ОСНОВЫ ЭКОЛОГИИ

Ю.ОДУМ

EUGENE P. ODUM

Alumni Foundation Professor of Zoology
University of Georgia, Athens, Georgia

FUNDAMENTALS OF ECOLOGY

Third Edition

W. B. Saunders Company

Philadelphia—London—Toronto 1971

Ю. ОДУМ

ОСНОВЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕРЕВОД С 3-го АНГЛИЙСКОГО ИЗДАНИЯ

Под редакцией и с предисловием
д-ра биол. наук Н. П. НАУМОВА

ИЗДАТЕЛЬСТВО «МИР»
МОСКВА 1975

УДК 577.4

Оригинально построенная книга, сочетающая в себе общий очерк основных проблем экологии для неспециалистов, учебник для студентов и подробную сводку для специалистов-экологов.
Достигается это тем, что разные главы написаны на разном уровне, а в предисловии указано, каким категориям читателей они адресованы.
В целом книга представляет собой наиболее полное в мировой литературе руководство о взаимоотношениях между живыми организмами и средой их обитания
Большое внимание уделяется проблемам природных ресурсов, загрязнения среды и охраны природы.
Предназначена для биологов всех специальностей, а также для широкого круга лиц, соприкасающихся с проблемами окружающей среды (социологи, работники органов здравоохранения, коммунальных учреждений, охотничьих и рыбных хозяйств и др.).

Редакция биологической литературы

О $\frac{21008-128}{041(01)-75}$ 128—75 © Перевод на русский язык, «Мир», 1975

Предисловие к русскому изданию

Основная причина возрастания интереса к экологии — науке о биологических системах надорганизменного уровня — ее тесная связь с важнейшими проблемами современного мира: угрозой истощения природных ресурсов, загрязнения и отравления среды промышленными отходами и разрушения естественных сообществ. Ученые всего земного шара напряженно изучают эти вопросы, требующие скорейшего решения. Экология как самостоятельный предмет вошла в учебные планы не только университетов, но и других высших учебных заведений биологического профиля. В то же время литература по экологии, особенно сводная, а тем более учебная, небогата. Отечественные учебные руководства ограничиваются вторым изданием книги Н. П. Наумова «Экология животных», вышедшим 12 лет назад, книгой Б. Г. Иоганзена «Основы экологии» (1959) и кратким пособием Б. С. Кубанцева «Основы экологии» (1973) для студентов пединститутов и преподавателей средней школы. Из переводных изданий можно назвать небольшую книжку Ю. Одума «Экология» (изд-во «Просвещение», М., 1968) и книгу Э. Макфедьена «Экология животных (цели и методы)» (изд-во «Мир» М., 1966). Переведен также ряд монографий по отдельным проблемам экологии (Ч. Элтон, «Экология нашествий животных и растений», ИЛ, М., 1960; Д. Лэк, «Численность животных и ее регуляция в природе», ИЛ, М., 1957; К. Уатт, «Экология и управление природными ресурсами», изд-во «Мир», М., 1971, и др.). Но всего этого явно недостаточно для удовлетворения потребностей преподавателей и исследователей.

В этих условиях важное значение приобретает перевод капитальных сводок, дающих представление о состоянии экологии за рубежом. Из многочисленных книг по общей экологии, например Ч. Кендея (Kendeigh Ch., Ecology, 1961—1974), Р. Смита (Smith R., Animal Ecology and Field Biology, 1966), Ф. Швердтфегера (Schwerdtfeger F., Demoëkologie, 1963), Кольера и др. (Colliere, Cox, Johnson, Miller, Dynamic Ecology, 1973), К. Уатта (K. Watt, Principles of environmental science, 1973), Эмлена (J. Emlen, Ecology, 1973) и многих других, наибольшего внимания заслуживает предлагаемая читателям книга Юджина Одума, которая в настоящее время представляет собой, пожалуй, наиболее полный обзор основных проблем общей экологии. Ю. Одум — один из крупнейших экологов США, занимающийся главным образом всесторонним изучением экосистем и их динамики в пространстве и во времени. По разнообразию затронутых проблем, полноте их освещения и подчеркнутой практической направленности книгу Одума следует предпочесть большинству других зарубежных руководств.

При чтении книги постоянно ощущается, какой большой вклад внес в разработку основных экологических проблем сам автор. Третье издание по сравнению с предшествующими существенно переработано и

дополнено новыми материалами. Включены новые разделы, представляющие большой методический интерес. При этом автору удалось уйти от опасности чрезмерного разрастания объема книги, или, по его шутливому выражению, избежать «синдрома динозавров».

Структура книги несколько своеобразна. В ее первой части дается вполне современное и очень четкое определение экологии, анализируется широкое понятие «экосистемы», рассматриваются разные уровни ее организации и устанавливаются принципы развития и эволюции экосистем. Эта часть удачно завершается описанием принципов математического моделирования экосистем. Вторая часть посвящена специфике и проблемам региональной (ландшафтной) экологии, а в третьей рассматриваются прикладные вопросы и прежде всего — взаимоотношения природы и общества. В целом книга Ю. Одума превосходно освещает достижения экологии в США, внесшей очень весомый вклад в развитие этой науки.

Книга Ю. Одума богата не только фактами, но и идеями. Можно лишь пожалеть, что огромные материалы, собранные советскими экологами, в общем остались неизвестны автору, хотя в ряде мест он упоминает о работах и достижениях советских ученых. От более полного использования накопленных нашими экологами материалов и обсуждения их концепции, безусловно, выиграли бы все разделы книги. Редактор счел полезным в примечаниях указать на некоторые из таких примеров.

При обсуждении ряда вопросов принципиального характера ясно ощущаются различия в точках зрения, принятых у нас и в США. Прежде всего это касается трактовки взаимоотношений природы и человека, проблемы народонаселения, примата биологических принципов в жизни человека, а в связи с этим — трактовки и определения содержания «экологии человека». Отголоском социал-дарвинизма и мальтузианства звучит желание доказать отсутствие принципиальных (качественных) различий в регуляции численности растений и животных, с одной стороны, и человека — с другой. Особенно отчетливо это звучит в попытке представить человека лишь частью экосистемы биосферы наравне с животным миром, полностью подчиненной общим законам этой системы.

Подобно большинству западных ученых, подчеркивая вред, причиняемый окружающей среде человеком, Одум видит выход преимущественно в запретительных мерах, ограничивающих использование ресурсов биосферы. Это характерно для тех, кто живет в условиях капиталистической системы хозяйства с ее отсутствием центрального планирования и неуправляемыми товарно-денежными отношениями.

Мы можем более оптимистично смотреть на современную ситуацию потому, что в социалистическом обществе существует интегральное планирование производственной деятельности в масштабе всей страны с учетом особенностей ее регионов. Это главное условие, позволяющее оптимизировать отношения природы и человека и открывающее возможность на базе расширенного воспроизводства использовать природные ресурсы без их истощения, а, наоборот, обогащая их. Такая возможность возникает только в социалистическом обществе. Скептицизм и пессимизм автора по поводу многих сторон отношений природы и общества, видимо, обусловлены действительно тяжелой ситуацией в капиталистическом мире, где дисгармония между темпами технического развития (научно-технической революции) и пороками организации производственной и общественной деятельности становится все более отчетливой.

Н. П. Наумов

Из предисловия автора к третьему изданию

В экологии практика догоняет теорию. Целостный подход и экосистемная теория в том виде, в каком они излагались в первых двух изданиях этой книги, сейчас привлекли внимание всего человечества.

Люди в общем поняли, что корень слова «экология» («ойкос» по-гречески «дом») относится к нашему «дому» в широком смысле слова— ко всей среде, в которой мы живем.

Таким образом, для многих «экология» означает изучение «совокупности человека и среды».

В третьем издании сохранен общий характер двух предыдущих изданий, одобренный и студентами, и преподавателями, однако оно значительно расширено и пересмотрено ввиду возросшего значения экологии в жизни людей.

Все главы, входившие во второе издание, значительно переработаны; в первую часть включены три совершенно новые главы, а третья часть написана заново.

Число иллюстраций и ссылок увеличилось более чем вдвое, причем две трети рисунков и таблиц, вошедших в третье издание, являются новыми.

При переизданиях учебникам обычно угрожает «синдром динозавра» — иногда объем книги по мере увеличения числа изданий так возрастает, что они теряют всю ту сжатость и ясность, которые обеспечили успех первых изданий.

Чтобы избежать этого, я построил третье издание таким образом, что оно заключает в себе как бы три отдельные книги, каждая из которых служит разным целям.

Книга первая (главы 1—4, 9, 15, 16 и 21) дает «макроскопическую», или крупномасштабную, картину экологии применительно к деятельности человека.

Содержащийся в этих восьми главах общий очерк экологии рассчитан на всех лиц, интересующихся данным вопросом: студентов, изучающих общественные, гуманитарные, технические или естественные науки, право или медицину, а также специалистов — научных работников, инженеров, работников административных и правительственных учреждений.

Эти главы могут быть также использованы в качестве руководства для общефакультетских курсов: «Человек и среда» или «Экология человека».

Книга вторая (гл. 1—10, 15, 16 и 21) рассчитана на студентов, специализирующихся по экологии. Наряду с частью II и другими главами части III она может быть использована для справок по специальным вопросам и при проведении лабораторных исследований.

Книга третья (вся монография в целом) представляет собой систематическое руководство и справочник по общим принципам экологии, экологии отдельных местообитаний и прикладной экологии. Она может быть использована также как учебник по специальному курсу экологии.

Многочисленные перекрестные ссылки, приводимые во всех главах, позволяют начать чтение книги с любого раздела или выбрать для изучения те главы, которые необходимы данному читателю.

Ю. Одум

ЧАСТЬ I ОСНОВНЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИНЦИПЫ И КОНЦЕПЦИИ

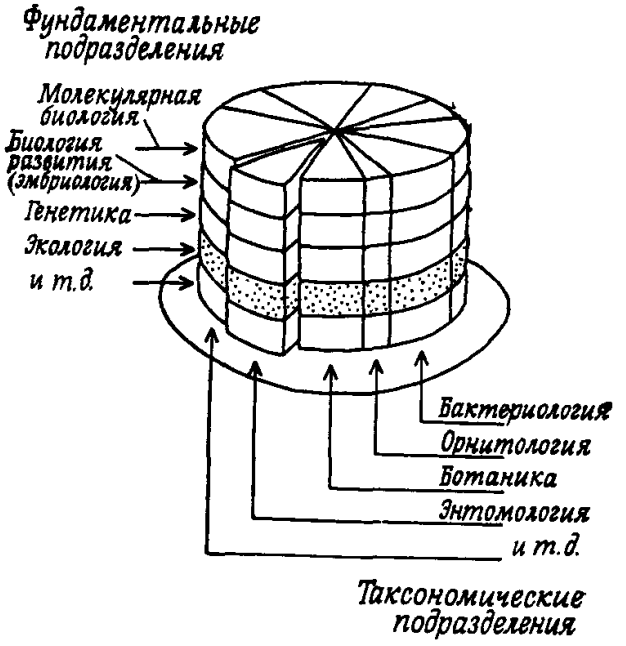
Глава 1 Предмет экологии

1. ЭКОЛОГИЯ — ЕЕ ОТНОШЕНИЕ К ДРУГИМ НАУКАМ И ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ЧЕЛОВЕЧЕСКОЙ ЦИВИЛИЗАЦИИ

Человек интересовался экологией с практической точки зрения с самых ранних периодов своей истории. В примитивном обществе каждый индивидуум, для того чтобы выжить, должен был иметь определенные знания об окружающей среде, о силах природы, о растениях и животных, которые его окружали. Фактически цивилизация возникла тогда, когда человек научился использовать огонь и другие средства, позволившие ему изменять среду своего обитания. И теперь, если человечество хочет сохранить свою цивилизацию, оно более чем когда-либо нуждается в достаточно полных знаниях об окружающей среде, поскольку основные «законы природы» действуют по-прежнему; рост населения и расширение возможностей воздействия на среду лишь изменили их относительное значение и усложнили зависимость от них человека.

