



П. А. Волкова

ПРИЯТНАЯ НАУКА

ОСНОВЫ ОБЩЕЙ
ЭКОЛОГИИ

УДК 574.3
ББК 28.080
В67

Волкова П. А.
Приятная наука. Основы общей экологии
Электронное издание
М.: МЦНМО, 2018
139 с.
ISBN 978-5-4439-3273-6

Пособие знакомит читателей с основами фундаментальной экологии. Последовательно рассматриваются вопросы популяционной экологии, экологии экосистем и экологии биосферы, а также принципы охраны природы. Пособие соответствует программе курса «Основы общей экологии», читаемого в гимназии № 1543 г. Москвы учащимся старших классов, однако может быть использовано и студентами младших курсов биологических специальностей университетов. Оно также будет интересно всем, кто интересуется биологией.

Подготовлено на основе книги:

П. А. Волкова. Приятная наука. Основы общей экологии. — М.: МЦНМО, 2018. — ISBN 978-5-4439-1273-8.



Учебно-методическое издание

Издательство Московского центра
непрерывного математического образования
119002, Москва, Большой Власьевский пер., 11,
тел. (499) 241-08-04.
<http://www.mccme.ru>

ISBN 978-5-4439-3273-6

© Волкова П. А., 2018.
© МЦНМО, 2018.

Глава 1

Популяционная экология¹

§1.1. Популяционная структура вида

Что такое популяция? Споры о том, какие совокупности особей могут, а какие не могут считаться популяциями, ведутся в биологии постоянно. Причины этих споров связаны с несколькими обстоятельствами. Во-первых, это следствие разных подходов к одному и тому же объекту (с позиции экологов, генетиков, эволюционистов...). Во-вторых, подавляющее большинство популяций имеет сложную иерархическую структуру. Они естественным образом подразделяются на более мелкие единицы и в то же время входят в более крупные популяционные системы. Степень этой иерархичности может сильно изменяться во времени, часто завися от общей численности популяции (см. ниже). Разные исследователи обращают внимание на разные уровни этой иерархии. В-третьих, популяции организмов, относящихся к разным таксономическим группам, могут представлять собой очень разные объекты, которым сложно дать единое определение (культура бактерий, растения одного вида на некотором лугу, львиный прайд).



Точка зрения исследователей экосистем. Нередко экологи вообще не задумываются над определением популяции, а пользуются этим термином для обозначения любой совокупности особей одного вида², населяющих какую-то более или менее

¹ Эта глава в основном представляет собой краткое изложение пособия А. М. Гилярова (1990).

² Понятию «вид» тоже очень сложно дать определение (см. приложение 1).

однородную территорию (акваторию) или содержащихся в лабораторных условиях. Такая точка зрения отражена в определении, данном Раймондом Перлом в 1937 г.: «*Популяция – группа живых особей, выделяемая в некоторых рамках пространства и времени*».

Подобный взгляд на популяцию особенно распространен среди исследователей, имеющих дело с экосистемами. Под популяцией эти исследователи подразумевают обычно совокупность особей одного вида, входящих в изучаемую экосистему (часть экосистемы). Подобный подход к популяции бывает затруднен сложностями с определением экосистемы (см. раздел «Экосистемная экология»). Кроме того, при такой трактовке популяции разные стадии жизненного цикла одного организма оказываются отнесенными к разным популяциям (например, взрослые насекомые и их водные личинки)!

При вспышках численности одного из видов морских звезд в тропических районах Тихого и Индийского океанов ухудшалось состояние коралловых рифов. Морские звезды выедают мягкие ткани кораллов, а на очищенной известняковой поверхности быстро поселяются водоросли, препятствующие осаждению планктонных¹ личинок кораллов. Причину вспышек численности морских звезд удалось выяснить, лишь переместив внимание с экосистемы коралловых рифов на толщу океанических вод. Оказалось, что вспышки численности морских звезд обусловлены лучшим выживанием их планктонных личинок в результате массового развития фитопланктона² (их пищи), которое происходит при усилении стока минеральных веществ с суши после тайфунов³.

Точка зрения генетиков. С точки зрения генетиков, популяция – это более или менее *изолированная устойчиво*

¹ Планктон – это пассивно плавающие в толще воды мелкие организмы.

² Фитопланктон – фотосинтезирующие планктонные организмы.

³ Birkeland C. Terrestrial runoff as a cause of outbreaks of *Acanthaster planci* (Echinodermata: Astroidea) // Marine Biology. 1982. V. 69, № 2. P. 175–185.



