохозяйственного использования (Ек.Е. Антипина, 1993).

Экологические основы поддержания устойчивости и продуктивности агроэкосистем практически еще не разработаны, хотя отдельные аспекты этой проблемы уже вырисовываются. В частности, показана роль смешанных сортовых посевов зерновых культур в повышении

устойчивости урожаев при колебаниях погодных и иных условий. На базе Ростовского университета разработана эффективная система повышения продуктивности сеяных луговых сообществ путем использования нескольких видов трав и пространственной структурированности посевов. Создание лесополос, исходно призванных оградить посевы от вредного влияния суховеев, уже сейчас в ряде случаев предусматривает формирование сложного многоярусного растительного сообщества, в котором находят место виды насекомых и птиц, контролирующие численность вредителей сельскохозяйственных культур.

Искусственно снижая видовое разнообразие экосистем, упрощая их структуру, поддерживая искусственные системы на стадии максимальной продуктивности, человек неизбежно должен будет взять на себя те общебиocenотические функции, которые при этом нарушаются. Только в этом случае возможно совмещение интересов человека в виде устойчивого получения высокой продуктивности с «интересами» сообщества в виде поддержания законченных циклов круговорота. В основе экологических исследований в этой области должно лежать представление об агроэкосистемах как своеобразной форме биоценозов, в которых могут быть поддержаны собственные авторегуляторные механизмы, базирующиеся в первую очередь на биологическом разнообразии структурных элементов. С другой стороны, важное значение в этой проблеме имеет ее социальный аспект. В современной системе хозяйства ресурсы имеют стоимость, и нерациональное их использование экономически невыгодно. Это стимулирует поиск экологически оправданных форм и методов ведения сельского хозяйства. Реальность «экономической регуляции» показана на примере развитых капиталистических стран. В США, например, в наше время практически создана система бездефицитного баланса питательных элементов и органики в почвах, соответствующая финальной части замкнутого биологического круговорота. Это позволяет получать высокую продукцию без увеличения площади посевов; только за последние 10 лет здесь высвобождено для использования под многолетние травы 20 % общей площади пашни (Б.М. Миркин и др., 1992). Учитывая, что сейчас уже около трети всей площади суши занято под сельскохозяйственные угодья, это обстоятельство имеет большое значение.

Не менее важные экологические проблемы возникают и в области животноводства. Разведение домашних животных представляет собой форму наиболее полного и гарантированного овладения ресурсами. Разводимые в неволе животные существуют в коренным образом измененных условиях жизни, сохраняя при этом ряд биологических и физиологических свойств, присущих данному виду и сложившихся в процессе эволюции в порядке приспособления к жизни в определенной среде, в составе конкретных экосистем. Это порождает ряд проблем как связанных с обеспечением биологических требований вида (пита-

ние, климат, воспроизведение), так и с влиянием домашних животных на окружающие экосистемы: воздействие выпаса на фитоценоз, конкуренция с дикими видами (проблема весьма актуальна, например, в саваннах Африки), распространение гельминтов, участие в природных очагах инфекций и т. п.

Использование экологического подхода может внести новые аспекты в общие принципы ведения животноводческого хозяйства. Известно, например, что инкубация яиц сельскохозяйственных птиц целиком основана на исследованиях закономерностей эмбриогенеза в связи с воздействием определенного режима температуры, влажности и других факторов при естественном ходе насиживания у разных видов. Широкое внедрение искусственной инкубации вывело птицеводство на качественно новую ступень, открыв путь к индустриальным методам производства птичьего мяса. Регулирование светового режима в птичниках в сочетании с определенной системой кормления позволило существенно расширить период яйцекладки у кур; в основе этого мероприятия лежало изучение факторов, определяющих ритм процессов размножения. В результате в современном птицеводстве продукция яиц осуществляется практически круглогодично.

Однако многие проблемы экологического плана в животноводстве еще не решены. Остро стоит вопрос использования накапливающегося навоза и других отходов, особенно на свинофермах. Не решена проблема поддержания устойчиво высокой продуктивности, что связано отчасти с режимом кормления, а отчасти с видовой эколого-физиологической спецификой. Известно, например, что выпас в стаде ограничивает потенциальные надои от каждой коровы вследствие иерархических отношений. С другой стороны, круглогодичное стойловое содержание менее выгодно. Решения проблемы пока не найдено; не исключено, что внимательное изучение внутрстадных отношений поможет найти компромиссный вариант. Вообще, исследование особенностей взаимоотношений у стадных видов может дать ключ к решению вопросов продуктивности стад и их управляемости; последняя проблема важна, например, в северном оленеводстве.

Немалое значение в животноводстве могут иметь исследования в области популяционной генетики. В процессе селекции серебристо-черных лисц на усиление «доместикации» (выработка активно-положительной реакции на человека) акад. Д.К. Беляев обнаружил у подопытных животных резкое возрастание изменчивости по многим, в том числе и физиологическим признакам: утрата моноэстричности и строгой сезонности размножения, общая активизация репродуктивных функций, изменение сроков линьки. Это явление он назвал *дестабилизирующим отбором* и предположил, что аналогичное усиление изменчивости может сопровождать и другие формы воздействия человека на животных (Д.К. Беляев, 1981). Повышенная изменчивость —

исходный материал для искусственного отбора по признакам, интересующим человека.

Сельскохозяйственная экология как самостоятельная ветвь науки еще только формируется. Но уже сейчас ясно ее большое значение в разработке экологических методов управления производственным процессом.

Биокультуры. Другая форма прямого управления процессом биологической продуктивности — это создание культур тех или иных биологических объектов, продукция которых интересует человека. При разведении в культуре живые объекты в еще большей степени выделены из естественных экосистем, чем при сельском хозяйстве. Однако и в этом случае они остаются биологическими существами со специфическими особенностями физиологии, которые должны удовлетворяться человеком.

Эффект разведения живых организмов в культурах особенно ярко демонстрируется в микробиологии. Производство дрожжей, антибиотиков и других лекарственных препаратов в промышленных масштабах основывается на культурах различных микроорганизмов, технология которых тонко учитывает биологическую специфику и воспроизводительные возможности культивируемых объектов.

Среди высших организмов особенно широко распространены аквакультуры — промышленное разведение водных организмов. Их значение очень велико и имеет большие перспективы. В настоящее время около 24 % всех животных белков человечество получает из водной среды. Общая мировая добыча рыб, водных беспозвоночных и водорослей в 80-е годы превысила 70 млн. т, однако это составляет всего 1 % потребляемой человеком пищевой продукции, 99 % приходится на сельское хозяйство.

Перспектива интенсификации использования продукции водных организмов связана с переходом от простой эксплуатации (рыболовство, добывание моллюсков и ракообразных и пр.) к активному разведению гидробионтов, т. е. к аквакультуре. Именно становление и развитие активных форм рыбного хозяйства и других видов аквакультуры характеризует современное положение вещей. Так, в 1983 г. на долю аквакультуры (включая производственное рыбозаводство) приходилось 10 млн. т, т. е. около 12,5 % общей добычи морской продукции.

В узком смысле слова аквакультура предполагает промышленное выращивание гидробионтов по определенной технологии с контролем на всех стадиях развития разводимых организмов. Таким путем на морских мелководьях ведется производство жемчуга, разведение съедобных моллюсков, ракообразных, водорослей. Применяются и интенсивные формы культуры с использованием искусственных бассейнов, проточных лотков и т. п. В более широком смысле аква-

культура предполагает мелиорацию естественных водоемов и вмешательство в состав их экосистем с целью получения высокой продукции наиболее ценных видов водных организмов. В таком аспекте аквакультуры более характерны для пресных водоемов и широко используются, в частности, в рыбном хозяйстве, отражая одну из основных тенденций развития рыбного хозяйства — переход от чистого рыболовства к активному управлению биологическими ресурсами водоемов.

В нашей стране имеется огромный фонд внутренних пресноводных водоемов. Однако продуктивность их низка: в среднем 10—12 кг/га, а нередко и меньше. Повышение продуктивности связано с экологически обоснованным вмешательством человека. В этом отношении наиболее перспективны следующие подходы:

1. Улучшение качественного состава ихтиофауны: искусственное воспроизведение местных видов на рыбоводных заводах и в нерестово-выростных хозяйствах, создание искусственных нерестилищ, акклиматизация ценных видов из других водоемов.

2. Биологическая и техническая мелиорация водоемов: подавление численности сорных и малоценных рыб путем вселения хищников, улучшение гидрологического режима и т. д.

3. Создание управляемого товарного рыбного хозяйства: выпуск молоди ценных видов рыб для нагула на естественной кормовой базе, поликультура рыб (утилизация разных кормов), искусственная подкормка и т. д.

4. Улучшение кормовой базы: акклиматизация кормовых объектов, применение удобрений и т. д.

Немалое значение имеет экологическое обоснование квот изъятия продукции и мер охраны водоемов. В частности, очень важен вопрос о создании заповедных акваторий в ключевых для биологии ценных видов рыб местах. Заметим, что в настоящее время в России нет ни одного рыбного заповедника.

Аквакультура, основанная на фундаментальных экологических предпосылках, способствует интенсификации получения биопродукции, а также использованию искусственных водоемов промышленного назначения, например охладителей тепловых и атомных электростанций.

По задачам и характеру организации товарной продукции к аквакультуре (особенно в ее интенсивных формах) близко разведение пушных зверей на зоофермах. Как и в современных птицеводческих хозяйствах, разводимые виды полностью исключены из экосистемы (связаны с ней через человека), но выход и качество продукции зависят от степени удовлетворения биологических потребностей вида. Как и в птицеводстве, в звероводстве большое значение имеет эколого-физиологическое обоснование режима содержания.

Контроль численности экономически важных видов. Разработка мер воздействия на ход изменений численности прямо связана с практическими требованиями. В частности, эта проблема имеет большое значение в сфере борьбы с вредителями сельского хозяйства, носителями инфекций в природных очагах болезней и т. п. Борьба с ними ведется преимущественно химическими средствами; найдены и используются весьма эффективные яды, разработаны экологически обоснованные системы их применения. Общая результативность уничтожения, например, грызунов составляет до 90—95 % и практически достигла предела. И тем не менее общий эффект контроля достаточно низок; через относительно непродолжительный срок после истребления численность восстанавливается, и эти мероприятия приходится регулярно повторять, затрачивая на это большие средства.

Причина заключается в том, что истребление никогда не захватывает всех особей поголовно. Выживание части популяции определяется в первую очередь разнокачественностью особей по генетическим, физиологическим и этологическим свойствам, в силу чего разные особи отличаются по чувствительности к яду, отношению к отравленной приманке, характеру активности, степени широты поиска кормов и т. д. Имеет значение и структура взаимоотношений в популяции: ранговое положение отдельных особей определяет их доступ к корму (в том числе к отравленной приманке), а также реакцию на отравление. Показано, в частности, что пестициды быстрее выводятся из организма высокоранговых животных. Оставшаяся часть популяции реагирует на снижение численности, включая, авторегуляторные механизмы, интенсифицирующие размножение (рис. 12.13). Началу размножения предшествует усиление подвижности особей, преобладание интегративных форм поведения и образование структурированных внутривидовых групп — естественная реакция популяции на депрессию численности. По-видимому, дальнейшая разработка стратегии и тактики борьбы с вредителями должна основываться на учете популяционных механизмов регуляции численности.