Подобно всем другим областям знания экология развивалась непрерывно, но неравномерно. Труды Гиппократа, Аристотеля и других древнегреческих философов содержат сведения явно экологического характера. Однако греки не знали слова «экология». Термин этот недавнего происхождения. Он был предложен немецким биологом Эрнстом Геккелем в 1869 г. Многие великие деятели «биологического Возрождения» (XVIII—XIX вв.) внесли свой вклад в эту область, хотя название «экология» долгое время не употреблялось. Например, Антон ван Левенгук, более известный как один из первых микроскопистов начала XVIII в., был также пионером в изучении «пищевых цепей» и регулирования численности популяций (Эгертон, 1968) — двух важных разделов современной экологии. Как самостоятельная наука экология сформировалась приблизительно к 1900 г., но лишь в последнее десятилетие это слово приобрело особую популярность. В наши дни каждый остро осознает важность наук о среде для поддержания и повышения уровня современной цивилизации. Экология быстро становится отраслью науки, теснейшим образом связанной с повседневной жизнью каждого человека, будь то мужчина, женщина или ребенок.

Слово «экология» образовано от греческого *ойкос,* что означает «дом» или «жилище». В буквальном смысле экология — это наука об организмах «у себя дома». Обычно экологию определяют как науку об отношениях организмов или групп организмов к окружающей их среде, или как науку о взаимоотношениях между живыми организмами и средой их обитания. Поскольку экология занимается преимущественно биологией *групп* организмов и *функциональными процессами* на суше,



Фиг. 1. «Слоеный пирог» бнологии.
Фундаментальные (горизонтальные) и «таксономические» (вертикальные) подразделения.

в море и в пресных водах, определение этой области исследований как науки о структуре и функциях природы будет более соответствовать ее современному направлению, причем человечество рассматривается как часть природы. Для последних десятилетий XX в. особенно подходит одно из определений, данных в полном словаре Уэбстера, а именно: «Предмет экологии — это *совокупность или структура связей между организмами и их средой*». Для «долгосрочного» употребления лучшим определением этого обширного по объему понятия будет, по-видимому, наиболее краткое и наименее специальное, а именно «биология окружающей среды» (environmental biology).

Но достаточно определений. Чтобы лучше понять предмет и задачи экологии, рассмотрим отношение этой последней к другим областям биологии и прочим «логиям». В современную эпоху специализации человеческой деятельности естественные связи между различными дисциплинами часто исчезают из нашего поля зрения вследствие обилия сведений в пределах каждой дисциплины (а иногда, как следует с сожалением признать, и вследствие шаблонного преподавания наук в учебных заведениях). Вместе с тем почти любую отрасль знаний можно определить слишком широко, так что предмет ее разрастется сверх всяких разумных пределов. Признанные «области» науки должны иметь признанные границы, пусть даже несколько условные и время от времени подверженные изменениям. Такой сдвиг границ и самого предмета исследований был особенно заметен как раз в экологии в связи с ростом общественного интереса к этой науке. Сейчас слово «экология» для многих означает «совокупность человека и окружающей среды». Но давайте вначале рассмотрим более традиционное, академическое положение экологии в семье наук.

Остановимся вкратце на том, как подразделяется «наука о жизни» — биология. Если представить себе структуру биологии в виде «слоеного пирога», то его можно разрезать на куски двумя разными способами, как показано на фиг. 1. Можно делить его по горизонтали — тогда мы получим «фундаментальные» науки, изучающие основные, фундаментальные свойства жизни или по крайней мере не ограничивающиеся отдельными группами организмов. Примеры таких наук — морфология, физиология, генетика, теория эволюции, молекулярная биология и биология развития. Мы можем также делить наш «пирог» по вертикали и получим так называемые «таксономические» науки, изучающие морфологию, физиологию, экологию и т. д. определенных организмов. Крупные подразделения этого типа — зоология, ботаника и бактериология, а подразделения, имеющие дело с более узкими группами, — фикология, протозоология, микология, энтомология, орнитология и т. д. Экология относится к фундаментальным разделам биологии и как таковая является составной частью каждого и всех таксономических подразделений. Оба подхода полезны. Часто весьма плодотворным оказывается ограничение исследований какой-то одной систематической

группой, поскольку различные группы организмов требуют разных методов изучения (нельзя, скажем, изучать орлов теми же методами, что и бактерий) и поскольку некоторые группы организмов в экономическом или другом отношении намного важнее или интереснее для человека, чем другие. Однако, коль скоро мы рассматриваем нашу науку как «фундаментальную», мы обязаны сформулировать и обосновать ее общие принципы. В этом и состоит цель первой части настоящей книги.

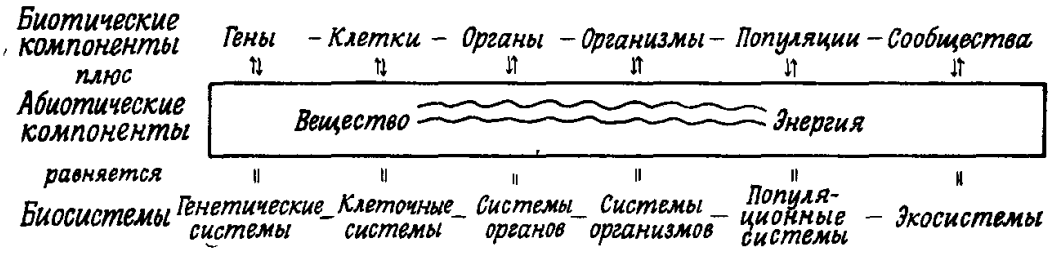
Вероятно, лучше всего можно определить содержание современной экологии исходя из концепции *уровней организации,* которые составляют своего рода «биологический спектр», как это показано на фиг. 2. Сообщество, популяция, организм, орган, клетка и ген — главные уровни организации жизни; на фиг. 2 они расположены в иерархическом порядке — от крупных систем к малым. Взаимодействие с физической средой (энергией и веществом) на каждом уровне обусловливает существование определенных функциональных систем. Под *системой* мы подразумеваем именно то, что словарь Уэбстера для студентов определяет как «упорядоченно взаимодействующие и взаимозависимые компоненты, образующие единое целое». Системы, содержащие живые компоненты (биологические системы, или биосистемы), можно выделять на любом из уровней, представленных на фиг. 2, или на любом промежуточном уровне, удобном или полезном для исследования. Например, мы можем рассматривать не только системы генов, органов и т. д., но также системы паразит — хозяин, что соответствует промежуточному уровню между популяцией и сообществом.

Экология изучает преимущественно те системы, которые расположены в правой части приведенного спектра, т. е. системы выше уровня организмов. Термин *популяция* (от *лат. populus* — народ), первоначально применявшийся для обозначения групп людей, в экологии приобрел более широкое значение и относится к группе особей любого вида организмов. Точно так же *сообщество* в экологическом смысле (иногда говорят «биотическое сообщество») включает все популяции, занимающие данную площадь. Сообщество и неживая среда функционируют совместно как экологическая система, или *экосистема.* Сообществу и экосистеме приблизительно соответствуют часто употребляемые в европейской и русской литературе термины *биоценоз* и *биогеоценоз*[1]. Самая крупная и наиболее близкая к идеалу «самообеспечения» биологическая система, известная нам, — это *биосфера, или экосфера;* она включает все живые организмы Земли, находящиеся во взаимодействии с физической средой Земли, в результате чего эта система, через которую проходит поток энергии от мощного ее источника, Солнца, и которая переизлучает в космическое пространство, поддерживается в состоянии устойчивого равновесия.

Отметим, что в приведенном выше «спектре»[2] нет четких границ или разрывов даже между уровнями организма и популяции. Поскольку мы привыкли, имея дело с людьми и высшими животными, представлять себе особь как конечную единицу, идея непрерывного спектра уровней может на первый взгляд показаться странной. Однако если принять во внимание такие факторы, как взаимозависимость, взаимосвязи и выживание, то и в самом деле здесь нигде не должно быть резких разрывов. Отдельный организм, например, не более способен

[1] См. В. Н. Сукачев, «Основы теории биогеоценологии», 1947 (в юбилейном сб. АН СССР к 30-летию Великой Октябрьской социалистической революции) и «Основы лесной биогеоценологии» (ред. В. Н. Сукачев и Н. В. Дылис), «Наука», М., 1964. — *Прим. ред.*

[2] Теоретически спектр «уровней», подобно спектру излучения или логарифмической шкале, может быть продолжен бесконечно в обоих направлениях.



Фиг. 2. Спектр уровней организации.
Экология изучает уровни, находящиеся в правой части спектра, т. е. уровни организации от организмов до экосистем.

к длительному существованию вне своей популяции, чем отдельный орган (в качестве самоподдерживающейся системы) вне своего организма. Подобно этому, сообщество не может существовать без круговорота веществ и потока энергии в экосистеме.

Одна из причин, почему уровни организации изображены в виде горизонтального, а не вертикального ряда, состоит в том, что ни один из них в общем нельзя считать более или менее важным или более или менее заслуживающим изучения, чем какой-либо другой уровень. В этом ряду при движении слева направо некоторые признаки, несомненно, становятся более сложными и более изменчивыми, однако *часто упускают из виду, что другие свойства при переходе от малых систем к большим становятся менее сложными и менее изменчивыми.* Поскольку гомеостатические механизмы действуют на протяжении всего ряда, функционирование более мелких единиц внутри более крупных характеризуется определенной степенью интеграции. Например, интенсивность фотосинтеза лесного сообщества изменяется в меньшей степени, чем интенсивность фотосинтеза отдельных листьев или деревьев внутри сообщества, поскольку снижение фотосинтеза у одного члена сообщества может уравновешиваться его усилением у другого и наоборот. *Что касается вопроса о специфических признаках, характерных для каждого уровня в отдельности,* то нет оснований считать, что какой-то уровень легче или труднее поддается количественному изучению, чем другие. Например, рост и метаболизм можно успешно изучать на клеточном уровне и на уровне экосистемы, используя различные методы и единицы измерения, соответствующие разным порядкам величин. Кроме того, данные, полученные при изучении какого-либо уровня, *помогают изучению другого уровня, но с их помощью никогда нельзя полностью объяснить явления, происходящие на этом другом уровне.* Это важное положение, поскольку иногда приходится слышать утверждение, что бесполезно пытаться работать со сложными объектами типа популяций и сообществ, пока полностью не изучены более мелкие единицы. Если довести эту мысль до логического конца, то в таком случае все биологи должны были бы сосредоточить внимание на одном уровне, например клеточном, впредь до разрешения всех связанных с ним проблем и лишь затем переходить к изучению тканей и органов. Такая точка зрения была широко распространена среди биологов до тех пор, пока они не убедились в том, что каждый уровень имеет особенности, которые лишь *частично* можно объяснить, исходя из особенностей нижележащего уровня. Иными словами, не все свойства более высокого уровня можно предсказать, зная только характеристики, относящиеся к более низкому уровню. Точно так же как нельзя предсказать свойства воды только по свойствам водорода и кислорода, нельзя предсказать и свойства экосистемы на основании сведений об отдельных популяциях; изучать нужно и лес (целое) и деревья (части этого целого).

Фейблмен (1954) назвал это важное обобщение «теорией уровней интеграции».

Итак, для эколога особенно важен *принцип функциональной интеграции, согласно которому при усложнении структуры возникают дополнительные свойства.* Технические достижения последнего десятилетия позволили осуществить количественные исследования таких больших и сложных систем, какими являются экосистемы. Инструментами такого исследования могут служить изотопные, спектрометрические, колориметрические, хроматографические и другие химические методы, методы дистанционных измерений и автоматического контроля, математическое моделирование, вычислительная техника. Таким образом, техника — обоюдоострое оружие: она может быть средством познания единства человека и природы и средством разрушения этого единства.

2. ПОДРАЗДЕЛЕНИЯ ЭКОЛОГИИ

Экологию иногда делят на *аутэкологию* и *синэкологию.* Аутэкология изучает индивидуальные организмы или отдельные виды. Обычно при этом особое внимание уделяется жизненным циклам и поведению как способам приспособления к среде. Синэкология изучает группы организмов, составляющих определенные единства. Так, если, скажем, изучается отношение белого дуба (одного дерева или вида в целом) или американского большого дрозда (одной особи или вида в целом) к среде, то это исследование является по своему характеру аутэкологическим. Если же изучается лес, в котором растет этот дуб или живет дрозд, то подход будет синэкологическим. В первом случае все внимание сосредоточено на отдельно взятом организме и цель состоит в том, чтобы увидеть, как он вписывается в общую экологическую картину, подобно тому как, рассматривая произведение живописи, можно сконцентрировать внимание на каком-то отдельном фрагменте. Во втором случае рассматривается картина в целом (т. е., если продолжить аналогию с живописью, — изучается композиция).