самовоспроизводящаяся группа особей, связанных между собой генетически. Под генетической связью здесь подразумевается обмен генами между особями (скрещивание) или общность некоторых генетически определяемых признаков, унаследованных от общего предка (для видов с бесполом размножением).

Такое определение популяции по сравнению с «экосистемным» заостряет внимание исследователя на внутренней структуре популяции и на взаимосвязях разных популяций одного вида; связи членов популяции с представителями других видов и ее роль в экосистеме отступают на второй план. Зачастую в пределах одной популяции существуют генетически обособленные группы организмов. Скрещивание внутри таких групп происходит значительно чаще, чем между ними. Этими генетическими различиями эколог в ряде случаев может пренебречь, однако иногда такое упрощение реальной картины может скрыть существенные особенности функционирования популяции.

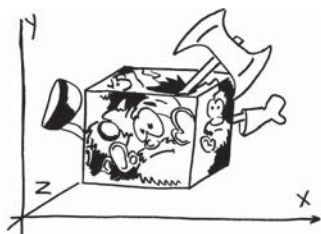
Рабочее определение. От ареала¹ вида до пространства, в котором протекает жизнь отдельно взятой особи этого вида, можно выделить ряд своего рода промежуточных ступеней – участков пространства, занимаемых (постоянно или временно) теми или иными в разной степени связанными друг с другом группировками особей. В зависимости от конкретных задач эколог может иметь дело с любой из этих группировок, трактуя ее как популяцию. Отсюда следует то рабочее определение, которого мы

¹ Территория, на которой вид распространен в данный момент времени. Подробнее понятие ареала обсуждается в приложении 2.

будем придерживаться в этом пособии. Популяция – это любая способная к самовоспроизведению совокупность особей одного вида, более или менее изолированная в пространстве и времени от других аналогичных совокупностей того же вида и существующая на протяжении ряда поколений. Часто экологи исследуют и псевдопопуляции – нестабильные во времени внутривидовые группировки, не обладающие способностью к самовоспроизведению (например, вороны Битцевского парка).

Сверхорганизм или случайная группировка? Некоторые исследователи рассматривают популяцию как в высшей степени целостное образование, своего рода сверхорганизм. Другие же считают, что популяция является воображаемым идеальным объектом, а целесообразные реакции популяции на изменения окружающей среды есть не что иное, как удобный для исследователей способ описания результатов суммарной активности многих особей. По-видимому, существование диаметрально противоположных взглядов на природу популяции объясняется наличием разных типов исследовательского мышления. Другая возможная причина – это разнообразие самих популяций, среди которых есть высокоинтегрированные, с развитыми механизмами саморегулирования, а есть – не отличающиеся особой целостностью, со слабым взаимодействием особей.

§1.2. Экологические факторы

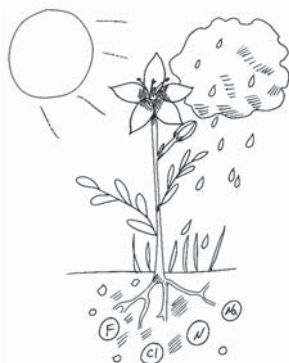


Условия среды и ресурсы. Любой живой организм находится в тесной связи с окружающей средой. Экологические факторы – это любые элементарные факторы среды, действующие на живые организмы (например, климат не может быть назван экологическим фактором, поскольку он складывается из множества элементарных характеристик – температура, влажность и т. п.).

Наблюдаемое в последние десятилетия усиление ветров в Южном океане позволило странствующим альбатросам увеличить скорость облета кормовой

акватории. В результате они стали добывать больше пищи, что положительно сказалось на выживаемости птенцов¹.

Среди экологических факторов выделяют *условия среды*, которые не используются организмом, но важны для его жизнедеятельности (например, температура воздуха, соленость воды) и *ресурсы*, способствующие поддержанию существования популяции и убывающие (становящиеся менее доступными) при увеличении численности популяции. Иными словами, ресурс – это то, что можно перерасходовать (элементы, вещества, источники энергии, определенные участки пространства).



Биотические, абиотические и антропогенные факторы. Существует и другая распространенная классификация экологических факторов. Их разделяют на *природные* и *антропогенные* (непосредственно связанные с деятельностью человека, например, уровень загрязнения каким-либо продуктом промышленного производства).