Кое-что в этом направлении уже делается. В частности, проведены обширные экспериментальные и полупроизводственные исследования с применением препаратов-стерилиантов, ингибирующих воспроизводительную потенцию самцов. В этом случае поведение животных внешне не меняется, они сохраняют способность к спариванию, но результативность размножения резко снижена, что приводит к прогрессирующему падению численности. Однако применение стерилиантов следует регламентировать, исходя из природоохранных соображений. Видимо, наиболее рационально их применение для борьбы с грызунами в постройках человека, в условиях ограничения возможного выноса препарата в естественные сообщества. Возможно, перспективным ока-

жется сочетание использования стерилиантов с применением острых ядов (Т.В. Крылова, 1975; С.А. Шилова, И.А. Шилев, 1977).

Выше (в гл. 11) описывались опыты с влиянием на поведение грызунов и зайцеобразных с помощью психотропных препаратов. В перспективе искусственное подавление форм поведения, лежащих в основе авторегуляторных реакций, также может дать эффект пролонгирования депрессии численности после ее искусственного снижения (С.А. Шилова, 1982).

Другой недостаток химических средств борьбы заключается в том, что появляются популяции, не чувствительные к применяемым препаратам. Возникновение резистентных форм у насекомых и грызунов также основывается на популяционных процессах, зависящих от генетической структуры популяции и приближающихся по своим механизмам к микроэволюционным преобразованиям.

При эксплуатации популяций экономически значимых видов (пушные звери, дичь и т. д.) человек заинтересован в устойчивом поддержании высокой численности и продуктивности. В норме эти два параметра практически несовместимы: с выходом численности на верхнее плато продуктивность падает; вся система популяционной авторегуляции работает на поддержание оптимального (не высшего!) уровня численности. Поэтому при контроле численности эксплуатируемых видов главное направление исследований — установление норм изъятия, при котором максимально стимулируется репродукция без нарушения принципиальных популяционных структур. При этом может быть достигнут уровень продуктивности, который в естественных условиях данному виду не свойствен.

Контроль численности экономически значимых видов есть форма активного управления биологическими ресурсами. Основные перспективы в этой области можно определить как изучение авторегуляторных популяционных и биоценотических механизмов и использование вскрытых закономерностей для достижения нужного экономического эффекта.

Рекультивация промышленных земель. Задачи направленного формирования экосистем, приспособленных к особенностям антропогенного ландшафта, особенно ярко выявляются при вторичном освоении земель, вышедших из промышленного использования. Карьеры, котлованы, лишенные почвенного слоя участки на местах открытых выработок полезных ископаемых, отвалы пустой породы в районах угледобычи и т. п. представляют собой особую форму ландшафта, практически лишенную жизни. Естественная сукцессия в таких местах идет замедленными темпами, надолго задерживаясь на стадии рудеральной растительности. Выбросы шахтных пород часто содержат ядовитые для растений вещества, препятствующие формированию здесь сколько-нибудь сложных растительных ассоциаций.

Освоение бывших промышленных полигонов — важная задача, поскольку площадь этих бесполезных для человека земель очень велика. В этом отношении уже достигнуты некоторые успехи. В частности, довольно эффективно осуществляется лесная и сельскохозяйственная рекультивация в угольных районах России и Украины, в области Курской магнитной аномалии, на Урале и в некоторых других местах. Широкие работы по рекультивации ведутся и в других странах. Эта работа сопряжена с большими трудностями экономического и экологического характера. В частности, во многих случаях на шахтных отвалах приходится начинать работы с того, чтобы покрыть токсичные породы «замковым» слоем глинистого состава, отсекающим зону корневых систем растений от контакта с породой. Поверх этого слоя создается почвенный горизонт — чаще всего в «готовом виде» путем транспортировки почвы с соседних территорий. Процесс первичного создания почвы, как это имеет место при естественных сукцессиях, пока не освоен, да и требует слишком много времени. Дальнейшая задача — формирование фитоценоза — решается исходя из целевого назначения данной рекультивируемой территории и основывается на экологическом подходе к подбору видового состава растений и разработки технологии их выращивания. Так, в Днепропетровской области Украины силами университета и сельскохозяйственного института на бывших угольных отвалах создаются лесные культуры, парки отдыха и другие угодья пригородного типа.

Рекультивация — пример направленного конструирования экосистем с заданными свойствами, устойчиво функционирующих в условиях антропогенного ландшафта. Возможность и большое практическое значение целевого формирования биоценологических комплексов показана и некоторыми другими исследованиями. Так, в Туркмении под руководством акад. Н.Т. Нечаевой разработана система создания устойчивых пастбищных фитоценозов в песчаных пустынях, что очень важно для развития животноводства (Н.Т. Нечаева, 1986). Имеются и другие достижения. Но в целом практически вся деятельность в этом направлении сосредоточена на создании растительных сообществ с заданными свойствами. За исключением работ, ведущихся на базе Днепропетровского университета, практически ни в одном случае не предусматривалось направленное формирование комплексов животного населения; становление фауны рекультивируемых земель происходило стихийно. В этой области многое предстоит сделать.

Охрана природы. Элементы охраны природы стали появляться в деятельности человека с момента появления первых признаков возможного истощения природных ресурсов. По существу, возникшие уже на заре человеческого общества культовые охраняемые участки леса и иных угодий играли природоохранную роль, обеспечивая «рефугиумы», в которых шло беспрепятственное размножение охотничьих

видов животных. Аналогичное, но более осознанное и направленное значение имели заповедно-охотничьи угодья феодалов и других крупных землевладельцев.

Более целенаправленный вид охрана природы приобрела через серию законов о запрете охоты на отдельные виды животных. Такие законы были приняты во многих странах, в основном начиная с конца XIX—начала XX вв., когда уже определенно ощущались последствия неограниченного промысла ряда видов. В это же время были созданы первые заповедники: в начале XVII в. национальный парк «Лес на Фонтенбло» во Франции, в 1872 г.— знаменитый Йеллоустонский национальный парк в США; в России первые заповедники возникли лишь в начале XX в.

Таким образом, два принципиальных аспекта охраны природы — сохранение отдельных видов, с одной стороны, и целостных биоценологических комплексов — с другой, — стихийным образом возникли практически одновременно. Однако в дальнейшем (первая половина XX в.) основное направление охраны природы можно охарактеризовать как систему мероприятий по *охране природных ресурсов*, направленную на ограничение эксплуатации отдельных видов растений и животных. Научная база таких мероприятий — аутоэкологические исследования. Именно в эти годы проведены широкие комплексные работы по экологии видов, оказавшихся в угрожаемом положении (соболь, бобр, выхухоль, лось, сайга и др.), их акклиматизации и реакклиматизации, созданию специализированных заповедников и т. д.

Примерно в середине XX в., когда стала очевидной критическая ситуация в биосфере, вызванная нарастающим антропогенным прес-сом, центр тяжести переместился на *охрану окружающей среды*. Именно в это время сформировался антропоцентрический подход в экологии, при котором техногенные нарушения в биосфере рассматриваются только в аспекте их прямого влияния на человека. Преимущественное направление охраны природы в это время связано с предупреждением различных форм загрязнения воздуха, вод и почв. В этой области были достигнуты определенные успехи; во многих развитых капиталистических странах загрязнение среды значительно пошло на убыль. Но с другой стороны, такая позиция отвлекла внимание от истинно экологических проблем, связанных с глобальным эффектом техногенных влияний на биосферу в целом через нарушение функционирования отдельных экосистем и их ландшафтных комплексов. Лишь к концу текущего столетия биоцентрические аспекты в экологии вновь стали звучать в полную силу. Организационно это выразилось в принятии и осуществлении ряда международных экологических программ, в которых основой являются проблемы биологического содержания. Начиная с 1964 г. в рамках Международной Биологической Программы (IBP) проводилось изучение продуктивности экосистем различных областей земного шара, механизмов и закономерностей этого процесса. Иссле-

дования последствий влияния деятельности человека на биосферу объединены программой «Человек и биосфера» (МАВ, 1968). Активно осуществляется международная программа по биологическому разнообразию и ряд других. Все эти программы нацелены на комплексное изучение экосистем, в том числе в целях повышения их продуктивности и эффективности их охраны. Большое место биологические проблемы занимают и в обширной международной программе «Глобальные изменения» (Global change), в основе которой лежит многолетний комплексный мониторинг природных систем разного масштаба.

Современный подход к проблеме охраны природы предусматривает помимо чисто охранных мероприятий проведение фундаментальных экологических исследований разного масштаба и использование их результатов для активного вмешательства в нарушенные экосистемы с целью придания им адаптивных в новых условиях черт, повышения их устойчивости и продуктивности. При таком подходе антропоцентрический и биоцентрический подходы в экологии гармонично сочетаются в общей проблеме поддержания целостности функций глобальных экологических систем. К решению этой задачи помимо биологов подключаются специалисты других областей естествознания, а также экономисты, социологи, технологи, юристы и другие представители гуманитарных и технических наук. Такая комплексная отрасль знания не может и не должна быть простым продолжением экологии — науки, по сути своей биологической. В наши дни под прежним названием экологии рождается новая наука, предмет которой — комплексное изучение ноосферы, а конечная задача — сознательное регулирование различных сторон деятельности человека для поддержания устойчивого функционирования природных систем как источников его благосостояния.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Экологический кризис — реальность современного состояния биосферы. Стремительный прогресс науки и техники дал в руки человечества огромные силы воздействия на окружающую среду. Направленные на благо человечества, эти силы одновременно приводят к ухудшению условий среды жизни самого человека. Стремительно нарастает уровень загрязнения атмосферы, вод и почвы продуктами промышленных, бытовых и сельскохозяйственных отходов, переэксплуатации природных ресурсов, эрозии почв и снижения их плодородия. В наше время проблема экологической безопасности по своей значимости для будущего человечества сравнима с проблемой ядерного разоружения. И подобно ядерному разоружению проблемы экологической безопасности выходят на уровень политики, охватывая широкие слои населения разных стран мира.

Научные основы сохранения и улучшения окружающей человека среды базируются на принципах экологии. Современные проблемы экологии могут рассматриваться в двух принципиальных аспектах. Первый из них связан с задачей снятия антропогенного стресса, вызванного стихийным развитием сельского хозяйства, промышленности, транспорта, строительства, переэксплуатацией природных ресурсов и другими сторонами деятельности человека, осуществляющимися без учета возможных экологических последствий. Разрешение этой задачи требует проведения специальных исследований по выявлению последствий антропогенных воздействий, механизмов влияния различных антропогенных факторов на природные системы, реакций последних на эти воздействия, диапазонов толерантности и т.п. На этой основе возможна разработка экологически обоснованных нормативов нагрузки на различные типы экосистем, предельно допустимых доз вредных веществ, квоты изъятия объектов эксплуатации в конкретных условиях и т.п. К этой же категории проблем относится разработка методов снижения всех форм загрязнения среды, в том числе безотходных и малоотходных технологий в промышленности и в сельском хозяйстве. Последняя проблема имеет принципиальное значение, поскольку промышленные, сельскохозяйственные и бытовые загрязнения содержат много веществ, никогда не входивших в естественные циклы биогенного круговорота и потому не имеющие разрушителей. Однако проектирование отдельных безотходных техно-

логий может рассматриваться лишь как частная задача; в принципе проблема загрязнения среды может быть решена только на основе создания глобальных замкнутых технологических циклов, действующих параллельно с естественными процессами биологического круговорота веществ и дополняющих их.