В соответствии с задачами книги мы разделили предмет экологии тремя способами. В первой части деление на главы проведено в соответствии с концепцией уровней организации, изложенной выше. Мы начнем с экосистемы, поскольку в конечном итоге именно этим уровнем мы и должны заниматься; далее мы последовательно рассмотрим сообщества, популяции, виды и отдельные особи. Затем мы снова вернемся к уровню экосистемы и рассмотрим вопросы развития, эволюции и моделирования природы.

Во второй части подразделение идет по типам среды, или местообитания: отдельно рассматриваются экология пресных вод, моря и суши. Хотя фундаментальные принципы везде одни и те же, виды организмов, их взаимоотношения с человеком и методы изучения могут быть для разных условий среды совершенно различными. Рассмотрение местообитаний полезно также для подготовки к полевым экскурсиям и к оформлению материала описаний биоты.

В третьей части рассматриваются различные области практического приложения экологии — природные ресурсы, загрязнение среды, космические путешествия и прикладная экология человека с целью связать основные принципы, рассмотренные выше, с практическими проблемами.

Как и биология в целом, экология может быть подразделена на таксономические ветви, например экологию растений, экологию насекомых, экологию микроорганизмов, экологию позвоночных. Подробное знакомство с той или иной систематической группой весьма полезно, поскольку при этом сосредоточивается внимание на специфических, уни-

кальных чертах экологии данной группы и на разработке соответствующих тонких методов. Но в целом проблемы, касающиеся только ограниченных групп организмов, мы здесь не рассматриваем.

Выделение отраслей внутри экологии полезно, как и в любой другой науке, поскольку оно облегчает обсуждение и осмысление материала и дает общее направление для целесообразной специализации в пределах данной области. Как было кратко показано в этом разделе, можно специализироваться на изучении процессов, уровней организации, среды, организмов, практических проблем, внося ценный вклад в общее развитие биологии окружающей среды.

3. О МОДЕЛЯХ

Модель есть абстрактное описание того или иного явления реального мира, позволяющее делать предсказания относительно этого явления. В простейшем случае модель может быть словесной или графической (т. е. неформализованной). Однако если мы хотим получить удовлетворительные количественные прогнозы, то модель должна быть статистической и строго математической (т. е. формализованной). Например, математическое выражение, описывающее изменения численности популяции насекомых и позволяющее предсказывать эту численность в определенные моменты времени, следует считать моделью, полезной с биологической точки зрения. А если рассматриваемую популяцию составляет вид-вредитель, то эта модель приобретает еще и экономическое значение.

Обработка моделей на ЭВМ позволяет получать на выходе искомые характеристики при изменении параметров модели, добавлении новых параметров или исключении старых. Иными словами, возможна «настройка» математической модели с помощью вычислительных машин, позволяющая усовершенствовать ее, приблизив к реальному явлению. Наконец, модели очень полезны как средство интеграции всего того, что известно о моделируемой ситуации, и, следовательно, для определения аспектов, требующих новых или уточненных данных или же новых теоретических подходов. Когда модель «не работает», т. е. плохо соответствует реальности, необходимые изменения или улучшения могут быть подсказаны ЭВМ. Если модель точно имитирует действительность, то она предоставляет неограниченные возможности для экспериментирования, так как в нее можно вводить новые факторы и возмущения, с тем чтобы выяснять их влияние на систему.

Вопреки мнению многочисленных скептиков, с сомнением относящихся к моделированию сложной природы, можно утверждать, что информация об относительно небольшом числе переменных может послужить достаточной основой для построения эффективных моделей, поскольку каждое явление в значительной степени управляется или контролируется «ключевыми», или «интегрирующими», факторами. Уатт (1963) утверждает, например, что «для построения удовлетворительных математических моделей динамики популяций не нужно необъятного количества информации об огромном множестве переменных». Когда мы доходим до уровня природы в целом или до уровня экологической системы, это положение остается справедливым при условии, что построения, используемые в модели, приводятся в соответствие с этим уровнем. Вообще говоря, модели не должны быть точными копиями реального мира — это упрощения, которые позволяют выявить ключевые процессы, необходимые для предсказания поведения систем.

В последующих главах первой части разделы, озаглавленные «Определения», являются, в сущности, «словесными» моделями рассматри-

ваемых экологических принципов. Во многих случаях даются также модели в виде графиков или эквивалентных схем, а в некоторых случаях для пояснения количественных соотношений приводятся упрощенные математические выражения. Введение в методику математического моделирования дано в заключительной главе первой части, озаглавленной «Системная экология». Самое большее, на что претендует автор в этой книге, — описание принципов, упрощений и абстракций, к которым необходимо научиться сводить многообразие реального мира природы, прежде чем хотя бы приступить к построению его математических моделей.

Глава 2 Экологическая система. Принципы и концепции

1. КОНЦЕПЦИЯ ЭКОСИСТЕМЫ

Определения

Живые организмы и их неживое (абиотическое) окружение нераздельно связаны друг с другом и находятся в постоянном взаимодействии. Любое единство, включающее все организмы (т. е. «сообщество») на данном участке и взаимодействующее с физической средой таким образом, что поток энергии создает четко определенную трофическую структуру, видовое разнообразие и круговорот веществ (т. е. обмен веществами между биотической и абиотической частями) внутри системы, представляет собой экологическую систему, или *экосистему*. С точки зрения трофических (от *греч. трофе* — питание) отношений экосистема имеет два компонента (которые обычно частично разделены во времени и пространстве): 1) *автотрофный компонент* (автотрофный — самостоятельно питающийся), для которого в основном характерны фиксация световой энергии, использование простых неорганических веществ и построение сложных веществ, и 2) *гетеротрофный компонент* (гетеротрофный — питаемый другими), для которого характерны утилизация, перестройка и разложение сложных веществ. Для удобства описания целесообразно выделять в составе экосистемы следующие компоненты: 1) *неорганические вещества* (C, N, CO_2, H_2O и т. д.), включающиеся в круговороты; 2) *органические соединения* (белки, углеводы, липиды, гуминовые вещества и т. д.), связывающие биотическую и абиотическую части; 3) *климатический режим* (температура и другие физические факторы); 4) *продуценты* — автотрофные организмы, главным образом зеленые растения, которые способны создавать пищу из простых неорганических веществ; 5) *макроконсументы, или фаготрофы* (от *греч. фагос* — пожирающий), — гетеротрофные организмы, главным образом животные, которые поедают другие организмы или частицы органического вещества; 6) *микроконсументы, сапротрофы* (от *греч. сапро* — разлагать), или *осмотрофы* (от *греч. осмо* — проходить через мембрану), — гетеротрофные организмы, преимущественно бактерии и грибы, которые разрушают сложные соединения мертвой протоплазмы, поглощают некоторые продукты разложения и высвобождают неорганические питательные вещества, пригодные для использования продуцентами, а также органические вещества, способные служить источниками энергии, ингибиторами или стимуляторами для других биотических компонентов экосистемы. Первые три группы — неживые компоненты, а остальные составляют *биомассу* (живой вес).

Другое полезное подразделение гетеротрофов на две категории предложили Вигерт и Оуэнс (1970): они выделили *биофаги*, т. е. орга-

низмы, поедающие другие живые организмы, и *сапрофаги* — организмы, питающиеся мертвым органическим веществом. Как будет разъяснено ниже, эта классификация принимает во внимание разрыв во времени между потреблением живого и мертвого вещества.

С функциональной точки зрения экосистемы целесообразно анализировать в следующих направлениях: 1) потоки энергии; 2) пищевые цепи; 3) структура пространственно-временно́го разнообразия; 4) круговороты питательных элементов (биогеохимические круговороты); 5) развитие и эволюция и 6) управление (кибернетика).

Экосистема есть основная функциональная единица экологии, поскольку она включает и организмы (биотические сообщества), и абиотическую среду, причем каждая из этих частей влияет на другую и обе необходимы для поддержания жизни в том виде, в каком она существует на Земле.

Объяснения

Поскольку ни один организм не может существовать сам по себе, без других организмов или среды обитания, первый принцип должен касаться «взаимосвязи» и «целостности», которые входят в состав нашего основного определения экологии, данного в гл. 1, разд. 1. Термин «экосистема» был впервые предложен английским экологом А. Тэнсли в 1935 г., но само представление об экосистеме, несомненно, возникло значительно раньше. Идею единства организмов и среды (как и единства человека и природы) можно найти в самых древних памятниках письменной истории. Однако лишь в конце 1800-х годов стали появляться вполне определенные высказывания этого рода и, что весьма интересно, почти одновременно в американской, европейской и русской экологической литературе. Так, немец Карл Мебиус в 1877 г. писал о сообществе организмов на коралловом рифе как о «биоценозе», а в 1887 г. американец С. Форбс опубликовал свою классическую работу, в которой озеро рассматривается как «микрокосм». Один из первых русских экологов, В. В. Докучаев (1846—1903), и виднейший его ученик Г. Ф. Морозов (специализировавшийся в лесной экологии)[1] придавали большое значение представлению о «биоценозе»; этот термин был позднее расширен русскими экологами в «геобиоценоз» (Сукачев, 1944). Таким образом, на границе XIX и XX вв. биологи начали серьезно рассматривать идею единства природы независимо от того, какая среда (пресные воды, море, суша) непосредственно служила объектом их изучения. Для выражения такой холистической точки зрения использовались также другие термины: голоцен (Фридерикс, 1930), биосистема (Тинеманн, 1939), биокосное тело (Вернадский, 1944). Как уже упоминалось в гл. 1, термин *экосистема* используют в основном авторы, пишущие на английском языке, тогда как в литературе на германских и славянских языках пользуется предпочтением термин *биогеоценоз* (или *геобиоценоз*). Некоторые авторы пытались провести различие между двумя терминами, однако с точки зрения задач данной книги их можно рассматривать как синонимы. Термин *экосистема* имеет то большое преимущество, что это короткое слово, которое легко может быть усвоено любым языком!

Экосистема — понятие весьма широкое; его главное значение для экологической теории состоит в том, что оно подчеркивает обязатель-

---

[1] Основная работа Докучаева, переизданная в Москве в 1948 г., — «К учению о зонах природы». Основная работа Морозова — «Учение о лесе».

ное наличие взаимоотношений, взаимозависимости и причинно-следственных связей, иначе говоря, объединения компонентов в функциональное целое. Отсюда следует, что, поскольку части в операциональном смысле неотделимы от целого, экосистема представляет собой наиболее подходящий для применения методов системного анализа уровень биологической организации. Этой теме посвящена гл. 10. Можно выделять и изучать экосистемы разных размеров. Подходящими для изучения объектами могут быть пруд, озеро, лесной участок и даже лабораторная культура (микроэкосистема). Если главные компоненты взаимодействуют и при этом обеспечивается, пусть даже на короткое время, функциональная стабильность, то их совокупность можно рассматривать как экосистему. Временный водоем, например, — это настоящая экосистема с характерными для нее организмами и процессами, хотя ее активное существование ограничено коротким отрезком времени. Практические соображения, касающиеся выделения и классификации экосистем, будут рассмотрены позднее.

Один из самых общих признаков экосистем — наземных, пресноводных или морских, создаваемых человеком или природных, — взаимодействие автотрофных и гетеротрофных компонентов, о чем говорилось в разд. «Определения». Очень часто эти организмы и осуществляемые ими функции в определенной степени разделены в пространстве, располагаясь в виде ярусов, одни над другими: автотрофный метаболизм наиболее интенсивно происходит в верхнем ярусе — «зеленом поясе», т. е. там, где наиболее доступна световая энергия, а гетеротрофный метаболизм преобладает внизу, в почвах и отложениях — «коричневом поясе», в котором накапливается органическое вещество. Функционирование автотрофов и гетеротрофов частично разделено также во времени; использование продукции автотрофных организмов гетеротрофами может происходить с существенной задержкой. Например, в лесной экосистеме фотосинтез превалирует в листовом пологе. Лишь часть продуктов фотосинтеза, часто весьма небольшая, немедленно и непосредственно используется растением и гетеротрофами — фитофагами и паразитами, питающимися листвой и молодой древесиной. Большая часть синтезированного вещества (в форме листьев, древесины и запасных питательных веществ в семенах и корнях) в конце концов попадает в подстилку и почву, образующие вместе четко определенную гетеротрофную систему.