Шум от больших судов вызывает стресс у гладких китов, поскольку лежит в том же частотном диапазоне, что и звуки, при помощи которых киты общаются между собой².

Природные факторы, в свою очередь, подразделяют на *биотические* (например, обилие животных, служащих пищей) и *абиотические* (непосредственно не связанные с деятельностью живых организмов, например, освещенность).

По-видимому, эта классификация менее удачна. В реальности сложно разделить природные и антропогенные факторы

¹ Weimerskirch H. et al. Changes in wind pattern alter albatross distribution and life-history traits // Science. 2012. V. 335. P. 211–214. Популярное изложение А. Гилярова: http://elementy.ru/novosti_nauki/431744.

² Rolland R. M. Evidence that ship noise increases stress in right whales // Proceedings of the Royal Society B. 2012. V. 279. P. 2363–2368. Популярное изложение В. Ведениной: http://elementy.ru/novosti_nauki/431857.

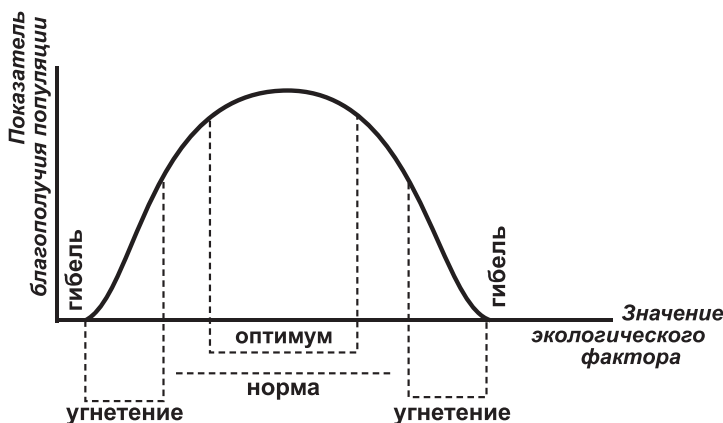


Рис. 1. Действие экологического фактора на популяцию (из: Нинбург, 2005, с изменениями)

В качестве показателя благополучия популяции можно рассматривать, например, ее среднюю численность за определенный промежуток времени.

(например, содержание летучих соединений серы в воздухе – вроде бы природный фактор, но ясно, что существенное влияние на него оказывает деятельность промышленности, антропогенный фактор). Граница между биотическими и абиотическими факторами зачастую также условна. Та же освещенность в лесу определяется развитием крон деревьев первого яруса, поэтому не может считаться абиотическим фактором. А к какому типу экологических факторов по этой классификации следует отнести температуру тела человека по отношению к его паразитам?

Толерантность. По отношению к любому экологическому фактору вид обладает определенным диапазоном устойчивости, или *толерантности*: если значения фактора выходят за пределы этого диапазона, организм погибает (рис. 1). В более узком интервале условий возможно размножение и рост особей, вид может существовать неограниченно долго. В средней части диапазона устойчивости, как правило, имеются условия, наиболее благоприятные для жизнедеятельности, роста и развития организмов (*оптимум*).

В зависимости от ширины диапазона толерантности к тем или иным факторам выделяют *стенобионтов* и *эврибионтов*, то есть организмы с узкими и широкими пределами выносливости. Обычно эти термины используются не в общей, а в конкретной форме. Например, *стенофаги* имеют узкий спектр пищевых объектов, а *эврифаги* питаются разнообразной пищей. Говоря образно, идеальный стенофаг потребляет «ничто» со стопроцентной эффективностью, а идеальный эврифаг питается всем с нулевой эффективностью.

Важна и предсказуемость изменения условий. Кроме диапазона значений, которые могут принимать экологические факторы, для организмов важна предсказуемость их изменений (некоторые растения тундры легко переносят суровые зимы, но погибают от внезапных летних снегопадов).

Особи одной популяции различаются по диапазону толерантности. Диапазон толерантности и положение оптимума различны для разных стадий жизненного цикла и для разных популяций одного вида. Как правило, у молодых организмов этот диапазон уже, чем у зрелых, а наибольшей толерантностью обладают покоящиеся стадии. В силу гетерогенности большинства природных популяций реакция разных особей на одно и то же воздействие будет несколько различной. Тем самым достигаются более широкие пределы адаптации всей популяции в целом по сравнению с каждой отдельной особью.