Комплексный характер всех этих проблем открывает широкие перспективы для проведения таких исследований в международном масштабе. Необходимость международной консолидации экологических исследований диктуется еще и тем, что многие формы антропогенных воздействий на среду выходят за рамки территорий отдельных стран и приобретают глобальный характер.

Перечисленные проблемы остры и требуют немедленного комплексного исследования. Это — проблемы сегодняшнего дня. Они связаны со сложной и противоречивой ситуацией, при которой в ходе прогрессивного развития многогранной деятельности современного человечества неизбежно ухудшается качество его среды. Выход из этого положения предусматривает фундаментальное исследование принципов организации и функционирования биосферы и составляющих ее экосистем, а на этой основе разработку мер активного регулирования как функционирования природных систем, так и различных форм деятельности человека.

Антропогенные влияния на среду не ограничиваются воздействием на здоровье человека и прямыми формами действия на флору и фауну. Упрощение структуры экосистем, уменьшение набора составляющих их видов означает нарушение эволюционно сложившихся механизмов, поддерживающих устойчивость экологических систем и эффективность их функционирования. Это ведет к снижению уровня продуктивности, угрожает поддержанию постоянства газового состава атмосферы, нарушает естественные процессы самоочищения вод, поддержания плодородия почв и т.д. Таким образом, борьба за охрану природы, предотвращение гибели различных представителей растительного и животного мира представляет собой задачу совсем не только эстетическую. Сохранение биологического разнообразия означает сохранение регулирующих механизмов природы, обеспечивающих бесперебойное функционирование экосистем и поддержание устойчивого уровня биологической продукции, регуляции физико-химических свойств биосферы, формирования и регулирования климата и других условий существования жизни на планете.

При этом следует учитывать, что даже полная ликвидация связанных с неправильным хозяйствованием нарушений не снимает этого типа влияния антропогенной среды на функции экосистем и биосферы в целом. Всей своей повседневной деятельностью человек меняет условия существования природных экосистем. Изменение ландшафтов неизбежно ведет к перестройке отдельных сообществ, чаще всего

связанной с обеднением их видового состава и упрощением структуры. Это часто сопровождается снижением устойчивости систем и сбалансированности их внутренних взаимодействий. В этом основная причина потерь урожая от вредителей, снижения продуктивности монокультурного лесного хозяйства, нарушения биологической самоочистки природных вод и пр.

Развитие транспорта способствует непрерывному распространению живых организмов за пределы естественного ареала, что также связано с перестройкой сообществ. Известно немало случаев возникновения эпидемий и эпизоотий, вспышек численности вредителей, в основе которых было внедрение новых видов в аборигенные сообщества. Города и промышленные комплексы — это особые экосистемы со специфическими свойствами и структурой, исследование которых только начинается. То же можно сказать и об агроценозах.

Чтобы в столь принципиально меняющихся условиях могли существовать устойчивые экосистемы, способные обеспечить комплекс потребностей человека, необходимо активное вмешательство в природные процессы, основанное на глубоком знании и использовании основных экологических законов и механизмов, поддерживающих гомеостаз экосистем разного уровня. Второй аспект экологических проблем современности как раз и включает постановку фундаментальных исследований в области общей экологии. Это проблема ближайшего будущего, залог гармонического развития человеческого общества и его природной среды. О ее важности говорит, например тот факт, что в бюджете США на 1990 г. финансирование исследований экологического направления определялось суммой 190,5 млн. долл., в том числе 39,5 млн. долл. на проблему «Экологические системы и их динамика».

В России разработка фундаментальных экологических проблем базируется на учении В.И. Вернадского о биосфере и концепции В.Н. Сукачева о биогеоценозе как системе, на уровне которой реализуются процессы биологического круговорота. По современным представлениям устойчивое поддержание глобального круговорота основывается на трех генеральных свойствах жизни: ее разнокачественности, ее системности и гомеостазировании функций на разных уровнях биологических систем. На основе видовой разнокачественности обмена веществ строятся замкнутые циклы круговорота. Системность жизни обеспечивает осуществление этих процессов на разных уровнях: на уровне организма реализуется видоспецифический обмен веществ с окружающей средой; популяции видов в составе трофических цепей обеспечивают определенные этапы круговорота; экосистемы включают представителей всех трофических уровней и поддерживают полный круговорот в конкретных географических условиях; на уровне биосферы процессы, протекающие в отдельных экосистемах,

объединяются в единую систему глобальной функции живого вещества, связывающую биогеохимические циклы с абиотическими процессами.

На всех рассмотренных уровнях параллельно основным функциям действует система гомеостазирования — обеспечения устойчивого функционирования биосистем в условиях изменчивой и динамичной среды. В конечном итоге через многообразие форм жизни определяются свойства биосферы как самоподдерживающейся системы, гомеостаз которой запрограммирован на всех уровнях организации живой материи.

Фундаментальные исследования закономерностей и механизмов устойчивого функционирования природных систем в нестабильной среде, в том числе в условиях антропогенной нагрузки, дают ключ к использованию естественных процессов и закономерностей для активного управления экосистемами. На этой основе возможны разработки контроля численности и биологической активности экономически значимых видов, создание технологий направленного конструирования искусственных экосистем с заданными свойствами в различных типах антропогенных ландшафтов.

Результаты фундаментальных экологических исследований создают научные основы экологической экспертизы крупных хозяйственных проектов, экологических прогнозов и планирования. Такие комплексные фундаментальные исследования необходимы и для разработки и внедрения эффективных стратегий и методов охраны природы.

Исследования в названных направлениях имеют комплексный характер и должны проводиться с привлечением большого числа специалистов разных профилей. В частности, в проблеме охраны природы наряду с биологическими, химическими, технологическими обоснованиями важную роль играют разработки экономического и юридического характера. Вместе эти комплексные исследования обеспечивают теорию природопользования, сочетающую удовлетворение потребностей человека с сохранением воспроизводительного потенциала природных биологических ресурсов. Роль теоретических исследований не подлежит сомнению: они составляют научную базу всего комплекса технологических решений отдельных проблем экологии и хозяйства.

Конкретная направленность комплексных исследований базируется на рассмотренных выше принципах подхода к экологическим проблемам современности. Большой круг вопросов посвящен изучению структурно-функциональной организации экосистем. Конечная задача этих фундаментальных исследований заключается в разработке принципов оптимизации использования природных ресурсов в различных народнохозяйственных целях. Для этого важно глубокое изучение структуры различных типов экосистем, механизмов гомеостазирования их функций, динамики экосистем в различных, в

том числе антропогенных условиях, а также разработка методов и форм широкомасштабного мониторинга в целях контроля состояния биосферы, отдельных экосистем и в конечном итоге условий среды жизни и деятельности человека. На базе полученных данных и выявленных закономерностей возможно построение стратегии оптимизации ландшафтного природопользования. Большое значение в этом плане имеет создание сети международных биосферных заповедников, основа которой уже создана. Главная цель этого международного мероприятия заключается не только в охране ключевых ландшафтных экосистем, но и в изучении на основе мониторинга их многолетней динамики и главных механизмов поддержания адаптивности и устойчивости биоценозов.

Другим важным направлением научного сотрудничества является разработка научных основ предотвращения и преодоления кризисных ситуаций, что связано с развитием экологически обоснованных технологий, сохраняющих биосферу и условия среды, необходимые для жизни человека. В этом плане исходным оказывается изучение закономерностей воздействия на экосистемы отдельных антропогенных факторов и их комплексов, на базе чего может строиться разработка научно обоснованных нормативов антропогенного воздействия на природу. На основе комплексного исследования путей и результатов влияния на природные системы различных форм промышленной и сельскохозяйственной деятельности, крупных энергосистем и т.д. могут быть разработаны экологически безопасные, в том числе безотходные технологии в различных сферах хозяйственной деятельности. Наиболее широкая задача в этой области, решение которой базируется на всем комплексе фундаментальных исследований, — разработка методов направленного конструирования экосистем с заданными свойствами в антропогенных ландшафтах. Эта задача непосредственным образом связана с оптимизацией урбанизированной и техногенной среды, сохранением необходимого уровня продуктивности экосистем, созданием биогеоценозов рекреационного назначения и т.п.

Наконец, третий круг проблем связан с созданием научно обоснованной стратегии охраны природы. Исходным принципом такой стратегии является сохранение биологического разнообразия как основы устойчивого функционирования отдельных экосистем и биосферы в целом. В результате составления детальных кадастров отдельных видов, типичных зональных экосистем, уникальных и реликтовых сообществ должны быть разработаны методы сохранения богатства генофонда планеты, восстановления видов и отдельных экосистем, находящихся в настоящее время под угрозой уничтожения. В подходе к проблеме охраны природы характерен переход от «пассивных» мероприятий запретительного типа к активному использованию арсенала современ-

ной науки для восстановления и поддержания биологического разнообразия на Земле.

Круг природоохранных проблем логически смыкается с задачами экологического образования и воспитания. Природоохранное мировоззрение должно воспитываться со школьного возраста как одна из морально-нравственных норм поведения человека. Независимо от профессии и круга личных интересов современный культурный человек должен добровольно придерживаться некоторых принципов экологической этики:

Принцип биологического императива: во всех случаях из возможных вариантов проектов размещения производства, строительства, преобразования ландшафтов, эксплуатации ресурсов и т.д. следует предпочитать тот, который вносит наименьшие изменения в естественные биологические системы. Этот принцип должен выдерживаться независимо от стоимости предложенных вариантов, поскольку разрушение биологических систем — прямая угроза существованию человечества.

Принцип сохранения биологического разнообразия: во всех случаях использования, преобразования или направленного конструирования экосистем следует добиваться максимального богатства и разнообразия составляющих их видов, помня, что за видовым разнообразием стоит разнокачественность элементов структуры экосистем и популяций отдельных видов. Последняя же представляет основу механизмов поддержания устойчивости биологических систем в условиях сложной и динамичной среды.

Принцип гуманизации производства: из всех возможных вариантов организации производства предпочтение безусловно, вне зависимости от затрат, отдается вариантам, обеспечивающим сохранение окружающей среды, создание нормальных условий работы и здоровья людей как на самом производстве, так и в жилых районах в зоне его влияния.

Принцип биологической эстетики антропогенного ландшафта: проекты застройки промышленных и сельскохозяйственных зон, населенных пунктов должны включать конструирование устойчивых в условиях данного производства экосистем, способных создать эстетически и биологически комфортную среду обитания человека. Тот же принцип должен лежать в основе архитектурных проектов промышленных и жилых объектов.

Экологическое образование и воспитание — важная социальная проблема, без решения которой трудно представить возможность реального развития гармонических взаимоотношений общества и природы.