Такое пространственно-временно́е разделение процессов позволяет подразделить потоки энергии на два типа: 1) пастбищный, в котором происходит прямо́е потребление живых растений или их частей, и 2) «детритный», в котором идет накопление и разложение мертвого вещества. Термин «детрит» («продукт распада», от *лат. deterere* — изнашиваться) заимствован из геологии, где им обычно обозначают продукты разрушения горных пород. В этой книге, если специально не оговорен другой смысл, «детритом» называется органическое вещество, включающееся в процесс разложения. Термин «детрит» кажется самым удобным из множества терминов, предлагавшихся для обозначения этого важного звена между живым и неорганическим миром (Одум и де ла Круц, 1963). Об энергетических потоках подробно рассказано в следующей главе, однако читателю полезно уже сейчас ознакомиться с фиг. 21.

Дальнейшее подразделение экосистемы на шесть «компонентов» и шесть «процессов», перечисленных в разд. «Определения», весьма удобно, но эта экологическая классификация в какой-то степени произвольна; в первом случае за основу берется структура, во втором — функция. Хотя для выявления структуры, с одной стороны, и для измерения

интенсивности функций — с другой часто требуются различные методы, конечная цель исследования на любом уровне биологической организации — объяснение взаимосвязи между структурой и функцией. В следующих восьми главах рассматриваются пути решения этой задачи для разных экологических уровней.

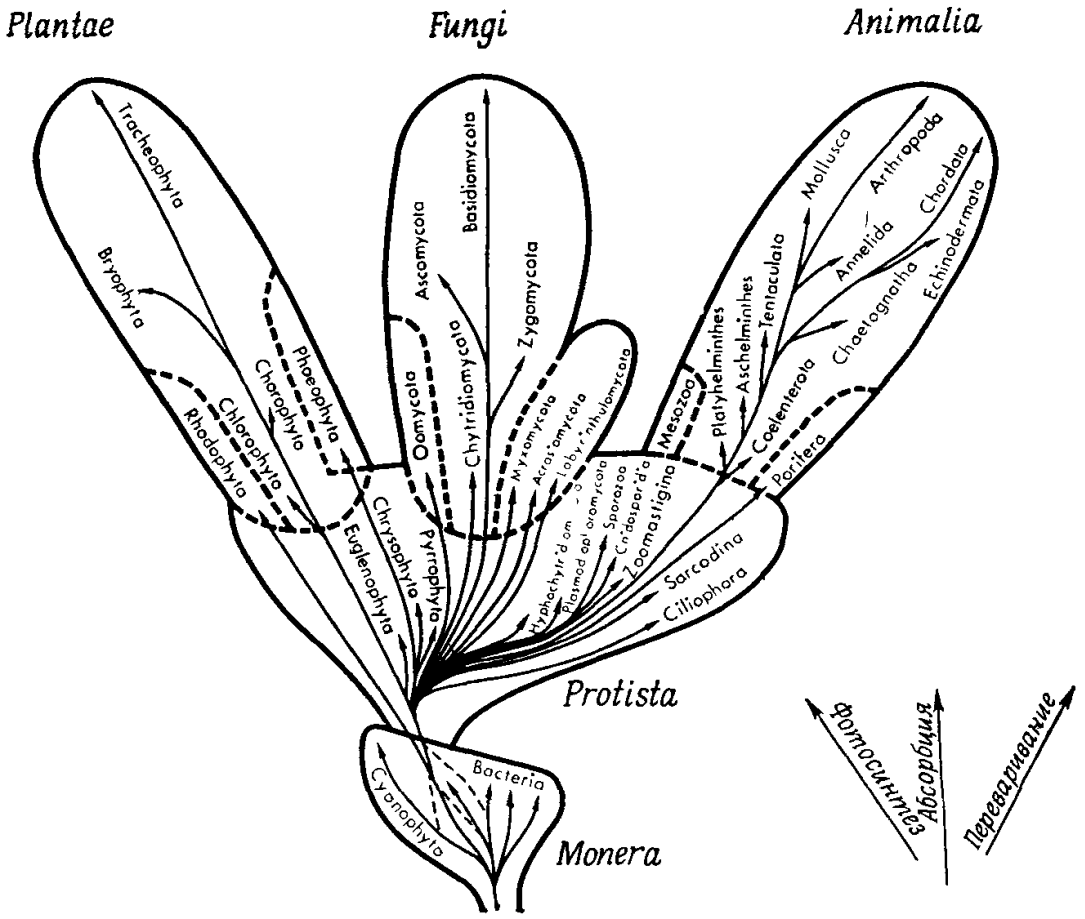
Абиотические компоненты, которые лимитируют и регулируют существование организмов, подробно рассмотрены в гл. 5, а роль организмов в регуляции абиотической среды рассматривается далее в настоящей главе. В качестве общего принципа можно указать, что в операциональном смысле живые и неживые части экосистемы настолько тесно связаны природой в одно целое, что разделить их трудно (отсюда операциональные классификации, в которых не проводится резкого различия между биотическим и абиотическим). Большинство биогенных веществ (C, H, O, N, P и т. д.) и органических соединений (углеводороды, белки, жиры и т. д.) не только встречаются как в организмах, так и вне их, но и образуют непрерывный поток между живым и неживым.

Однако некоторые вещества принадлежат исключительно одному из этих состояний. Так, например, аденозинтрифосфат (АТФ) — вещество, обладающее большим запасом энергии, — встречается только в живых клетках (а вне их его существование бывает очень кратковременным), тогда как гуминовые вещества — устойчивые конечные продукты разложения (см. стр. 43) — никогда не встречаются в клетках, хотя являются обильным и характерным компонентом всех экосистем. Другие важнейшие биологические соединения, например дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК), которая служит генетическим материалом клеток, и хлорофиллы, могут встречаться и вне клеток, но тогда они не функционируют. Как будет показано далее, количественное определение АТФ, гумуса и хлорофилла на единицу площади или объема дает соответственно показатели биомассы, разложения и продукции.

Три живых компонента экосистем (продуценты, фаготрофы и сапротрофы) можно рассматривать как три «функциональных царства природы», так как их разделение основано на типе питания и используемом источнике энергии. Эти экологические категории не следует смешивать с царствами природы, выделяемыми систематиками, хотя, как показано Уиттэкером (1969) (фиг. 3), определенные параллели здесь имеются. На эволюционном древе, составленном Уиттэкером, внизу находятся Monera и Protista, у которых имеются все три типа питания, тогда как три верхние ветви, а именно растения (Plantae), грибы (Fungi) и животные (Animalia), специализированы как «продуценты», «редуценты» и «консументы». Следует еще раз подчеркнуть, что экологическая классификация — это классификация функций, а не видов как таковых.

Некоторые виды организмов занимают в приведенном ряду промежуточное положение, другие способны изменять тип питания в зависимости от условий среды. Разделение гетеротрофов на крупных и мелких консументов хотя и условно, однако оправдано практическими соображениями, поскольку методы изучения тех и других очень сильно различаются.

Гетеротрофные микроорганизмы (бактерии, грибы и т. д.) относительно неподвижны (обычно они заключены в разлагаемую ими среду) и очень мелки при высокой интенсивности метаболизма и скорости оборота. Морфологически они специализированы в меньшей степени, чем в биохимическом отношении, и поэтому при помощи таких прямых методов, как визуальное наблюдение или подсчет численности, их роль в экосистеме установить трудно. Организмы, которые мы называем мак-



Фиг. 3. Система из пяти царств, основанная на трех уровнях организации — прокариотическом (царство Monera), эукариотическом одноклеточном (царство Protista) и эукариотическом многоклеточном и многоядерном (Уиттэкер, 1969).

На каждом уровне существуют различия в отношении трех основных способов питания (фотосинтез, абсорбция и переваривание). Во многих учебниках по биологии и микробиологии перечисляются только четыре царства, так как низшие протисты (Monera) объединяются с высшими в одно царство Protista. На этой схеме эволюционные взаимоотношения значительно упрощены, особенно в группе Protista. Показаны лишь основные эволюционные линии животных; для бактерий они опущены. Coelenterata включают Cnidaria и Ctenophora; Tetraculata включают Bryozoa, Brachiopoda и Phoronida, а в некоторых работах также Entoprocta.

роконсументами, получают необходимую энергию, переваривая органическую материю в виде частиц. Именно они — это «животные» в широком смысле слова. Они развиваются в направлении морфологической адаптации к активному поиску или сбору пищи, что сопровождается развитием сложной нервной сенсорно-двигательной системы, а также высокоорганизованных систем пищеварения, дыхания и кровообращения. В предыдущих изданиях этой книги микроконсументы, или сапротрофы, назывались «агентами разложения», однако последние исследования показали, что в некоторых экосистемах животные играют в процессах разложения органического вещества более важную роль, чем бактерии и грибы (см., например, Иоханнес, 1968). Поэтому, видимо, вернее будет не определять какую-либо одну группу организмов как «агентов разложения («разрушители», «разлагатели», или «редуценты»), а рассматривать «разложение» как процесс, в котором участвует вся биота, а также абиотические процессы. В качестве дополнительной литературы по вопросам, связанным с представлением об экосистеме, можно рекомендовать классический очерк Форбса (1887), работы Тэнсли (1935), Эванса (1956) и Коула (1958). Шульц (1967) и Ван-Дайн (1969) рассматривают концепцию экосистемы с точки зрения управления природными ресурсами, а Стоддард (1965) — с позиций географа.

Примеры

Один из лучших способов начать изучение экологии — исследовать маленький пруд, лужайку или заброшенное поле[1]. Фактически любая площадка, получающая солнечное или искусственное освещение, даже газон, цветочный ящик под окном или лабораторная культура могут сыграть роль «морской свинки» при первоначальном изучении экосистем, лишь бы размеры и биологическое разнообразие были не слишком велики и не затрудняли наблюдения за целым. Иными словами, «практическое», или «лабораторное», изучение экологии не начинают с обширного леса или с океана! Чтобы продемонстрировать возможно больше аспектов экосистем, рассмотрим пять примеров: пруд, луг, водосборный бассейн, лабораторную микроэкосистему и космический корабль.

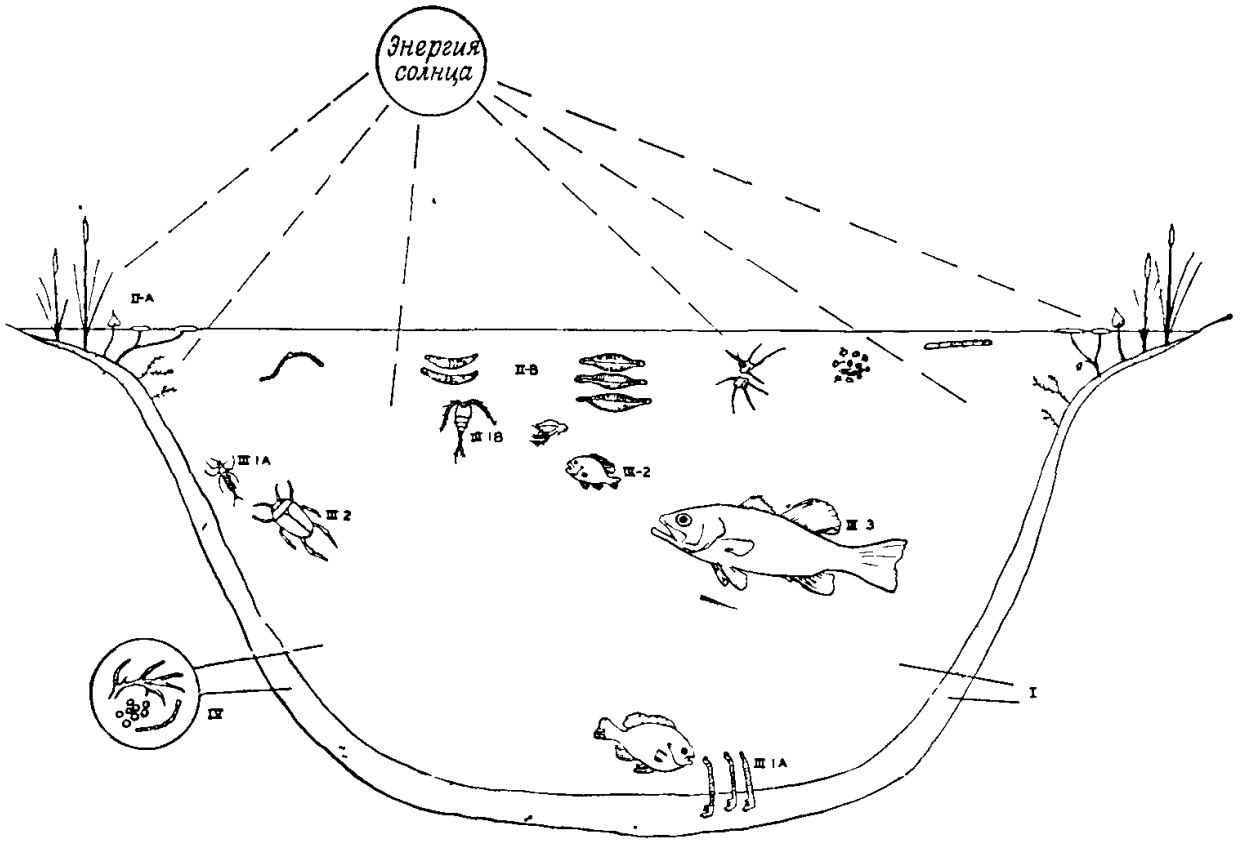
Пруд

Рассмотрим в качестве экосистемы пруд в целом, отложив исследование населяющих его популяций до второй части книги. Неотделимость живых организмов от неживой среды становится здесь очевидной сразу же. Пруд — это не только место, где обитают растения и животные; именно животные и растения делают пруд тем, чем он является. Бутыль, наполненная прудовой водой, или черпак с илом со дна пруда содержат смесь живых организмов и органических и неорганических веществ. Некоторые более крупные животные и растения могут быть извлечены из образца для подсчета и изучения, но мириады мелких живых существ трудно полностью отделить от заключающей их неживой среды, так чтобы не изменились ее свойства. Правда, можно обработать пробу воды или ила в автоклаве, после чего останутся только неживые материалы, но этот продукт уже не будет прудовой водой или почвой и будет иметь совсем иной вид и свойства.