В озере Вашингтон отмечено две разновидности планктонного ракообразного – босмины. Особи с более длинными выростами панциря держатся в центральной части водоема, особи с короткими выростами живут в прибрежных зарослях. Оказалось, что первые из-за наличия выростов меньше подвержены нападениям хищника (другого планктонного рачка), который держится в центральной части озера. Зато средняя плодовитость босмин с длинными выростами меньше, поскольку они вынуждены иметь более толстый панцирь, внутри которого остается меньше места для камеры, где находятся яйца¹.

¹ Kerfoot W. C. Competition in cladoceran communities: the cost of evolving defences against copepod predation // Ecology. 1977. V. 58, №2. P. 303–313.

Лимитирующий фактор. Успешность существования популяции ограничивается тем или иным экологическим фактором или комплексом факторов, но никогда не всеми факторами вместе и в равной степени. Фактор, который в наибольшей степени приближается к пределам толерантности, сильнее всего влияет на популяцию. Он называется *лимитирующим фактором*. Еще в 1840 г. Юстус фон Либих писал: если успех существования популяции ограничен ресурсами, то ее численность ограничивает наименее удовлетворяющий ее потребностям ресурс. Важно понимать, что речь здесь идет не об абсолютном количестве ресурса (граммах или килограммах), а об относительном (доли от потребности в нем организма). Теперь этот принцип известен как *правило минимума Либиха*. В качестве наглядной иллюстрации этого принципа часто изображают бочку, у которой стенки составлены досками разной длины («бочка Либиха»). Высота бочки соответствует наличию ресурса в количестве, достаточном, чтобы удовлетворить потребности организма в нем на 100%. Длина самой короткой доски определяет уровень, до которого бочку можно наполнить водой (лимитирующий фактор для количества воды в бочке). Длина других досок не имеет значения. Позже Виктор Эрнест Шелфорд показал, что действие значений фактора, близких к верхней границе диапазона толерантности, аналогично действию тех, которые близки к нижней его границе (*закон толерантности Шелфорда*).

Факторы не действуют по отдельности. Экологические факторы действуют на организм совместно. При этом результат воздействия одних факторов часто зависит от воздействия других.

В мороз животные могут погибать при отсутствии пищи и нормально себя чувствовать, когда пищи достаточно. Ослабленное воздействием паразитов животное становится более легкой добычей хищника.

Выявить ключевые факторы не так легко. В природе взаимодействия между различными факторами настолько сложны, что выявление ключевых факторов, определяющих успех популяции, зачастую оказывается очень трудной задачей.

Значение лунного света для пресноводных растений и животных считалось ничтожным. Однако на крупном водохранилище в тропической Африке была обнаружена удивительная связь динамики численности планктонных ракообразных с фазами Луны (максимумы численности приходились на новолуние). Причина такой зависимости заключалась в том, что в лунные ночи ракообразные в верхних, богатых кормом слоях воды, куда они мигрировали ночью, интенсивно выедались пресноводными сардинами, полагающимися во время охоты в основном на зрение.

Экологическая ниша. Совокупность экологических факторов, при которых способен существовать вид, называется *экологической нишей*. Этот термин был введен в научную литературу двумя исследователями – американским зоологом-натуралистом Джозефом Гриннеллом и английским экологом Чарльзом Элтоном в начале XX века. Надо сказать, что оба автора не дали четкого определения этому понятию, используя его как разговорную метафору, подразумевая «место» вида в сообществе. Мощным толчком к дальнейшему развитию представлений об экологической нише послужила ее многомерная модель, предложенная Эвелином Хатчинсоном в середине XX века. Идея этой модели состоит в следующем: если на взаимно перпендикулярных осях отложить значения различных экологических факторов, а из точек, соответствующих пределам толерантности, восстановить перпендикуляры, то ограниченное ими пространство и будет отвечать экологической нише данного вида (рис. 2). Дать полное описание экологической ниши вида не представляется возможным. На практике исследователь выделяет несколько экологических факторов («измерений ниши»), которые его интересуют, и изучает требования вида к этим факторам. Та совокупность значений экологических факторов, при которых вид в принципе может существовать, исходя из своих физиологических особенностей, называется *фундаментальной экологической нишей*, а та, в пределах которой вид встречается в природе, – *реализованной*.