ЛИТЕРАТУРА

Основная

- Беклемишев В.Н.* О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюлл. Моск. об-ва испытат. природы, отд. биол., 1951, т. 56, №5, с. 3—30.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Экология. Особи, популяции и сообщества. — М.: Мир, 1989, т. 1 — 667 с., т. 2 — 477 с.
- Биологические ритмы* // Под ред. Ю. Ашофф. — М.: Мир, 1984, т. 1. — 414 с., т. 2 — 262 с.
- Вернадский В.И.* Биосфера. Избранные труды по биогеохимии. — М.: Мысль, 1967, 374 с.
- Гаузе Г.Ф.* Исследование над борьбой за существование в смешанных популяциях // Зоолог. журн., 1935, 14, № 2, с. 243—270.
- Гиляров А.М.* Популяционная экология. — М.: изд-во МГУ, 1990, 184 с.
- Гиляров М.С.* Закономерности приспособления членистоногих к жизни на суше. — М.: Наука, 1970, 271 с.
- Добровольский Г.В., Никитин Е.Д.* Функции почв в биосфере и экосистемах. — М.: Наука, 1990, 259 с.
- Дольник В.Р.* Миграционное состояние птиц. — М.: Наука, 1975, 396 с.
- Дювиньо П., Танг М.* Биосфера и место в ней человека. — М.: Прогресс, 1968, 253 с.
- Кауричев И.С.* Почвоведение. — М.: Колос, 1975, 483 с.
- Кашкаров Д.Н.* Основы экологии животных. — Л.: Учпедгиз, 1945, 383 с.
- Константинов А.С.* Общая гидробиология. — М.: Высшая школа, 1967, 405 с.
- Культиасов И.М.* Экология растений. — М.: изд-во МГУ, 1982, 379 с.
- Миркин Б.М.* Теоретические основы современной фитоценологии. — М.: Наука, 1985, 136 с.
- Наумов Н.П.* Экология животных, 2-е изд. — М.: Высшая школа, 1963, 618 с.
- Новиков Г.А.* Основы общей экологии и охраны природы. — Л.: изд-во ЛГУ, 1979, 352 с.
- Одум Ю.* Экология. — М.: Мир, 1986, т. 1 — 325 с., т. 2 — 373 с.
- Работнов Т.А.* Фитоценология, 2-е изд. — М.: изд-во МГУ, 1983, 291 с.
- Раменский Л.Г.* Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. — М.: Сельхозгиз, 1938, 619 с.
- Риклефс Р.* Основы общей экологии. — М.: Мир, 1979, 419 с.
- Роде А.А., Смирнов В.Н.* Почвоведение. — М.: Высшая школа, 1972, 472 с.
- Стебаев И.В., Пивоварова Ж.Ф., Смоляков Б.С., Неделькина С.В.* Общая биогеосистемная экология. — Новосибирск: Наука, 1993, 286 с.
- Строганов Н.С.* Экологическая физиология рыб, т. 1. — М.: изд-во МГУ, 1962, 441 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Готов Н.В.* Очерк учения о популяции. — М.: Наука, 1973, 277 с.
- Уатт К.* Экология и управление природными ресурсами. — М.: Мир, 1971, 463 с.
- Федоров В.Д., Гильманов Т.Г.* Экология. — М.: изд-во МГУ, 1980, 433 с.
- Чернова Н.М., Былова А.М.* Экология, 2-е изд. — М.: Просвещение, 1988, 265 с.
- Шварц С.С.* Экологические закономерности эволюции. — М.: Наука, 1980, 277 с.

- Шенников А.И.* Экология растений. — М.: Сов. наука, 1950.
- Шилов И.А.* Физиологическая экология животных. — М.: Высшая школа, 1985, 321 с.
- Шмидт-Нильсен К.* Физиология животных. Приспособление и среда. — М.: Мир, 1982. т. 1, 2 — 785 с.
- Allee W.C., Emerson A.E., Park O., Park T., Schmidt K.P.* Principles of Animal Ecology. — Philadelphia, London, 1949.
- Christian J.J.* Endocrine adaptive mechanisms and the physiologic regulation of population growth. — In «Physiological mammalogy, v. I — Mammalian populations». N.Y., London, 1963, p. 189—353.
- Elton Ch.* Animal Ecology. — London, 1927, 207 p.
- Elton Ch.* Voles, Mice and Lemmings: Problems in Population Dynamics. — Oxford, 1942, 496 p.
- Gause G.F.* Struggle for Existence. — Baltimore, 1934, 163 p.
- Harper J.L.* Population Biology of plants. — London, N.Y., 1977, 392 p.
- Hill R.W.* Comparative Physiology of animals. An environmental approach. — N.Y., 1976, 656 p.
- Hoar W.S.* General and comparative Physiology. — Englewood Cliffs, N.-Jersey, 1966, 815 p.
- MacArthur R.N., Wilson E.D.* The theory of Island biogeography. — Princeton Univ. Press, Princeton, N.Y., 1967, 203 p.
- Odum E.* Ecology. — N.Y., London, 1963.
- Wynne-Edwards V.C.* Animal dispersion in relation to social Behaviour. — Edinburgh, London, 1962, 630 p.
- Yablokov A.V.* Population Biology. — MIR Publ., Moscow, 1986, 303 p.

Дополнительная

- Айрапетянц Э.Ш., Герасимов В.В.* Механизмы имитации и стаеобразование у рыб // Биол. основы подражат. деятельности и стадных форм поведения — М.: Наука, 1965, с. 3—6.
- Амтиславская Т.С.* Динамика митотической активности в покровных тканях полевки *Clethrionomys glareolus* разных сезонных генераций // Экология, 1970, № 4, с. 68—74.
- Андреев А.В.* Адаптации птиц к зимним условиям Субарктики. — М.: Наука, 1980, 175 с.
- Анохин П.К.* Теория функциональной системы // Усп. физиол. наук, 1970, 1, № 1, с. 19—54.
- Ашофф Ю.* Экзогенные и эндогенные компоненты циркадных ритмов // Сб. Биологические часы — М.: Мир, 1964, с. 27—59.
- Баранникова И.А.* Функциональные основы миграций рыб. — Л.: Наука, 1975, 211 с.
- Баскин Л.М.* Северный олень. Экология и поведение. — М.: Наука, 1970, 149 с.
- Башенина Н.В.* Значение теории стресса для понимания механизмов динамики численности мелких грызунов // Бюлл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биол., 1963, №6, с. 5—13.
- Беклемишев В.Н.* Пространственная и функциональная структура популяций // Бюлл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биол., 1960, 65, № 2, с. 41—50.
- Берг Л.С.* Ландшафтно-географические зоны СССР. М., 1931, 400 с.
- Благосклонов К.Н.* Экспериментальное изучение гнездовых участков у мелких птиц // Сб. Проблемы орнитологии — Львов, 1964, с. 168—173.
- Большаков В.Н., Кубанцев Б.С.* Половая структура млекопитающих и ее динамика. — М.: Наука, 1984, 232 с.
- Бюннинг Э.* Ритмы физиологических процессов. — М.: ИЛ, 1961.
- Вассоевич Н.Б.* Различные толкования биосферы / Сб. Иссл. орган. в-ва современ. и ископаемых осадков — М.: Наука, 1976, с. 381—389.

Вернадский В.И. Несколько слов о ноосфере // Усп. биологии, 1944, 18, № 2, с. 113—120.

Викторов Г.А. Колебания численности насекомых как регулируемый процесс // Журн. общ. биол., 1965; 26, № 1, с. 43—55.

Викторов Г.А. Проблемы динамики численности насекомых на примере вредной черепашки. — М.: Наука, 1967, 269 с.

Викторов Г.А. Трофическая и синтетическая теории динамики численности насекомых // Зоолог. журн., 1971, 50, № 3, с. 361—372.

Войткевич Г.В. Происхождение и химическая эволюция Земли. — М.: Наука, 1983, 165 с.

Гаврилов В.М. Эколого-физиологические основы миграций птиц / Сб. Зоол. позвоночных, т. 9. Итоги науки и техники ВИНТИ АН СССР. — М., 1976, с. 92—133.

Гаврилов В.М., Дольник В.Р. Биоэнергетика и регуляция послебрачной и постовенальной линек у зяблика (*Fringilla coelebs coelebs*). // Тр. Зоолог. ин-та АН СССР, 1974, 55, с. 14—61.

Гальченко В.Ф., Галкин С.В., Леин А.Ю., Москалев Л.И., Иванов М.В. Роль бактерий-симбионтов в питании беспозвоночных из районов активных подводных гидротерм // Океанология, 1988, 28, № 6, с. 1020—1031.

Герасимова В.В. Стайное поведение и роль имитационных факторов в стаеобразовании у рыб / Сб. Вопр. сравнит. физиол. анализаторов, вып. 2. — Л.: изд-во ЛГУ, 1965 (1966), с. 82—92.

Гиляров А.М. Современное состояние концепции экологической ниши // Успехи соврем. биологии, 1978, 85, № 3, с. 431—446.

Головкин А.Н. Колониальные птицы в системе морских биоценозов // Автореф. дисс. докт. биол. наук. — М.: изд-во МГУ, 1991, 40 с.

Громов В.С., Попов С.В. Некоторые особенности пространственно-этологической структуры поселений монгольской песчанки (*Meriones unguiculatus*) и попытки воздействия на нее фармакологическими средствами // Зоолог. журн., 1979, 58, № 10, с. 1528—1535.

Данилевский А.С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. — Л.: изд-во ЛГУ, 1961, 243 с.

Дельгадо Х. Мозг и сознание. — М.: Мир, 1971, 263 с.

Добрынина И.Н. Нейросекреторная регуляция миграций птиц / Сб. Миграции птиц. Итоги науки и техники. Зоология позвоночных, т. 9. — М.: изд-во ВИНТИ АН СССР, 1976, с. 134—183.

Докучаев В.В. К учению о зонах природы (1892) // Избр. соч. — М.: Сельхозгиз, 1954.

Дылис Н.В., Уткин А.И., Успенская И.М. О горизонтальной структуре лесных биогеоценозов // Бюлл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биол., 1964, 69, № 4, с. 65—72.

Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А., Комаров А.С., Смирнова О.В. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). — М.: Наука, 1988, 182 с.

Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А., Шорина И.И. Особенности популяционной жизни растений / Сб. Попул. пробл. в биогеоценологии — чтения памяти акад. В.Н. Сукачева, IV. — М.: Наука, 1988, с. 24—59.

Иванкина Е.В. Некоторые аспекты внутривидовых отношений полевки-экономки (*Microtus oeconomus*) // Зоолог. журн., 1974, 53, № 3, с. 445—448.

Иванкина Е.В. Динамика численности и структура населения рыжей полевки в Подмоскowie / Автореф. дисс. кандид. биол. наук, МГУ, 1987, 21 с.

Иванов К.П. Мышечная система и химическая терморегуляция. — М.: Наука, 1965, 172 с.

Иванов К.П. Современная теория терморегуляции и зимняя спячка // Сб. Эволюц. аспекты гибернации и зимней спячки. — Л., 1986, с. 49—54.

Ивантер Э.В., Ивантер Т.В., Жигальский О.А. Закономерности и факторы динамики популяции рыжей полевки (по наблюдениям в северо-восточном Приладожье) // Экология наземных позвоночных. — Петрозаводск: КНЦ АН СССР, 1991, с. 86—116.

Ивашкина И.И. Динамика амитал-утойчивости дыхания при формировании структуры искусственных популяций белых мышей // Экология, 1974, № 1, с. 79—84.

Ивашкина И.И., Маслов С.П. Роль стресса в динамике популяций полевки-экономки // Экология популяций (тез. докл. Всесоюз. сов., ч. 2.). — М., 1988, с. 84—85.

Кайданов Л.З. Исследование агрессивного, полового и пищевого поведения кур, различающихся по характеристике силы возбудительного и тормозного процессов // Сб. Физиология птиц. — Таллин, 1967, с. 195—198.

Ильичев В.Д. Биоакустика птиц. — М.: изд-во МГУ, 1972, 282 с.

Калабухов Н.И. Сохранение энергетического баланса организма как основа процесса адаптации // Журн. общ. биол., 1946, 7, № 6, с. 417—424.