Несмотря на эти осложняющие обстоятельства, экосистему пруда можно представить в виде нескольких основных компонентов, как показано на фиг. 4.

1. Абиотические вещества (фиг. 4, *I*). Это основные органические и неорганические соединения — вода, углекислота, кислород, кальций, азотные и фосфорные соли, аминокислоты, гуминовые кислоты и т. д. Небольшая часть необходимых для жизни элементов питания находится в растворе и непосредственно доступна организмам, но значительно большее количество их заключено в продуктах разрушения (особенно в донных отложениях), а также в самих организмах. По словам Хейса (1951), пруд или озеро — это «не водная масса, содержащая питательные вещества, как можно было бы думать, а равновесная система из воды и твердой фазы, и при обычных условиях почти все питательные вещества находятся в твердом состоянии». Скорость перехода питательных веществ в раствор, поступление солнечной энергии, а также температурные циклы, длина дня и другие климатические режимы — таковы

[1] В этой связи нельзя не напомнить, что более 120 лет назад, в 1852 г., профессор Московского университета, один из основоположников экологии, К. Ф. Рулье писал: «Приляг к лужице, изучи подробно существа — растения и животных, ее населяющих, в постепенном развитии и взаимно непрестанно перекрещивающихся отношениях организации и образа жизни и ты для науки сделаешь несравненно более, нежели многие путешественники... Полагаем задачей, достойной первого из первых ученых обществ... — исследовать три вершка ближайшего к исследователю болота относительно растений и животных в их постепенном взаимном развитии организации и образа жизни посреди определенных условий». — *Прим. ред.*



Фиг. 4. Схематическое изображение экосистемы пруда.

Ее основные элементы: *I* — абнотические вещества (неорганические и органические соединения); *II-A* — продуценты (прикрепленная растительность); *II-B* — продуценты (фитопланктон), *III-1A* — первичные консументы (растительноядные), донные формы, *III-1B* — первичные консументы (растительноядные), зоопланктон; *III-2* — вторичные консументы (хищники); *III-3* — третичные консументы (хищники второго порядка); *IV* — сапротрофы (бактерии и грибы, осуществляющие разложение). Метаболизм системы осуществляется за счет солнечной энергии, а интенсивность метаболизма и относительная стабильность прудовой системы зависят от интенсивности поступления веществ с атмосферными осадками и стоком из водосборного бассейна.

важнейшие процессы, регулирующие интенсивность функционирования экосистемы.

2. Продуценты. В пруду могут быть продуценты двух главных типов: а) укореняющиеся или крупные плавающие растения, обычно обитающие только на мелководье (фиг. 4, *II-A*), и б) мелкие плавающие растения, обычно водоросли, называемые *фитопланктоном* (от греч. *фито* — растение, *планктон* — плавающий) (фиг. 4, *II-B*), которые распространены в толще воды на глубину проникновения света. При изобилии фитопланктона в воде она принимает зеленоватый цвет; в других случаях продуценты не заметны случайному наблюдателю, и неспециалист не подозревает об их присутствии. Тем не менее в больших глубоких прудах и озерах (как и в океане) фитопланктон играет большую роль в обеспечении экосистемы пищей, чем прикрепленные растения.

3. Макроконсументы. К этой группе относятся животные (личинки насекомых, ракообразные, рыбы). Первичные макроконсументы (растительноядные) (фиг. 4, *III-1A, III-1B*) питаются непосредственно живыми растениями или растительными остатками и подразделяются на два типа: *зоопланктон* (животный планктон) и *бентос* (донные формы). Вторичные консументы (плотоядные), такие, как хищные насекомые и хищные рыбы (фиг. 4, *III-2, III-3*), питаются первичными консументами, друг другом или другими вторичными консументами (становясь при этом третичными консументами). Еще один важный тип консументов — *детритофаги,* которые существуют за счет «дождя» органического детрита, падающего вниз из автотрофных ярусов.

4. Сапротрофы (фиг. 4, *IV*). Водные бактерии, жгутиковые и грибы распространены в пруду повсеместно, но особенно они обильны на дне, на границе между водой и илом, где накапливаются мертвые растения и животные. Некоторые бактерии и грибы являются патогенными, т. е. поражают живые организмы, вызывая болезни, но огромное большинство их поселяется на организмах лишь после их смерти. При благоприятных температурных условиях разложение в водной массе идет быстро; мертвые организмы сохраняются недолго и вскоре расчленяются на части, потребляемые животными-детритофагами и микроорганизмами, а содержащиеся в них питательные вещества высвобождаются для нового использования.

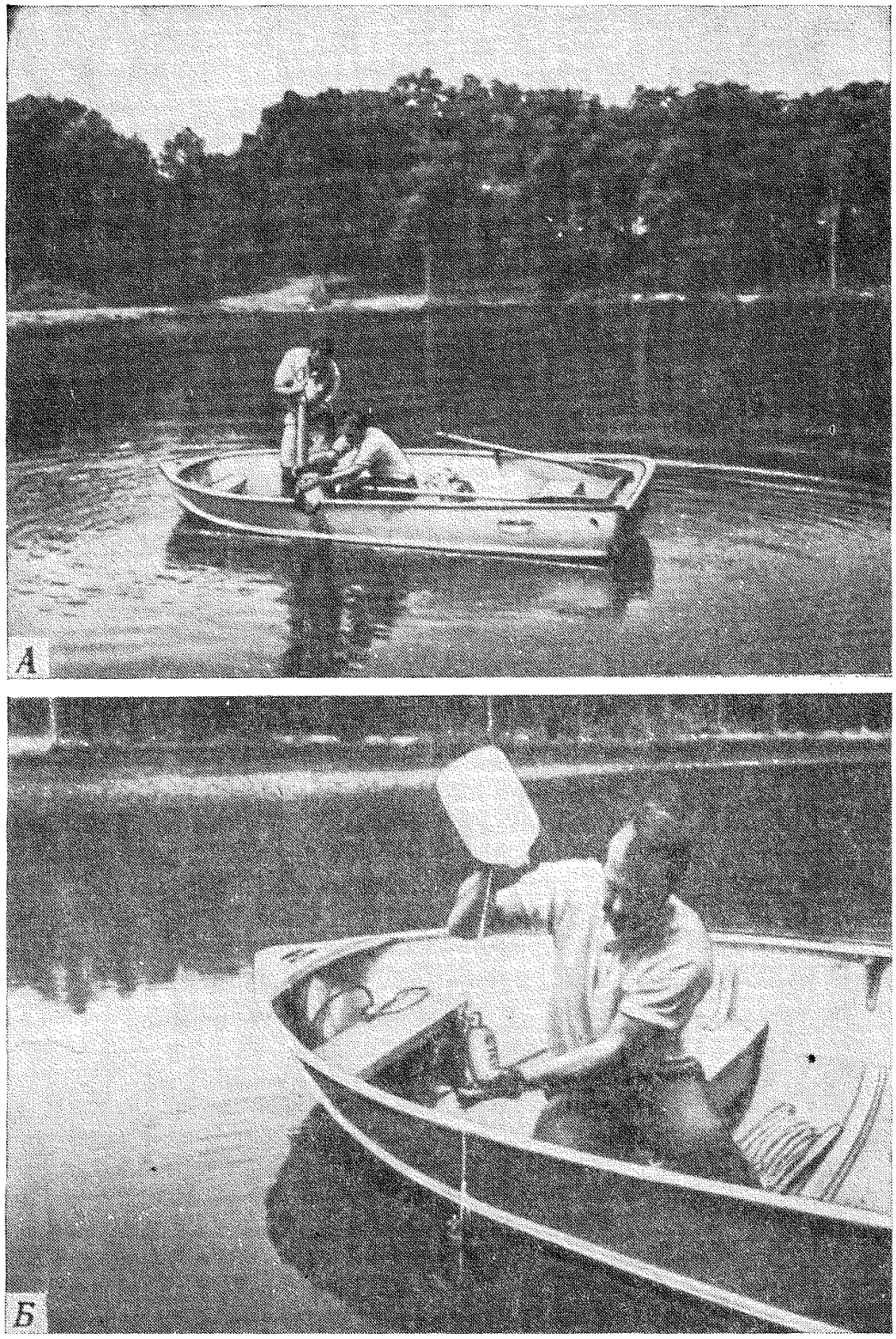
Частичную стратификацию пруда на верхнюю «зону продуцирования» и нижнюю «зону разложения и регенерации питательных элементов» можно иллюстрировать простыми измерениями суммарного суточного метаболизма в пробах воды. Для этой цели может быть использован метод «светлых и темных сосудов», дающий исходную точку для описания потока энергии (один из шести процессов, перечисленных в определении экосистемы). Как показано на фиг. 5, образцы воды с разных глубин берут в попарно связанные бутыли; одна бутыль из пары закрывается черной материей или алюминиевой фольгой, чтобы исключить попадание света. Параллельно берутся пробы воды, в которых с помощью специальных реактивов определяют исходное содержание кислорода на каждой глубине[1]. Затем пары светлых и темных бутылей погружают в пруд таким образом, чтобы пробы оказались на той же глубине, откуда они были взяты. Через 24 ч веревку с бутылями вытаскивают, определяют в каждой пробе содержание кислорода и сравнивают с исходной его концентрацией. Понижение концентрации кислорода в темных бутылях служит показателем дыхания находившихся в пробе продуцентов и консументов, а изменение содержания кислорода в светлых бутылях есть разность между потреблением кислорода при дыхании и его выделением при фотосинтезе, если таковой происходит. Сложение дыхания и чистой продукции или вычитание конечной концентрации кислорода в темной бутыли из концентрации в светлой (если исходная концентрация была в обеих бутылях одинаковой) дает оценку суммарного, или валового, фотосинтеза (продукция пищи) за сутки, так как количество выделяемого кислорода пропорционально продуцируемому сухому веществу.

Данные для гипотетической ситуации, приведенные в табл. 1, показывают, каких результатов можно ожидать в эксперименте с темными и светлыми бутылями в мелком, богатом питательными веществами пруду в теплый солнечный день. В рассматриваемом случае в верхнем слое воды глубиной 2 м[2] фотосинтез превосходит дыхание, на глубине от 2 до 3 м эти процессы уравновешиваются (в светлой бутыли изме-

---

[1] В качестве стандартного метода для измерения содержания кислорода в воде принят метод Винклера. Он включает фиксацию $MnSO_4$, H_2SO_4 и иодистым калием, в результате чего выделяется свободный иод в количестве, пропорциональном содержанию кислорода. Иод титруется тиосульфатом натрия (гипосульфит, применяемый в фотографии), концентрация которого подбирается таким образом, чтобы определять содержание кислорода в мг/л (или г/м^3, или ч. на млн.). В настоящее время разрабатываются методы с использованием кислородных электродов; возможно, они со временем заменят принятые ныне химические методы, особенно в тех случаях, когда требуется непрерывное слежение за уровнем кислорода в воде. Подробнее о методах см. работы, перечисленные в библиографии под заголовком «Американская ассоциация здравоохранения».