Реализованная ниша – часть фундаментальной. Реализованная ниша как бы вложена в фундаментальную, она всегда

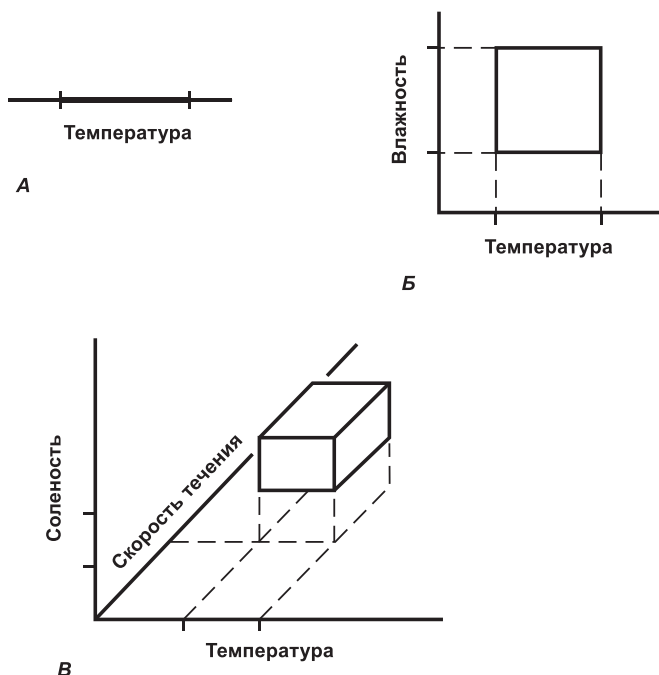


Рис. 2. Модели экологической ниши: А – одномерная проекция, Б – двумерная проекция, В – трехмерная проекция (из: Бигон и др., 1989)

меньше фундаментальной по двум причинам. Во-первых, из-за межвидовых взаимодействий в некоторых местообитаниях вид не может существовать, хотя условия в них не выходят за пределы фундаментальной ниши.

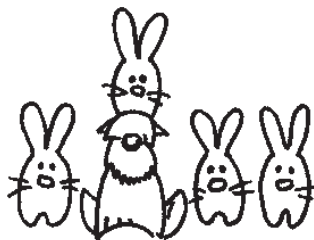
Реализованная ниша сосны разбита на два участка по краям фундаментальной ниши из-за конкуренции с елью, которая вытесняет сосну из наиболее благоприятных для обоих видов условий (средняя степень увлажненности почвы).

Во-вторых, из-за взаимодействия факторов вид не может существовать при совокупности их экстремальных значений.

Человек хуже переносит высокую температуру воздуха при высокой влажности воздуха, чем при низкой.

§1.3. Статические характеристики популяции

Численность популяции. Зачастую в ходе экологических исследований возникает вопрос о том, какова общая численность особей в популяции (например, для исчезающих видов). На этот вопрос трудно ответить, если имеешь дело с лабораторной популяцией довольно крупных объектов (например, мучных жуков в банке).

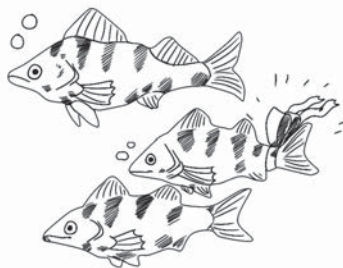


Оценить общую численность природных популяций гораздо сложнее, но иногда это возможно, особенно если идет речь о хорошо заметных для человека организмах, образующих скопления на ограниченной территории.

Так, дикие северные олени Кольского полуострова в конце зимы – начале весны скапливаются на небольших горных возвышенностях, где благодаря более тонкому снежному покрову могут добраться до лишайников, их основного корма в это время. Зоологи облетают эти возвышенности на вертолете, фотографируют стада, а затем уже по фотографиям подсчитывают всех животных.

Метод мечения. В некоторых случаях для оценки общей численности подвижных животных оказывается удобным *метод мечения*. Суть его заключается в том, что животных ловят, мечят и выпускают обратно, туда, где они были пойманы. Через некоторое время производят новый отлов, и по доле, которую составляют меченые особи от общего числа пойманных, определяют численность популяции.

Указанный метод требует выполнения нескольких условий: (1) выловленные и меченые животные должны представлять случайную выборку из популяции (в ней не должен



Оглавление

Предисловие	3
Введение	5
Глава 1. Популяционная экология	7
Глава 2. Экология экосистем	51
Глава 3. Экология биосферы	90
Глава 4. Охрана природы	109
Приложение 1. Концепции вида	125
Приложение 2. Географическое распространение организмов	129
Рекомендуемая литература	135
Предметный указатель	136