Калабухов Н.И. Спячка животных. — М.: Сов. наука, 1946, 211 с.

Каменов Д.А. Эколого-физиологические механизмы формирования и поддержания структуры популяции диких домашних мышей (*Mus musculus L.*) / Автореф. дисс. канд. биол. наук. — М.: изд-во МГУ, 1973, 26 с.

Керзина М.Н. Влияние вырубок и гарей на формирование лесной фауны / Роль животных в жизни леса. — М.: изд-во МГУ, 1956, с. 217—304.

Ковальский В.В. Очерки геохимической экологии. — М.: Наука, 1974, 299 с.

Корниенко И.А., Маслов С.П., Шилов И.А. О некоторых общих принципах адаптации биологических систем // Журн. общ. биол., 1965, 26, № 1, с. 121—126.

Кошкина Т.В. Плотность популяции и ее значение в регуляции численности красной полевки // Бюлл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биол., 1965, 70, № 1, с. 5—19.

Кошкина Т.В. Массовое появление норвежских леммингов в 1957—1959 гг. на юге Кольского полуострова и причины последующей депрессии их численности // Тр. Кандалакшского гос. заповедника, 8, 1970, с. 292—312.

Куприкова Е.А. Многолетняя динамика островной популяции одичавших ослов *Equus asinus*. Ч. 2. Пространственная организация // Зоолог. журн., 1990, 69, № 12, с. 125—131.

Курочкина Л.Я., Вухрер В.В. Развитие идей В.Н. Сукачева о сингенезе // Чтения памяти акад. В.Н. Сукачева, IV. Вопросы динамики биогеоценоза. — М.: Наука, 1987, с. 5—27.

Лапо А.В. Следы былых биосфер. 2-е изд. — М.: Знание, 1987, 198 с.

Лекявичус Э. Информационный статус экосистемы // Экологический прогноз. М., 1986, с. 157—163.

Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе. — М.: ИЛ, 1957, 403 с.

Максимов А.А. Многолетние колебания численности животных, их причины и прогноз. Новосибирск, 1984, 249 с.

Максимов А.А. Природные циклы: причины повторяемости экологических процессов. — Л.: Наука, 1989, 236 с.

Мандэй К. Физиологический и экологический аспекты стресса // Сб. Механизмы биологической конкуренции. — М.: Мир, 1964, с. 211—241.

Маслов С.П., Шилов И.А., Каменов Д.А. Роль уровня различий животных по подвижности нервной системы в возникновении «несовместимых» группировок мышевидных грызунов // Докл. АН СССР, 1974, 26, № 3, с. 670—673.

Меттлер Л., Грегг Т. Генетика популяций и эволюция. — М.: Мир, 1972, 317 с.

Мошкин М.П. Роль стресса в поддержании популяционного гомеостаза млекопитающих (на примере грызунов) // Автореф. дисс. докт. биол. наук, Свердловск, 1989, 32 с.

Насимович А.А. Роль режима снежного покрова в жизни копытных животных на территории СССР. — М.: изд-во АН СССР, 1955, 403 с.

Наумов Н.П. Структура популяций и динамика численности наземных позвоночных // Зоолог. журн., 1967, 46, № 10, с. 1470—1486.

- Наумов Н.П.* Сигнальные (биологические) поля и их значение для животных // Журн. общ. биол., 1973, 34, № 6, с. 808—817.
- Никольский Г.В.* Теория динамики стада рыб. — М.: Наука, 1965, 376 с.
- Новиков Г.А.* Очерки истории экологии животных. — Л.: Наука, 1980, 279 с.
- Новиков Г.А.* Жизнь на снегу и под снегом. — Л.: изд-во ЛГУ, 1981, 192 с.
- Новиков Н.А., Харламова М.Н.* Организм и среда: основы аутоэкологии. — Мурманск, 1998, 274 с.
- Оленев Г.В.* Изменчивость возрастной структуры популяций рыжей полевки (методы исследования, анализ) // Автореф. дисс. канд. биол. наук. Свердловск, 1983, 25 с.
- Орленев Д.П.* Механизмы восстановления популяционных структур монгольской песчанки после истребления // Сб. Экология и медицинское значение песчанок фауны СССР. М., 1981, с. 310—314.
- Орленев Д.П., Переладов С.В.* Восстановление структуры популяции монгольской песчанки после искусственной депрессии численности // Экология, 1981, № 2, с. 58—66.
- Павловский Е.И.* Руководство по паразитологии человека с учением о переносчиках трансмиссивных болезней. — М.—Л.: изд-во АН СССР, 1946.
- Паклина Н.В., Климов В.В.* Социальная организация популяции одичавших лошадей *Equus caballus* острова Южный (озеро Маныч-Гудило) // Зоолог. журн., 1990, 69, № 10, с. 107—116.
- Покровский А.В.* Сезонные изменения скорости полового созревания самок степной пеструшки и некоторых других видов полевков // Тр. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биол., 1967, 25, с. 78—81.
- Покровский А.В.* Скорость роста молодняка полевков в зависимости от времени рождения // Тр. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биол. 25, 1967, с. 85—86.
- Поляков И.Я.* Теоретическая сущность учения о периодичности массовых размножений полевков и мышей // Журн. общ. биол., 1949, 10, № 3, с. 246—260.
- Радаков Д.В.* Стайность рыб как экологическое явление. — М.: Наука, 1972, 176 с.
- Рафес П.М.* Массовые размножения вредных насекомых как особый случай круговорота вещества и энергии в лесном биогеоценозе // Сб. Защита леса от вредных насекомых. — М.: Наука, 1964, с. 3—57.
- Розенберг Г.С.* О периодизации экологии / Экология, 1992, № 4, с. 3—19.
- Свешников В.Г., Акулина М.М., Кунцова М.Я.* Околосуточные и приливно-отливные ритмы двигательной активности у морских десятиногих раков // 7-е научн. совещ. по эвол. физиол., посвящ. памяти акад. Л.А. Орбели, Л., 1977, с. 201—202.
- Северцов С.А.* Динамика населения и приспособительная эволюция животных. — М.—Л.: изд-во АН СССР, 1941.
- Симкин Г.Н.* О биологическом значении пения птиц // Вестн. МГУ, биол. и почвовед., 1972, № 1, с. 34—43.
- Синицын М.Г., Русанов А.В.* Влияние деятельности речного бобра на рельеф долин и русел малых рек Ветлужско-Унженского Полесья // Геоморфология, 1990, № 1, с. 85—91.
- Скулачев В.П.* Соотношение окисления и фосфорилирования в дыхательной цепи. — М.: изд-во АН СССР, 1962, 156 с.
- Смирин Ю.М.* Роль популяционных структур в биоценологических отношениях // Структура популяций у млекопитающих. — М.: Наука, 1991, с. 116—150.
- Смирнова О.В.* Структура травяного покрова широколиственных лесов. — М.: Наука, 1987, 205 с.
- Соколов В.Е., Северцов А.С., Шубкина А.В.* Моделирование селективного воздействия хищников на жертву: использование борзых собак для отлова сайгаков // Зоолог. журн., 1990, 69, № 10, с. 117—125.
- Соколов В.Е., Шилов И.А.* Развитие идей В.И. Вернадского в современной экологии // Вестн. АН СССР, 1989, № 7, с. 91—95.
- Солдатова А.Н.* Влияние плотности населения на характер использования территории малым сусликом // Зоолог. журн., 1962, 41, № 6, с. 913—921.

Солдатова А.Н. Особенности использования территории малым сусликом в различные периоды его жизнедеятельности // Зоолог. журн., 1962, 41, № 11, с. 1706—1713.

Стриганова Б.Р. Зоогенная деструкция органических остатков в почве // Сб. Механизмы биол. деструкции орган. в-ва в почве. Докл. на 7 ежегодн. чтении памяти акад. В.Н. Сукачева. М., 1989, с. 33—62.

Сукачев В.И. Растительные сообщества. Введение в фитоценологию. — М.: Книга, 1928, 232 с.

Сукачев В.И. О влиянии борьбы за существование между растениями на их развитие // Докл. АН СССР, 1941, 30, № 8, с. 752—755.

Сунь-жун. Географическая изменчивость некоторых эколого-физиологических особенностей рыжих и обыкновенных полевок в пределах Московской обл. // Автореф. дисс. канд. биол. наук, МГУ, 1958.

Сутт Т. Биологический императив // Актуальн. вопр. эволюц. биол., Гарту, 1988, с. 127—139.

Тишков А.А., Турзина В.И., Мордонов Б.К. Особенности воздействия джейрана на растительность пустынь / Сб. Экол. морфол., использ. и охрана диких копытных. Тез. всес. совещ. И., 1989, с. 263.

Уорд Р. Живые часы. — М.: Мир, 1974, 226 с.

Уранов А.А. Фитогенное поле // Проблемы соврем. ботаники. — М.;Л.: Наука, 1965, т. 2, с. 251—254.

Флинт В.Е. Пространственная структура популяций мелких млекопитающих. — М.: Наука, 1977, 182 с.

Формозов А.Н. Снежный покров как фактор среды, его значение в жизни птиц и млекопитающих. — М.: изд-во МОИП, 1946, 141 с.

Формозов А.Н., Воронов А.Г. Деятельность грызунов на пастбищах и сенокосных угодьях Западного Казахстана // Уч. зап. Моск. ун-та, вып. 20 — Зоология, 1939, с. 3—122.

Харкер Дж. Влияние эндокринных и нервных факторов на циркадные ритмы насекомых // Биологические часы. — М.: Мир, 1964.

Чельцов-Бebutov А.М. Биологическое значение тетеревиных токов в свете теории полового отбора // Орнитология, в. 7, М., 1965, С. 389—397.

Чернова Н.М., Кузнецова Н.А. Принципы организации многовидовых группировок сапрофагов // Общ. пробл. биотеоценол. — М., 1986, с. 158—160.

Чернышев В.Б. Поведение животных и циркадные ритмы // Журн. общ., биол., 1973, 34, № 2, с. 284—293.

Чернявский Ф.Б. Механизмы регуляции численности лемминговых популяций / Мат. по экол. мелк. млекоп. Субарктики. — Новосибирск, 1975, с. 13—33.

Чернявский Ф.Б., Ткачев А.В. Популяционные циклы леммингов в Арктике: экологические и эндокринные аспекты. — М.: Наука, 1982, 162 с.

Шварц С.С. Популяционная структура вида // Зоолог. журн., 1967, 46, № 10, с. 1456—1467.

Шварц С.С., Пястолова О.А. Регуляторы роста и развития личинок земноводных. I. Специфичность действия // Экология, 1970, № 1, с. 77—82.

Шварц С.С., Пястолова О.А. Регуляторы роста и развития личинок земноводных. II. Разнообразие действия // Экология, 1970, № 2, с. 38—54.

Шварц С.С. Эволюционная экология животных. Свердловск, 1969, 198 с.

Шилов И.А. Взаимоотношения бобра, ондатры и выхухоли при совместном обитании / Сб. Охрана природы, № 10. М., 1950, с. 57—72.

Шилов И.А. О механизмах популяционного гомеостаза у животных // Усп. соврем. биол., 1967, 64, № 2, с. 333—351.

Шилов И.А. Регуляция теплообмена у птиц. — М.: изд-во МГУ, 1968, 251 с.

Шилов И.А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. — М.: изд-во МГУ, 1977, 263 с.

Шилов И.А. Популяционный гомеостаз у животных // Бюлл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биол., 1982, 87, № 4, с. 23—32.