[2] Там, где вода чистая, например в больших озерах или в море, фотосинтез отчасти подавляется высокой интенсивностью света у поверхности воды, так что наибольшая интенсивность фотосинтеза обычно наблюдается на глубине более 1 м (см. фиг. 16).



Фиг. 5. Измерение метаболизма пруда методом светлых и темных сосудов
А. Заполнение пары бутылей (светлой и темной) водой, собранной на определенной глубине с помощью водозаборного устройства (цилиндр с резиновыми пробками на обоих концах) *Б.* Погружение пар бутылей на глубины, где были взяты пробы воды. Белый сосуд из пластмассы служит поплавком Подробное объяснение метода см. в тексте. Энергетика этого пруда рассматривается и моделируется в гл 3.

нение равно нулю), а ниже интенсивность освещения недостаточна для фотосинтеза, и здесь идет только дыхание. Освещенность, при которой растения еще способны уравновешивать создание и потребление пищи, называется *компенсационным уровнем* и характеризует функциональную границу между автотрофным (*эвфотическая зона*) и гетеротрофным слоем.

ТАБЛИЦА 1

Суточный метаболизм сообщества в столбе воды 1 м³ в пруду, определенный по изменениям содержания кислорода на разной глубине

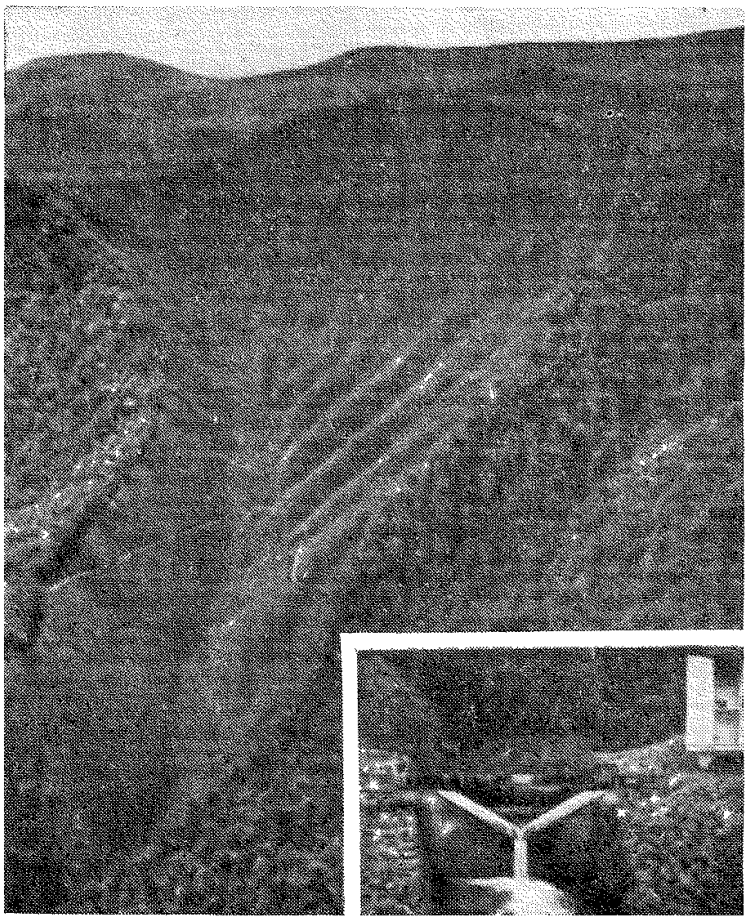
Глубина	Изменения содержания O_2, г/м³		Валовая продукция, г O_2 на 1 м³	Дыхание сообщества, г O_2 на 1 м³
	светлая бутыль	темная бутыль		
До 1 м	+3	—1	4	1
1—2 м	+2	—1	3	1
2—3 м	0	—1	1	1
Придонный слой толщиной 1 м	—3	—3	0	3
Суммарный метаболизм водяного столба, г O_2 на 1 м³ в день	—	—	8	6

Если в экосистеме суточная продукция кислорода составляет примерно 8 г/м³, а продукция превышает дыхание, то это служит показателем благоприятных условий в экосистеме, так как в толще воды производится избыток пищи, который обеспечивает существование донных организмов и жизнедеятельность всех популяций экосистемы в периоды с неблагоприятными условиями освещения и температуры. При загрязнении нашего воображаемого пруда органическим веществом потребление кислорода (дыхание) превысит его выделение и содержание O_2 в воде снизится. Постепенно возникнут анаэробные (бескислородные) условия, при которых рыба и большинство других животных не могут существовать. Чтобы оценить состояние массы воды, мы должны не только измерять концентрацию кислорода, но и определять скорость изменения и баланс продукции и потребления пищи в суточном и годичном цикле. Таким образом, постоянное наблюдение за концентрацией кислорода служит одним из удобных способов «прощупывания пульса» и оценки «здоровья» водной экосистемы. Стандартным методом определения загрязненности служит также определение «биохимического потребления кислорода» (БПК) (гл. 16).

Отбор проб воды в бутылях или других сосудах, например в пластмассовых шарах или цилиндрах, дает, очевидно, ограниченную информацию; «метод светлых и темных сосудов», использованный здесь в качестве иллюстрации, непригоден для оценки метаболизма пруда в целом, так как с его помощью нельзя измерить кислородный обмен населения донных отложений, а также крупных растений и животных. Другие методы будут рассмотрены в гл. 3.

Водосборный бассейн

Хотя биологические компоненты пруда образуют самоподдерживающуюся систему, интенсивность метаболизма и его относительная стабильность в значительной степени определяются потоком солнечной энергии и особенно интенсивностью притока воды и различных веществ с площади водосбора. Если водоем мал или отток воды из него ограничен, в нем нередко происходит накопление веществ. Вызванная человеком эрозия почвы, а также промышленные и коммунальные стоки могут вносить в водоем органические вещества в таких количествах, которые не успевают усвоиться. Быстрое накопление таких веществ может оказать на систему разрушительное действие. Для обозначения органического загрязнения, обусловленного деятельностью человека, используют выражение «культурная эвтрофикация» (обогащение). Следовательно, учитывая *интересы человека, минимальной единицей эко-*



Фиг. 6. Экспериментальный участок водосбора гидрологической лаборатории Ковита в горах на западе Северной Каролины.

На участке водосбора в центре фотографии вырублены все деревья с целью сравнения прихода (атмосферные осадки) и расхода (поверхностный сток) воды с тем, что имеет место на соседних ненарушенных (облесенных) площадях водосбора. На врезке показана V-образная плотина и регистрирующее устройство, измеряющее количество воды, поступающей с каждой площади водосбора.

системы следует считать не один водоем, а всю площадь водосбора. Такая единица как объект регулирования человеком должна поэтому включать на каждый квадратный метр (или акр) площади водоема по крайней мере в 20 раз большую площадь суши[1]. Причины загрязнения вод и способы борьбы с ним не удается обнаружить, если смотреть лишь на воду; наши водные ресурсы страдают из-за плохого хозяйствования на всей площади водосбора, который и должен рассматриваться в качестве хозяйственной единицы. Приведем в качестве примера национальный парк Эверглейдс в южной Флориде. Хотя парк очень велик, он не включает источников пресной воды, расположенных севернее, а без них невозможно сохранить уникальную экологию этого участка. Национальный парк Эверглейдс, таким образом, полностью зависит от мероприятий по мелиорации, сельскому хозяйству и строительству космодрома к северу от него, которые могут приостановить поступление или загрязнить «живую кровь» Эверглейдса.

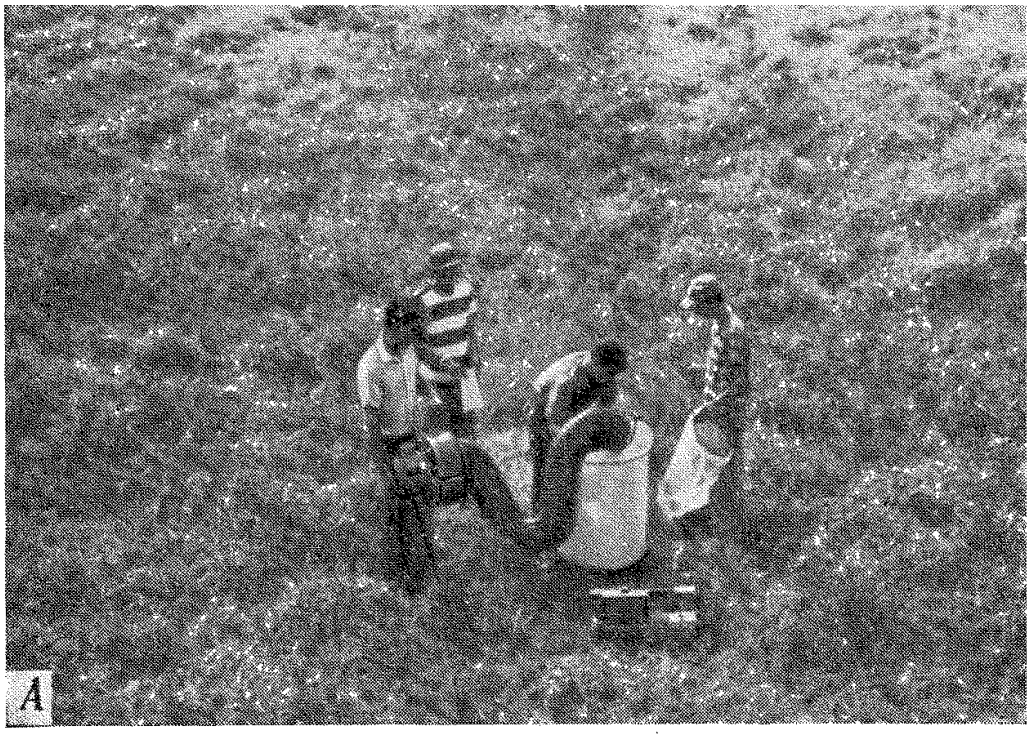
На фиг. 6 изображен бассейн водосбора, оборудованный системами слежения в целях экспериментального изучения.

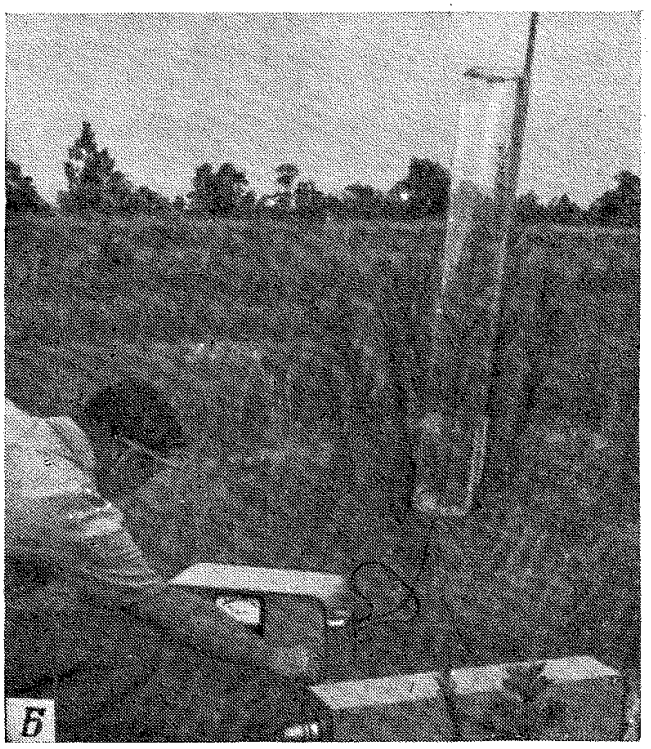
Луг

Подчеркнув зависимость пруда от суши, рассмотрим кратко наземную экосистему. На фиг. 7 показано, как экологи собирают консументов, связанных с растительностью (автотрофным ярусом), а также как «прощупывается пульс» луга. Хотя луг на первый взгляд совершенно непохож на пруд и для их изучения требуются разные средства, оба типа экосистем имеют одну и ту же основную структуру и как экосистемы функционируют одинаковым образом. Конечно, на суше обитают иные виды, чем в воде, но их можно подразделить на такие же экологические группы, что наглядно показано в табл. 2.

---

[1] Отношение водной поверхности к площади водосбора широко варьирует и зависит от атмосферных осадков, геологической структуры и типа подстилающих пород и рельефа.





Фиг. 7. Экосистемы луга и залежи.

А. Экологи используют «вакуумный пылесос» для отбора пробы членистоногих в надземном ярусе злакового сообщества. Организмы, оказавшиеся внутри пластикового цилиндра с открытым концом, засасываются в ловушку. *Б.* Измерение интенсивности фотосинтеза одного из видов растений в экосистеме залежи с помощью инфракрасного газоанализатора, который определяет поглощение двуокиси углерода из воздуха, продуваемого через прозрачную камеру. Закрывая камеру темной материей (или производя наблюдения ночью), можно измерить дыхание растительного сообщества; итоговая интенсивность автотрофного метаболизма может быть определена методом, аналогичным описанному выше методу «светлых и темных сосудов».

Растительность выполняет ту же самую функцию, что и фитопланктон, насекомых и пауков можно сравнить с зоопланктоном, птиц и млекопитающих (а также людей, использующих луг как сенокос или пастбище) можно уподобить рыбам и т. д. Однако водные и наземные сообщества все же различаются относительной величиной некоторых биологических компонентов и, кроме того, разумеется, теми особенно-

стями, которые обусловлены водой как физическим компонентом, определяющим условия существования и, следовательно, адаптивные особенности физиологии и поведения организмов.

Сильно контрастируют водные и наземные экосистемы по размерам зеленых растений. Наземные автотрофы обычно не так многочисленны, но значительно крупнее (больше как размеры особей, так и биомасса, приходящаяся на единицу площади; см. табл. 2). Контраст особенно разителен, если сравнивать океан, где фитопланктон еще мельче, чем в пруду, и лес с его огромными деревьями. Сообщества мелководий прудов, озер и морей, а также болота, луга и пустыни образуют переход между этими двумя крайностями. Фактически всю биосферу можно рассматривать как широкий градиент экосистем с глубоким океаном на одном и высоким лесом на другом полюсе.

Наземные автотрофы используют значительную часть энергии на построение опорных тканей, которые необходимы в связи со значительно меньшей плотностью (и меньшей поддерживающей способностью) воздуха по сравнению с водой. Опорные ткани имеют высокое содержание целлюлозы и лигнина (древесины) и мало используются консументами, а потому на их поддержание требуется мало энергии. В соответствии с этим наземные растения играют большую роль, чем водные, в создании структурной основы экосистемы, а интенсивность их метаболизма в расчете на единицу объема или массы намного ниже, чем у водных растений. Здесь удобно ввести понятие *оборота,* или *обновления,* которое может быть определено как *отношение пропускания к содержанию.* Оборот удобно представлять либо в виде интенсивности, выражаемой дробью, либо в виде «времени оборота», которое представляет собой величину, обратную интенсивности. Будем рассматривать продуктивный поток энергии как «пропускание», а наличную биомассу (вес сухой массы в г/м^2, табл. 2) как «содержание». Если принять, что

ТАБЛИЦА 2

Сравнение плотности и биомассы организмов в водных и наземных экосистемах с сопоставимой умеренной продуктивностью

Экологические компоненты	Открытый пруд			Луг или залежь		
	систематические группы	плотность, число особей на 1 м^2	биомасса, г/м^2	систематические группы	плотность, число особей на 1 м^2	биомасса, г/м^2
Продуценты	Планктонные водоросли	10^8—10^{10}	5,0	Травянистые цветковые	10^2—10^3	500,0
Консументы в автотрофном ярусе	Планктонные рачки и коловратки	10^5—10^7	0,5	Насекомые и пауки	10^2—10^3	1,0
Консументы в гетеротрофном ярусе	Бентосные насекомые, моллюски и ракообразные[1]	10^5—10^6	4,0	Почвенные членистоногие, аннелиды и нематоды[2]	10^5—10^6	4,0
Крупные подвижные консументы (пермеанты)	Рыбы	0,1—0,5	15,0	Птицы и млекопитающие	0,01—0,03	0,3[3] 15,0[4]
Микроорганизмы-консументы (сапрофаги)	Бактерии и грибы	10^{13}—10^{14}	1—10[5]	Бактерии и грибы	10^{14}—10^{15}	10—100,0[6]

1) Животные размером с остракод и крупнее.
2) Животные размером с мелких нематод и почвенных клещей.
3) Только мелкие птицы (воробьиные) и мелкие млекопитающие (грызуны, землеройки и т. д.).
4) 2—3 коровы (или 2—3 других крупных травоядных млекопитающих) на 1 га.
5) Биомасса рассчитана исходя из приближенного равенства: 10^{13} бактерий = 1 г сухого веса.

пруд и луг имеют сравнимые значения интенсивности валового фотосинтеза — около 5 г/м² в день, то скорость оборота для пруда будет равна 5/5, или 1, а время оборота составит 1 день. Для луга скорость оборота будет равна 5/500, или 0,01, а время оборота составит 100 дней. Таким образом, мелкие растения в пруду в период наиболее интенсивного метаболизма могут полностью обновиться за один день, тогда как наземные растения живут значительно дольше и «оборачиваются» гораздо медленнее. Как мы увидим в гл. 4, понятие оборота особенно полезно при изучении обмена питательными веществами между организмами и средой.

Благодаря массивной структуре наземных растений они образуют большое количество стойкого волокнистого детрита (листовой опад, древесные остатки и т. д.), скапливающегося в гетеротрофном ярусе. В фитопланктонной системе, наоборот, «дождь детрита» состоит из мелких частиц, которые легче разлагаются и потребляются мелкими животными. Поэтому следует ожидать, что население сапротрофных микроорганизмов в почве будет более обильным, чем в донных отложениях под открытой водой (табл. 2). Однако, как мы уже подчеркивали, численность и биомасса мелких организмов не обязательно соответствуют их активности; интенсивность метаболизма и оборот грамма бактерий могут в зависимости от условий изменяться во много раз. В противоположность тому, что отмечается для продуцентов и микроконсументов, число и вес макроконсументов в водных и наземных экосистемах более сопоставимы, если системы получают одинаковое количество энергии. Если включить в расчеты крупных наземных пастбищных животных, то численность и биомасса крупных подвижных консументов, или «пермеантов» (номадов), получится в обеих системах почти одинаковой (табл. 2).

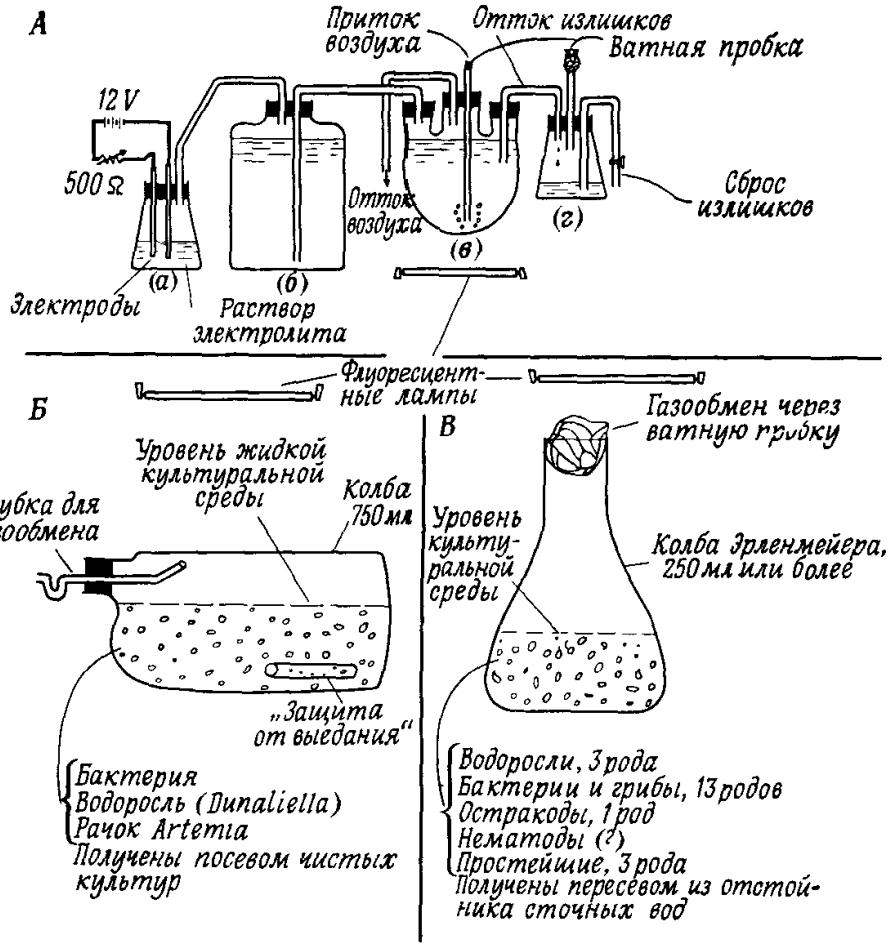
Следует подчеркнуть, что табл. 2 представляет собой лишь опыт построения приближенной модели. Как ни странно, никто до сих пор не провел полного количественного исследования ни одного пруда или луга (или любой другой не лабораторной экосистемы) в описываемом плане! Мы можем делать лишь предположения, основанные на отрывочной информации, полученной на различных объектах. Даже в простейших естественных экосистемах число и разнообразие организмов и сложность переплетения связей обескураживают исследователя. Как и следует ожидать, больше известно о крупных организмах (деревья, птицы, рыбы и т. д.), чем о мелких, изучение которых требует применения особых, часто технически весьма сложных методов. Точно так же проведено множество измерений температуры, осадков и других «макрофакторов», но мало что известно о микроэлементах, витаминах, детрите, антибиотиках и других «микрофакторах», трудных для учета, но имеющих тем не менее огромное значение для поддержания экологического равновесия. Совершенствование техники исследований требует от нового поколения экологов усиления активности в этих малоизученных направлениях, ибо более глубокое познание природы стимулируется ныне не одним лишь любопытством; невежество в вопросах поддержания *равновесия в экосистемах становится угрозой самому существованию* человека.

И в водных, и в наземных экосистемах значительная часть солнечной энергии тратится на испарение воды и лишь небольшая ее часть, обычно не более 5%, фиксируется в процессе фотосинтеза. Однако роль, которую это испарение играет в передвижении питательных веществ и в поддержании температурного режима, в обеих экосистемах различна. Эти различия будут рассмотрены в гл. 3 и 4 (см. также интересное теоретическое рассмотрение особенностей наземных и водных экосистем

у Смита, 1959). Упомянем лишь, что на каждый грамм CO_2, усвоенной луговой или лесной экосистемой, должно быть извлечено из почвы, поднято по тканям растений и транспирировано (транспирация — испарение с поверхности растений) не менее 100 г воды. Продуцирование вещества фитопланктоном или другими погруженными в воду растениями не требует таких больших затрат воды. Это опять возвращает нас к минимальной единице экосистемы — водосборному бассейну, охватывающему наземные и водные сообщества вместе с человеком и результатами его деятельности; все это функционирует как одна система. Биогидрография (изучение воды в ее отношении к организмам) водосборных бассейнов становится, таким образом, предметом первостепенной важности. Поэтому в дополнение к Международной биологической программе, которая имела своей задачей изучение среды обитания человека вообще, были организованы работы по плану Международной гидрологической декады, задача которых — систематический сбор информации о воде и ее передвижении в биосфере.