Шилов И.А. Стресс как экологическое явление // Зоолог. журн., 1984, 63, № 6, с. 805—812.

Шилов И.А., Каменов Д.А., Маслов С.П. Значение основных свойств нервной системы в становлении иерархической структуры в однополых группах домовых мышей // Зоолог. журн., 1974, 53, № 10, с. 1548—1555.

Шилова С.А. Некоторые пути искусственного изменения популяционной структуры у мелких млекопитающих // Бюлл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биол., 1982, 87, № 6, с. 51—57.

Шилова С.А. Популяционная экология как основа контроля численности мелких млекопитающих. — М.: Наука, 1993, 201 с.

Экология в России на рубеже XXI века. Наземные экосистемы. — М.: Научный мир, 1999, 426 с.

Элтон Ч. Экология нашествий растений и животных. — М.: ИЛ, 1960, 229 с.

Anderson P.K., Hill J.L. *Mus musculus*: experimental induction of territory formation. — Science, 1965, 148, No3678, p1753—1755.

Badgerow J.P. An analysis of function in the formation flight of Canada Geese. — Auk, 1988, 105, No4, p. 749—755.

Barach A., Kozakiewich A., Kozakiewich M., Szule J. Stabilizing role of zoocoenosis enrichment and the ways of animal immigration into ecosystem. — Mem. Zool., 1979, 32, p. 49—56.

Barrett S.W. Conservation in Amazonia. — Biol. Conserv., 1980, 18, No3, p. 209—235.

Basey J.M., Jenkins S.H., Miller G.C. Food selection by beavers in relation to inducible defense of *Populus tremuloides*. — Oikos, 1990, 59, No1, p. 57—62.

Baust J.C. Protective agents: Regulation of synthesis. — Cryobiology, 1983, 20, No3, p. 357—364.

Baust J.C., Rojas R., Lee R.E., Jr. Adaptive response of insects to life at low water activities. — Cryobiology, 1983, 20, No6, p. 699—700.

Berenbaum M.R. Coumarins and caterpillars: a case for coevolution. — Bio Science, 1983, 33, p. 194—195.

Berthold P. Über die Entwicklung von Zugunruhe bei der Garten — grasmücke (*Sylvia borin*) bei veränderter Fettdeposition. — Vogelwarte, 1977, 29, No2, p. 113—116.

Berthold P., Helbig A.J., Mohr G., Querner U. Rapid microevolution of migratory behaviour in a wild bird species. — Nature, 1992, 360, p.668—671.

Bidigare R.R. Potential effects of UVB radiation on marine organisms of the southern ocean: distributions of phytoplankton and crill during Austral spring. — Photochem. and Photobiol., 1989, 50, No4, p. 469—477.

Bobek B. Influence of population density upon rodent production in a deciduous forest. — Ann. zool. fenn., 1971, 8, No1, p. 137—144.

Boutin S. Food supplementation experiments with terrestrial vertebrates: patterns, problems, and the future. — Can. J. Zool., 1990, 68, No2, p. 203—220.

Breder C.M.Jr. Vortices and schools. — Zoologica (USA), 50, No2, p. 97—114.

Bryant J.P., Tahvanainen J., Sulkinoja M., Julcanen-Titto R., Reichardt P., Green T. Biogeographic evidence for the evolution of chemical defense by boreal birch and willow against mammalian browsing. — Amer. natur., 1989, 134, No1, p. 20—34.

Bujalska G. Fluctuations in an island bank vole population in the light of the study on its organisation. — Acta theriol., 1985, 30, No1—8, p. 3—49.

Bujalska G. Regulation of female maturation in *Clethrionomys* species with special reference to an island population of *C. glareolus*. — Ann. zool. fenn., 1985, 22, No3, p. 331—342.

Carrey F.G. Fishes with warm bodies. — Sci. Amer., 1973, 228, No2, p. 36—44.

Chitty D. Animal numbers and behaviour. In: Fish and Wildlife. A memorial to W.J.K. Harkness. 1964. Reproduced in «Population Ecology» by L. Adams, 1970, p. 32—40.

Chitty D., Phipps E. Seasonal changes in survival in mixed populations of two species of vole. — J. Animal Ecol., 1966, 35, No2, p. 313—331.

- Christian J.J.* Effect of population size on the adrenal glands and reproductive organs of male mice in populations of fixed size. — Amer. J. of Physiology, 1955, 182, No2, p. 292—300.
- Clay K.* The effect of fungi on the interaction between host plants and their herbivores. — Can. J. Plant Pathol., 1987, 9, No4, p. 380—388.
- Clay K.* Use of fungal compounds by plants for defense against herbivores. — Arch. inst. physiol. et biochim., 1989, 97, No5, p. 10.
- Clements F.E.* Plant succession, an analysis of the development of vegetation. — Carnegie Inst. of Washington Publ., 1916, No242, 512 p.
- Dagg A.L., Windsor D.E.* Olfactory discrimination limits in gerbills — Can. J. Zool., 1971, 49, No3, p. 283—285.
- Dahlgren B.T.* The effects of population density on fecundity and fertility in the guppy, *Poecilia reticulata* (Peters). — J. Fish Biol., 1979, 15, No1, p. 71—90.
- Davis D.* The relation between level of population and size and sex of Norway rats. — Ecology, 1951, 32, No3, p. 459—461.
- Day T.A., Detling J.K.* Grassland patch dynamics and herbivore grazing preference following urine deposition. — Ecology, 1990, 71, No1, p. 180—188.
- Dodson S.I.* The ecological role of chemical stimuli for the zooplankton: Predator-avoidance behavior in *Daphnia*. — Limnol. and Oceanogr., 1988, 33, No6, p. 1431—1439.
- Dodson S.I., Havel J.E.* Indirect prey effects: Some morphological and life history responses of *Daphnia pulex* exposed to *Notonecta undulata*. — Limnol. and Oceanogr., 1988, 33, No6, p. 1274—1285.
- Domiguez C.A., Drizo R., Bullock S.* On the function of floral nectar in *Croton suberosus* (Euphorbiaceae). — Oikos, 1989, 56, No1, p.109—114.
- Drickamer L.C.* Social dominance, reproduction, and release of the maturation-delaying chemosignal in the urine of female house mice (*Mus musculus*). — J. Comp. Psychol., 1985, 99, No4, p. 411—419.
- Duman J.G., Horwarth K.L., Tomchaney A., Patterson J.I.* Antifreeze agents of terrestrial arthropods. — Comp. Biochem. and Physiol., A73, No4, p. 545—555.
- Ehret C.F., Trucco E.* Molecular models for the Circadian Clock. I. The Chronon concept. — J. Theoret. Biology, 1967, p. 15.
- Elton C.S.* Periodic fluctuations in the numbers of animals: their causes and effects. — Brit. J. Exptl. Biol., 1924, 11, No1, p. 119—163.
- Farentinos R.C.* Sexual solicitation of subordinate males by female tassel-eared squirrels (*Sciurus aberti*). — J. Mammal., 1980, 61, No2, p. 337—341.
- Farner D.S., King J.R., Stelson M.N.* The control of fat metabolism in the migratory birds. — Exc. Med. Internat. Congr., Ser., 1970, 184, p. 152—157.
- Ferguson G.W.* Interracial discrimination in male side blotched lizard, *Uta stansburiana*. — Copeia, 1969, No1, p. 188—189.
- Fernandez C., Ceballos O.* Uneven sex-ratio of wild rabbits taken by golden eagles. — Ornis scand., 1990, 21, No3, p. 236—238.
- Fletcher G.L., Kao Ming H., Fournay R.M.* Antifreeze peptides confer freezing resistance to fish. — Can. J. Zool., 1986, 64, No9, p. 1897—1901.
- Foa A., Menaker M.* Contribution of pineal and retinae to the circadian rhythms of circulating melatonin in pigeons. — Comp. physiol., 1988, 164, No1, p. 25—30.
- Fornosov A.N.* Mammalia in the steppe biocenose. — Ecology, 1928, 9, p. 449—460.
- Foster W.A., Moretoa R.B.* Synchronization of activity rhythms with the tide in a saltmarsh collembolan *Anurida maritima*. — Oekologia, 1981, 50, No2, p. 265—270.
- Fox M.W.* Socio-ecological implications of individual differences in wolf litters: a developmental and evolutionary perspective. — Behaviour, 1972, 41, No3, p. 298—313.
- Fraser D.* Mammals, birds, and butterflies at sodium sources in northern Ontario forest. — Can. Field-Natur., 1986, 99, No3, p. 365—367.
- Frederick J.E., Snell H.E., Haywood E.K.* Solar ultraviolet radiation at the earth's surface. — Photochem. and Photobiol., 1989, 50, No4, p. 443—450.
- Furuya Yoshio.* On the fission of troops of Japanese monkeys. — Primates, 1969, 10, No1, p. 47—69.

- Gause G.F.* Experimental demonstration of Volterra's periodic oscillation in the number of animals. — *J. Exptl. Biol.*, 1935, 12, No1, p. 44—48.
- Gerlach G.* Dispersal mechanisms in a captive wild house mouse population (*Mus domesticus Ratty*). — *Biol. J. Linn. Soc.*, 1990, 41, No1—9, p. 271—277.
- Gilpin M.E.* Do hares eat lynx? — *Amer. Natur.*, 1973, 107, No957, p. 727—730.
- Glander K.E., Wright P.C., Seigler D.S., Randrianasolo V., Randrianasolo B.* Consumption of cyanogenic bamboo by a newly discovered species of bamboo lemur. — *Amer. J. Primatol.*, 1989, 19, No2, p. 119—124.
- Glass J.D., Dolan P.L.* Melatonin acts in the brain to mediate seasonal steroid inhibition of luteinizing hormone secretion in the white-footed mouse (*Peromyscus leucopus*). — *Procc. Soc. Exp. Biol. and Med.*, 1988, 188, No3, p. 375—380.
- Greenwood P.J., Harvey P.H.* Inbreeding and dispersal in the great tit. — *Nature*, 1978, 271, No 5640, p. 52—54.
- Grime J.P.* Plant strategies and vegetation processes. — N.-Y., 1979, 229 p.
- Grinnell J.* An account of the mammals and birds of the Lower Colorado Valley. — *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 1914, 12, p. 51—294.
- Gröndahl F.* Evidence of gregarious settlement of planula larvae of the scyphozoan *Aurelia aurita*: an experimental study. — *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 1989, 56, No1, p. 119—125.
- Gustafsson T.O.* Sexual maturation in Clethrionomys. — *Ann. zool. fenn.*, 1985, 22, No3., p. 303—308.
- Guy C.L., Haskell D.* Induction of freezing tolerance in spinach is associated with the synthesis of low temperature induced proteins. — *Cryobiology*, 1986, 23, No7, p. 577.
- Gwinner E., Dittami J.* Endogenous reproductive rhythms in a tropical bird. — *Science*, 1990, 249, No4971, p. 906—908.
- Hansen T.* Cold hardiness and glycerol in the larve of *Polygraphus poligraphus L.* — *Cryobiology*, 1983, 20, No6, p. 704—705.
- Hansson L., Henttonen H.* Rodents, predation and wildlife cycles. — *Finn. Game Res.*, 1989, No46, p. 26—33.
- Hauck A.* Endocytobiosen. I. Algen als Symbiosepartner wirbelloser Tiere. — *Mikrokosmos*, 1990, 79, No1, p. 1—9.
- Hay M.E., Pawlik J.R., Duffy J.E., Fenical W.* Seaweed-herbivorepredator interactions: host-plant specialization reduced predation on small herbivores. — *Oecologia*, 1989, 81, No3, p. 418—427.
- Heieis M.R.A., Jones D.R.* Blood flow and volume distribution during forced submergence in Pekin ducks (*Anas platyrhynchos*). — *Can. J. Zool.*, 1988, 66, No7, p. 1589—1596.
- Henderson B.A.* Regulation of the size of the breeding population of the European rabbit, *Oryctolagus cuniculus*, by social behaviour. — *J. Appl. Ecol.*, 1979, 16, No2, p. 383—392.
- Hoar W.S.* The endocrine system as a chemical link between the organism and its environment. — *Trans. Roy. Soc. Canada*, 1965, 3, No4, p. 175—200.
- Holekamp K.E., Sherman P.W.* Why male ground squirrels disperse. — *Amer. Sci.*, 1989, 77, No3, p. 232—239.
- Holst D.* Social stress and coping behavior of male *Tupaja belangeri*. — *Proc. 18th Int. Ethol. Conf. Abstr.*, 1983, p. 136.
- Hoshikawa K., Tsutsui H., Honma K., Sakagami S.* Cold resistance in four species of beetles overwintering in the soil with notes on the overwintering strategies of some soil insects. — *Appl. Entomol. and Zool.*, 1988, 23, No3, p. 237—282.
- Howard R.D.* Mating behaviour and mating success in woodfrogs, *Rana sylvatica*. — *Anim. Behav.*, 1980, 28, No3, p. 705—716.
- Hutchinson G.E.* Concluding remarks. — *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 1957, 22, p. 415—427.
- Ingle-Sidorowicz H.M.* Beaver increase in Ontario. Result of changing environment. — *Mammalia*, 1982, 46, No2, p. 167—175.
- Izhaki I., Safriel U.N.* The effect of some mediterranean scrubland frugivores upon germination patterns. — *J. Ecol.*, 1990, 78, No1, p. 56—65.

Jakubas W.J., Gullion G.W. Coniferyl benzoate in quaking aspen. A ruffed grouse feeding deterrent. — *J. Chem. Ecol.*, 1990, 16, No4, p. 1077—1097.

Jedrzejewska B., Jedrzejewski W. Drapieżniki a populacje gryzoni: problem selektywnego wyłowu. — *Wiad. ekol.*, 1988, 34, No3, p. 283—294.

Jedrzejewski W., Jedrzejewska B. Effect of a predator's visit on the spatial distribution of bank voles: experiment with weasels. — *Can. J. Zool.*, 1990, 68, No4, p. 660—666.

Jedrzejewski W., Jedrzejewska B. Huntig success of the weasel *Mustela nivalis* and escape tactics of forest rodents in Białowieża National Park. — *Acta Theriol.*, 1992, 37 (3), p. 319—328.

Johansen W. Über Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien. — Jena, 1903.

Jürgens K.D., Pietschmann M., Yamaguchi K., Leinschmidt T. Oxygen binding properties, capillary densities and heart weights in high altitude camelids. — *J. Comp. Physiol.*, B, 1988, 158, No4, p. 469—477.

Kawabe M. A preliminary study of the wild siamang gibbon (*Hylobates syndactylus*) at Fraser's Hill, Malaysia. — *Primates*, 1970, 11, No3, p. 285—291.

Kawanaka K. Age differences in social interactions of young males in a chimpanzee unit-group at the Mahale Mountains National Park, Tanzania. — *Primates*, 1989, 30, No3, p. 285—305.

Kayser C. Hibernation. — *Physiological Mammalogy*, v. II. N.-Y., 1965, p. 180—296.

Klingel H. Social behaviour of African Equidae. — *Zool. afr.*, 1972, 7, No1, p. 175—185.

Konopka R., Benzer S. Throwing the biological clock off by altering a single gene. — *Sci. News*, 1971, 100, No14, p. 226.

Krebs C.J. Demographic changes in fluctuating populations of *Microtus californicus*. — *Ecol. Monogr.*, 1966, 36, No3, p. 239—273.

Krebs C.J. Dispersal, spacing behaviour, and genetics in relation to population fluctuations in the vole *Microtus townsendii*. — *Fortschr. Zool.*, 1979, 25, No2—3, p. 61—77.

Krebs C.J., Myers J.H. Population cycles in small mammals. — *Adv. Ecol. Res.*, 8, 1974, p. 267—399.

Kruuk H. A new view of the hyaena. — *New Scientist*, 1966, 30, No502, p. 849—851.

Kruuk H. Clan system and feeding habits of spotted hyaenas (*Crocuta crocuta Etxleben*). — *Nature*, 1966, 209, No5029, p. 1257—1258.

Kurt F. Der große Grenzverkehr. — *Natur*, 1985, No1, p. 52—57.

Linder R.L., Agee C. Regulation of pheasant density through nest abandonment in south-central Nebraska. — *Trans. 30 th N. Amer. Wildlife and Natur. Resources Conf., Washington, D.C.*, 1965, p. 421—422.

Lotka A.J. Elements of physical biology. — Baltimore, 1925, 460 p.

Lovelock J.E. Geophysiology, the science of Gaia. — *Rev. Geophys.*, 1989, 27, No2, p. 215—222.

Luniak M., Muslow R., Walasz K. Urbanization of the european blackbird — expansion and adaptations of urban population. — *Urban Ecol. Stud. Cent. and East Eur.: Proc. Int. Symp.*, Warszawa, 1990, p. 187—200.

Mainardi D., Marsan M., Pasquali A. Causation of sexual preferences in the house mouse. The behaviour of mice reared by parents whose odour was artificially altered. — *Atti Soc. ital. sci. natur.*, 1965, 104, No3, p. 325—338.

Mallory F.F., Clulow F.V. Evidence of pregnancy failure in the wild meadow vole, *Microtus pennsylvanicus*. — *Can. J. Zool.*, 1977, 55, No1, p. 1—17.

Manogue K.R., Leshner A.I., Canland D.K. Dominance status and adrenocortical reactivity to stress in squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). — *Primates*, 1975, 16, No4, p. 457—463.

Mathur R., Ram M.B. Splitting in *Presbytis entellus* groups. — *Behav. Process.*, 1990, 22, No1—2, p. 1—11.

McDonald D.J. The response of *Tribolium confusum* to variations in the volume of its environment. — *Ecology*, 1968, 49, No6, p. 1166—1168.

McNab B.K. Bioenergetics and the determination of home range size. — *Amer. Natur.*, 1963, 97, No894, p. 133—140.

Merriam C.H. Life Zones of the United States. — *Biol. Survey*, 1898, No10, p. 1—79.

- Metzgar L.H.* An experimental comparison of screech owl predation on resident and transient white-footed mice (*Peromyscus leucopus*). — J. Mammal., 1967, 48, No3, p. 387—391.
- Miller J.A.* Clockwork in the brain. Biologists use a mutant hamster to identify the sources of daily rhythms. — Bioscience, 1989, 39, No2, p. 75—78.
- Millet B., Koukkari W.L.* Ultradian oscillations of three variables in the circumnavigation movements of shoats. — Chronobiologia, 1990, 17, No1, p. 53—58.
- Milligan S.R., Charlton H.M., Versi E.* Evidence for a coitally induced "mnemonic" involved in luteal function in the vole (*Microtus agrestis*). — J. Reprod. and Fert., 1979, 57, No1, p. 227—233.
- Müller F.* Die Bedeutung von Rainen, Hecken und Feldgehölzen in der Landschaft — besonders für Wildtiere. — Prax. Naturwiss. Biol., 1983, 30, No10, p. 289—300.
- Müller-Velten H.* Über den Angstgeruch bei der Hausmaus (*Mus musculus L.*). — Z. vergl. Physiol., 1966, 52, No4, p. 401—429.
- Myrcha A., Szwycowska M.M.* Interrelation between dominance in the population and the level of metabolism in white mice males. — Bull. Acad. polon. sci. Sér. sci. biol., 1969, 17, No10, p. 599—601.
- Neville M.K.* Male leadership change in a free-ranging troop of Indian rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). — Primates, 1968, 9, No1—2, p. 13—27.
- Nicholson A.J.* The balance of animal populations. — J. Anim. Ecol., 1933, 2, No1, p. 132—178.
- Nicholson A.J., Baily V.A.* The balance of animal populations. — Proc. Zool. Soc. London, 1935, 3 No1, p. 551—598.
- Nishida Toshisada.* Social behavior and relationship among wild chimpanzees of the Mahali Mountains. — Primates, 1970, 11, No1, p. 47—87.
- Norman M.* Trends in the destruction of rain forests. — "Primate Conserv. Trop. Rain Forest.", N.-Y., 1987, p. 3—22.
- Nowak Z.* The effect of removing a dominant on the social organization of laboratory mice populations. — Acta theriol., 1971, 16, No3, p. 61—71.
- Paine R.T., Zaret T.M.* Ecological gambling. — JAMA, 1976, 231, No5, p. 471—473.
- Palmer J.D.* Are lunar-day, and solar-day clocks one and the same? — Chronobiologia, 1989, 16, No2, p. 167.
- Pandey S.C., Pandey S.D.* Social environment and male sexual maturation in wild mice. — Arch. biol., 1986, 97, No2, p. 129—138.
- Pandey S.C., Pandey S.D.* Oestrus suppression in grouped wild mice: Effect of shortterm grouping. — Indian J. Exp. Biol., 1986, 24, No3, p. 142—144.
- Parejko K.* Predation by chaoborids on typical and spined *Daphnia pulex*. — Freshwater Biol., 1991, 25, No2, p. 211—217.
- Parejko K., Dodson S.L.* Evolutionary ecology of an antipredator reaction norm: *Daphnia pulex* and *Chaoborus americanus*. — Evolution, 1991, 45, No7, p. 1665—1674.
- Pengelly E.T., Aloia R.C., Barnes B.M.* Circannual rhythmicity in the hibernating ground squirrel *Citellus lateralis* under constant light and hyperthermic ambient temperature. — Comp. Biochem. and Physiol., 1978, A61, No4, p. 599—603.
- Perras M., Sarhan F.* Synthesis of freezing tolerance proteins in leaves, crown and roots during cold acclimation of wheat. — Plant Physiol., 1989, 89, No2, p. 577—585.
- Peters R.P., Mech L.D.* Scent-marking in wolves. — Amer. Sci., 1975, 63, No6, p. 628—637.
- Pfeiffer W., Lemke J.* Untersuchungen zur Isolierung und Identifizierung des Schreckstoffes aus der Haut der Elritze, *Phoxinus phoxinus*. (L.) (Cyprinidae, Ostariophysi, Pisces). — J. Comp. Physiol., 1973, 82, No4, p. 407—410.
- Pianka E.R.* On r- and K-selection. — Readings Sociobiol., San-Francisco, 1978, p. 45—51.
- Piiper J., Scheid P.* Maximum gas transfer efficiency of model for fish gills, avian lungs and mammalian lungs. — Respirat. Physiol., 1972, 14, No1—2, p. 115—124.
- Pimentel D.* Herbivore population feeding pressure on plant hosts: Feedback evolution and host conservation. — Oikos, 1988, 53, No3, p. 289—302.

Poirer F.E. Dominance structure of the nilgiri langur (*Presbytis johnii*) of South India. — *Folia primatol.*, 1970, 12, No3, p. 161—186.

Precht H. Anpassungen wechselwarmer Tiere an normalen Temperaturbericht und ihre Ursachen. — *Naturwiss. Rundschau*, 1964, 17, No11, p. 438—442.

Promislow D.E., Harvey P.H. Living fast and dying young: A comparative analysis of life-history variation among mammals. — *J. Zool.*, 1990, 220, No3, p. 417—437.

Remillard M.M., Gruendling G.K., Bogucki D.J. Disturbance by beaver (*Castor canadensis* Kuhl) and increased landscape heterogeneity. — *Landscape Heterogen. and disturb.*, N-Y., 1987, p. 103—122.

Ropartz Ph. Role des communications olfactives dans le comportement social des souris males. — *Colloz. internat. Centre nat. rech. scient.*, Paris, 1968, No173, p. 323—339.

Rosas A., Alberdi M., Delseny M., Meza-Basso L. A cryoprotective polypeptide isolated from *Nothofagus dombeyi* seedlings. — *Phytochemistry*, 1968, 25, No11, p. 2497—2500.

Sahu S.C., Dominic C.J. Role of olfactory experience in pheromonal block to implantation (the Bruce effect) in laboratory mice. — *Indian J. Exp. Biol.*, 1985, 23, No9, p. 185—489.

Schultze-Westrum T. Innerartliche Verständigung durch Düfte beim Gleitbeutler *Petaurus breviceps papuanus* Thomas (Marsupialia, Phalangeridae). — *Z. vergl. Physiol.*, 1965, 50, No2, p. 151—220.

Schweiger H.-G. Die Zelle und ihre Rhythmen. — *Wiss. Beitr. M.-Luther Univ.*, Hallenwittenberg, 1987, P. No30, p. 170—177.

Schweiger H.-G., Schweiger M. Circadian rhythmus in unicellular organism: an endeavor to explain the molecular mechanisms. — *Int. Rev. Cytol.*, 1977, 51, p. 315—342.

Seaward M.R.D. Air pollution and the peppered moth: adapting biological monitoring to modern problems. — *Amer. J. Bot.*, 1989, 76, No6, Suppl., p. 14.

Sebens K.P., DeRiemer K. Diel cycles of expansion and contraction in coral reef Anthozoans. — *Mar. Biol.*, 1977, 43, No3, p. 247—256.

Shaw E. Some new thoughts on the schooling of fishes. — *FAO Fish. Repts.*, 1969, 2 No62, p. 217—231.

Slip D.J., Shine R. Thermoregulation of free-ranging diamond python *Morelia spilota* (Serpentes, Boidae). — *Copeia*, 1988, No4, p. 984—995.

Smuts G.L., Hanks J., Whyte I.J. Reproduction and social organisation of lions from the Kruger National Park. — *Carnivore*, 1978, 1, No1, p. 17—28.

Somero G.N. Life at low volume change: hydrostatic pressure as a selective factor in the aquatic environment. — *Amer. Zool.*, 1990, 30, No1, p. 123—135.

Stemberger R.S. Food limitation, spination, and reproduction in *Brachionus calyciflorus*. — *Limnol. and Oceanogr.*, 1990, 35, No1, p. 33—44.

Stenson J.A.E. Predator-induced defense in *Holopedium dibberum* (Zaddach). — *Bull. Mar. Sci.*, 1988, 43, No3, p. 850.

Storey K.B., Storey J.M., Brooks S.P.J. Hatchling turtles survive freezing during winter hibernation. — *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 1988, 85, No21, p. 8350—8354.

Sugiyama Y. On the social change of hanuman langurs (*Presbytis entellus*) in their natural conditions. — *Primates*, 1965, 6, No3—4, p. 381—418.

Sugiyama Y. An artificial social change in a hanuman langur troop (*Presbytis entellus*). — *Primates*, 1966, 7, No1, p. 41—72.

Takahashi J.S. Circadian clock are ticking. — *Science*, 1992, 258, p. 238—240.

Tansley A.G. The use and abuse of vegetation concept and terms. — *Ecology*, 1935, 16, No3.

Thompson I.D., McQueen R.E., Reichardt P.B., Trenholm D.G. Factors influencing choice of balsam fir twigs from thinned and unthinned stands by moose. — *Oecologia*, 1989, 81, No4, p. 506—509.

Thornton I.W.B., New T.R., Zann R.A., Rawlinson P.A. Colonization of the Krakatau Island by animals: a perspective from the 1980s. — *Phil. Trans. Rorf. Soc. London. B.* 1990, 328, No 1245, p. 131—165.

Trush M.A., Bromage N.R. Photoperiodic effect on smoltification in Atlantic salmon (*Salmo salar*). — *J. Interdiscip. Cycle. res.*, 1988, 19, No3, p. 213.

- Tomescu N.* Co-evolution of phytophagous insects and of their host plants. — *Evol. and adaption*, v. 2, Cluj-Napoca, 1985, p. 263—267.
- Tucker V.A.* Respiration during flight in birds. — *Respirat. Physiol*, 1972, 14, No1—2, p. 75—82.
- Vessey S.* Effect of chlorpromazine on aggression in laboratory population of wild house mice. — *Ecology*, 1967, 48, No3, p. 367—376.
- Volterra V.* Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together. — *Animal Ecology* (R.N. Chapman, ed). N.-Y., 1926, p. 409—448.
- Volterra V.* Leçons sur la theorie mathematique de la lutte pour la vie. — Paris, 1931, 214 p.
- Vontobel R.* Roadchucks. — *Nature Can.*, 1983, 12, No4, p. 7—12.
- Walasz K.* Experimental investigations on the behavioural differences between urban and forest Blackbirds. — *Acta zool. cracov.*, 1990, 33, No1—14, p. 235—271.
- Wasylyk J.M., Tice A.R., Baust J.G.* Partial glass formation: a novel mechanism of insect cryoprotection. — *Cryobiol.*, 1988, 25, No5, p. 451—458.
- Watts C.H.S.* The regulation of wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) numbers in Wytham Woods, Berkshire. — *J. Anim. Ecol.*, 1969, 38, No2, p. 285—304.
- Weber I., Vogel C.* Sozialverhalten in ein- und zweigeschlechtigen Langurengruppen. — *Homo*, 1970, 21, No2, p. 73—80.
- Weber P.G., Weber S.P.* Choice of spawn site in *Cichlasoma nigrofasciatum* (Günther) (Pisces: Cichlidae). — *Z. Tierpsychol.*, 1971, 28, No5, p. 475—478.
- Wehrmann I.S., Dittel A.I.* Utilization of floating mangrove leaves as a transport mechanism of estuarine organism, with emphasis on decapod Crustacea. — *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 1990, 60, No1—2, p. 67—73.
- Weihls D.* Hydromechanics of fish schooling. — *Nature*, 1973, 241, No5387, p. 290—291.
- Weinstein M.S.* Hares, lynx, and trappers. — *Amer. Natur.*, 1977, 111, No980, p. 806—808.
- Williams A.G., Whitham T.G.* Premature leaf abscission: an induced plant defense against aphids. — *Ecology*, 1986, 67, No6, p. 1619—1627.
- Williams T.M., Kooyman G.L., Croll D.A.* The effect of submergence on heart rate and oxygen consumption of swimming seals and sea lions. — *J. Comp. Physiol.*, 1991, 162, No6, p. 637—644.
- Wylie C.R., Paul V.J.* Chemical defenses in three species of *Sinularia* (Coelenterata, Alcyonacea): Effects against generalist predators and the butterflyfish *Chaetodon unimaculatus* Bloch. — *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.*, 1989, 129, No2, p. 141—160.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
Введение	5
ЧАСТЬ I. БИОСФЕРА	12
<i>Глава 1. Биосфера как специфическая оболочка Земли</i>	<i>12</i>
1.1. Биосфера как арена жизни	13
1.2. Функциональные связи в биосфере	28
<i>Глава 2. Системность жизни</i>	<i>31</i>
2.1. Средообразующая роль живого вещества	31
2.2. Биосфера как целостная система	35
<i>Глава 3. Биогеохимические циклы</i>	<i>48</i>
3.1. Биогенный круговорот	49
3.2. Биогеохимические функции разных групп организмов	53
3.3. Энергетическое обеспечение биологического круговорота	58
3.4. Место человека в биосфере	61
ЧАСТЬ II. ОРГАНИЗМ И ФАКТОРЫ СРЕДЫ	64
<i>Глава 4. Температура</i>	<i>65</i>
4.1. Влияние температуры на жизненные процессы	66
4.2. Пойкилотермные организмы	69
4.3. Гомойотермные организмы	85
4.4. Стратегии теплообмена	98
<i>Глава 5. Вода и минеральные соли</i>	<i>100</i>
5.1. Водно-солевой обмен у водных организмов	102
5.2. Водный и солевой обмен на суше. Влажные местообитания	114
5.3. Водный и солевой обмен на суше. Сухие биотопы и аридные зоны	122
<i>Глава 6. Кислород</i>	<i>139</i>
6.1. Газообмен в водной среде	140
6.2. Газообмен в воздушной среде	153
6.3. Газообмен у ныряющих животных	164
<i>Глава 7. Свет</i>	<i>172</i>
7.1. Биологическое действие различных участков спектра солнечного излучения	172
7.2. Свет и биологические ритмы	177
7.3. Физиологическая регуляция сезонных явлений	194
<i>Глава 8. Общие принципы адаптации на уровне организма</i>	<i>212</i>
8.1. Правило оптимума	213
8.2. Комплексное воздействие факторов. Правило минимума	217
8.3. Правило двух уровней адаптации	226
ЧАСТЬ III. ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ	232
<i>Глава 9. Популяция как биологическая система</i>	<i>233</i>
9.1. Популяционная структура вида	234
9.2. Понятие о популяции	238
9.3. О популяциях у растений	242

<i>Глава 10. Пространственная структура популяций</i>	245
10.1. Типы пространственного распределения	246
10.2. Пространственная дифференциация	248
10.3. Функциональная интеграция	259
10.4. Разнокачественность внутривидовых структур	280
<i>Глава 11. Гомеостаз популяций</i>	285
11.1. Поддержание пространственной структуры	286
11.2. Поддержание генетической структуры	300
11.3. Регуляция плотности населения	312
11.4. Общие принципы популяционного гомеостаза	325
<i>Глава 12. Динамика популяций</i>	327
12.1. Демографическая структура популяций и ее динамика	327
12.2. Репродуктивный потенциал и рост популяции	340
12.3. Динамика численности и популяционные циклы	342
ЧАСТЬ IV. БИОЦЕНОЛОГИЯ	373
<i>Глава 13. Биоценоз как биологическая система</i>	373
13.1. Трофическая структура биоценозов	375
13.2. Пространственная структура биоценозов	384
13.3. Экологические ниши	389
<i>Глава 14. Основные формы межвидовых связей в экосистемах</i>	393
14.1. Взаимоотношения видов смежных трофических уровней	395
14.2. Конкуренция и мутуализм	421
<i>Глава 15. Динамика экосистем</i>	429
15.1. Суточные и сезонные аспекты экосистем	429
15.2. Экологические сукцессии	432
15.3. Гомеостаз на уровне экосистем	444
<i>Глава 16. Человек и биосфера</i>	446
16.1. Технологические формы воздействия человека на биосферу	448
16.2. Экологические формы воздействия человека на биосферу	458
16.3. Деятельность человека как фактор эволюции	476
16.4. Прикладные аспекты экологии	481
Заключение	492
Литература	498