Микроэкосистема

Поскольку обычные экосистемы сложны, их трудно выделять и часто трудно изучать с помощью традиционного научного приема «опыта и контроля», и многие экологи обращаются к лабораторным и полевым микроэкосистемам, которые имеют четкие границы, легко воспроизводимы и удобны для экспериментов. На фиг. 8 и 9 показано несколько типов систем, используемых для проверки экологических принципов. Эго могут быть самые разные системы — от замкнутых микрокосмов, требующих лишь световой энергии (как бы миниатюрные биосферы), до группировок, развивающихся в хемостатах и турбидостатах различных типов с регулируемым притоком и оттоком питательных веществ и организмов. Если основываться на биологических компонентах, то можно выделить два типа экосистем: 1) микроэкосистемы, взятые непосредственно из природы путем засева культуральной среды пробами из различных природных местообитаний, и 2) системы, созданные путем сочетания видов, выращенных в аксенных (свободных от других организмов), или чистых, культурах. Системы первого типа — это в сущности «упрощение» природы, сводящее ее к тем организмам, которые могут существовать в условиях данного помещения, субстрата и условий температуры и освещения, создаваемых экспериментатором. Такие системы обычно создаются с целью моделирования какой-то определенной природной ситуации. Как и в полевой обстановке, исследователь путем наблюдений легко может установить, какие главные биотические компоненты (например, водоросли и беспозвоночные) имеются в наличии, но точный состав, особенно с учетом бактерий, установить трудно (см. работу Гордена и др., 1969). Использованию в экологии подобных систем положили начало работы Г. Одума и его учеников (Г. Одум, Хоскинс, 1957; Бейерс, 1963). При втором подходе путем подбора первоначально изолированных и тщательно изученных компонентов создаются вполне определенные системы. Получаемые культуры часто называют «гнотобиотическими» (см. об этом термине у Догерти, 1959), поскольку здесь точно известен состав организмов и даже то, присутствуют или отсутствуют бактерии. Гнотобиотические культуры прежде использовались главным образом для изучения питания, биохимии и других аспектов жизни отдельных видов и чистых линий или для исследования взаимоотношений двух видов (гл. 7); однако в последнее время экологи начали экспериментировать с более сложными «полиаксеническими»



Фиг. 8. Три типа лабораторных микроэкосистем.

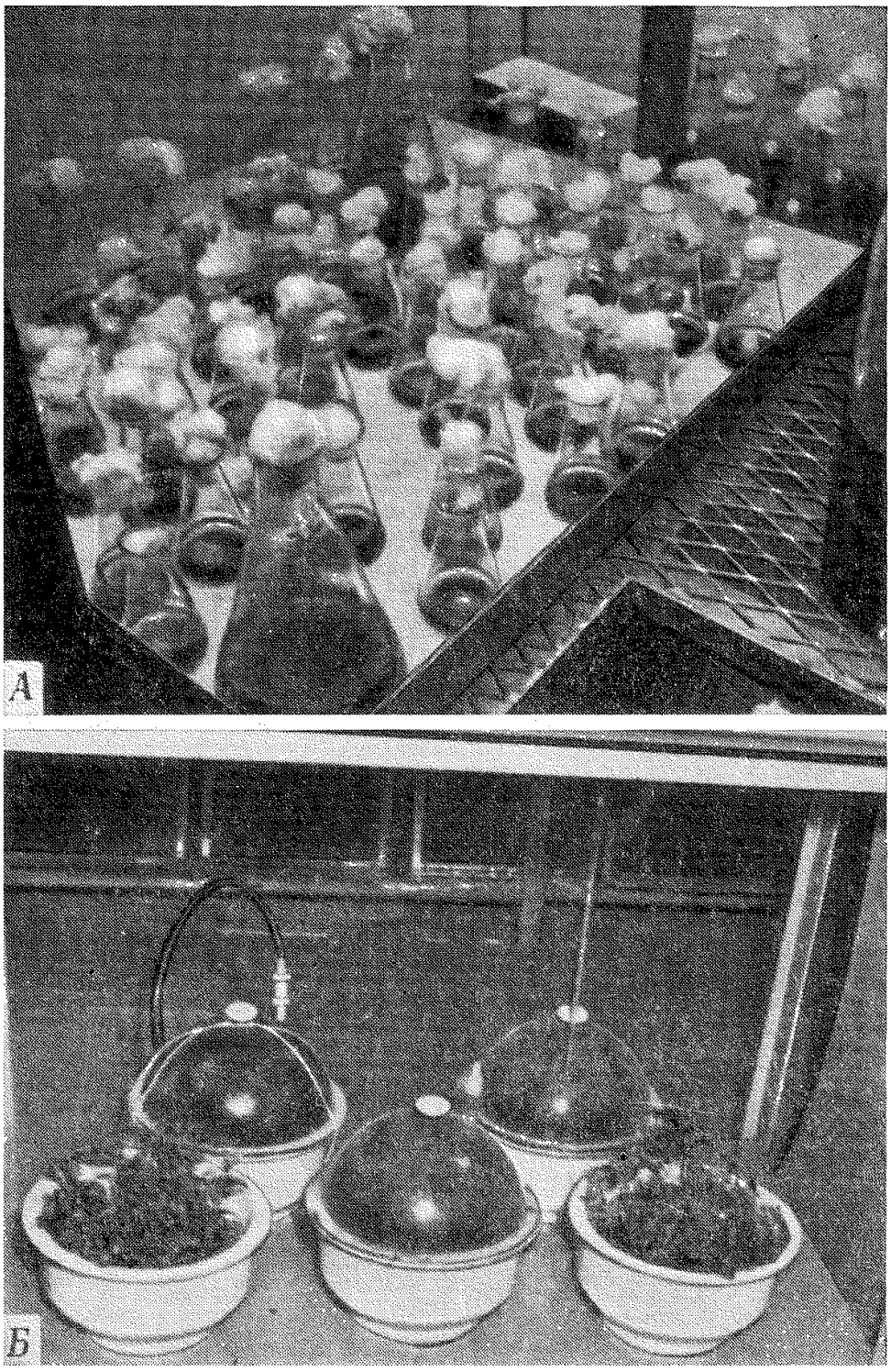
А. Простой, недорогой хемостат, в котором поток питательной среды (*б*) через камеру с культурой (*в*) в сосуд для излишков (*г*) регулируется изменениями электрического тока, подаваемого в электролизный насос (*а*). В турбидостате регулирование устойчивого состояния достигается с помощью измерительного элемента внутри культивируемого сообщества, который реагирует на плотность (мутность) организмов (внутренняя регуляция — в противоположность внешней регуляции хемостата по принципу «постоянного входа») (Карпентер, 1969). *Б.* Гнотобиотический, или «ограниченный», микрокосм, содержащий три вида из аксенической (чистой) культуры. Трубка служит для водорослей местом, где они могут размножаться без риска быть съеденными рачками (таким образом, как полагают, устраняется «перевыпас» рачков на водорослях) (Никсон, 1969). *В.* Микроэкосистема, полученная из естественной экосистемы путем многократного пересева (Бейерс, 1963). Система *А* «открытая», системы *Б* и *В* «закрытые», не считая поступления световой энергии и газообмена с атмосферой. Равновесие в закрытых системах, если оно достигается, обеспечивается регуляцией сообществом круговорота питательных веществ, а не механическими регулирующими устройствами (как в хемостате и турбидостате).

культурами в поисках путей построения самоподдерживающихся экосистем (Никсон, 1969; Тауб, 1969).

Эти два противоположных подхода к созданию лабораторных микроэкосистем фактически параллельны двум давно существующим подходам экологов к изучению озер и других больших систем в природе. Так, например, в своем опубликованном в 1964 г. очерке «Новый опыт рассмотрения озерного микромира» выдающийся американский эколог Дж. Э. Хатчинсон пишет о работе Берджа (1915), посвященной тепловому балансу озер, как о первом проявлении *холистического* (от *греч. холос* — целый), или целостного, подхода, при котором озеро рассматривается как «черный ящик»[1]. Хатчинсон противопоставляет этот подход *мерологическому* (от *греч. мерос* — часть) подходу С. Форбса (1887), согласно которому «мы рассуждаем о частях системы и пытаемся построить из них целое».

В связи с этим два слова о распространенном заблуждении касательно «равновесия» в аквариуме с рыбами. Вполне возможно достиг-

[1] Черный ящик можно определить как любой объект, функция которого может быть описана без выяснения внутреннего содержания.



Фиг. 9. Лабораторные микроэкосистемы.

А. Водные микроэкосистемы, полученные из природных (см. фиг. 8, *В*). В больших колбах — «климаксные» системы, которые поддерживают свое существование в течение неопределенно долгого времени, получая извне лишь свет и осуществляя газообмен с окружающей средой (через ватную пробку). Когда образцы, взятые из равновесных систем, переносят на новую культуральную среду (маленькие колбы), системы проходят период экологической сукцессии, или развития, которое имитирует развитие экосистемы в природе (гл. 9). Микроэкосистемы, показанные на снимке, были подвергнуты воздействию гамма-излучения с целью сравнить действие критических условий на «молодые» и «зрелые» системы. *Б.* Наземные микроэкосистемы в пластмассовых эксикаторах с прозрачными крышками. Здесь показаны травянистые сообщества приземного яруса леса, содержащиеся при низкой интенсивности света, характерной для этой растительности и связанных с ней мелких организмов.

нуть в аквариуме приблизительного равновесия в отношении газового и пищевого режима при условии, что в нем мало рыб, а воды и растений много. Еще в 1857 г. Дж. Уорингтон «установил это удивительное и восхитительное равновесие между животным и растительным царствами» в аквариуме объемом 12 галлонов (54,6 л), поселив в нем не-

сколько золотых рыбок, улиток и большое количество растений валлиснерии, а также, можем мы добавить, связанных с этими организмами разнообразных микрооргаиизмов. Он правильно оценил не только взаимодействие рыб и растеиий, но и значение детритоядных улиток «для разложения остатков растений и слизи», в результате чего «то, что могло бы действовать как ядовитое начало, превращается в плодородную среду для роста растений». Большинство попыток любителей добиться равновесия в аквариуме оканчивается неудачей из-за того, что для наличного количества ресурсов в аквариум помещают слишком много рыб (диагноз: элементарный случай перенаселения!). В табл. 2 показано, что для полного самообеспечения рыбе среднего размера требуется много кубических метров воды и организмов, служащих пищей. Поскольку аквариумы обычно держат дома, в школах, на работе ради «наблюдения за рыбами», помещая большое число рыб в малом пространстве, необходимо дополнительное питание, аэрация и периодическая очистка аквариума. Иными словами, аквариумисты-любители должны забыть об экологическом равновесии и предоставить экологам заниматься самоподдерживающимися микрокосмами. Вот удобный момент напомнить самим себе, что таким большим существам, как рыбы и люди, нужно больше места, чем можно было бы предполагать!

Обширные искусственные бассейны для водных экосистем (Г. Одум и др., 1963) и различные вместилища для наземных сообществ (как, например, те, что показаны на фиг. 7) служат примером все более часто используемых экспериментальных систем, переходных между лабораторными культурами и миром реальной природы. В следующих нескольких главах мы будем иметь достаточно случаев показать, как исследования микроэкосистем помогают в разработке и уточнеиии основных экологических принципов. Обзор «микросистемного подхода в биологии экосистем», рассмотрение «противоречия равновесного аквариума» и полезный список литературы содержит работа Бейерса (1964).

Космический корабль как экосистема

Возможно, лучший способ представить себе экосистему — это задуматься о космическом путешествии, так как человек, покидая биосферу, должен взять с собой четко ограниченную закрытую среду, которая обеспечивала бы все его жизненные потребности, используя солнечный свет в качестве источника энергии, поступающей из окружающей, крайне враждебной космической среды. Для путешествий, длящихся несколько недель, например на Луну и обратно, человеку не нужно брать в полет полностью самоподдерживающуюся экосистему, так как пищу и кислород можно запасти, а углекислота и другие отходы могут быть на короткое время изолированы или обезврежены. Для более длительных путешествий, например на планеты Солнечной системы, человек должен вписать себя в конструкцию более замкнутого, или восстанавливающего внутреннюю среду, космического устройства. Такое самоподдерживающееся устройство должно включать не только необходимые для жизни абиотические вещества и средства для их многократного использования; в нем должны осуществляться сбалансированные процессы продуцироваиия, потребления и разложения — организмами или их искусственными заместителями. Самоподдерживающийся космический корабль — это настоящая микроэкосистема, включающая человека. Интересно, что те же два подхода, о которых упоминалось в предыдущем разделе, а именно «холистический» и «мерологический», применяются в поисках «минимальной экосистемы для человека в космосе». В настоящее время неизвестно, насколько можно «сузить»

природу для данной цели, и сведения на этот счет крайне противоречивы. Попытки создать восстанавливающиеся системы поддержания жизни в космическом путешествии и их отношение к проблеме продолжения нашего существования на большом «земном космическом корабле» подробно рассматриваются в гл. 20.

2. БИОЛОГИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ ХИМИЧЕСКОЙ СРЕДЫ

Определения

Отдельные организмы не только приспособлены к физической среде, но своим совместным действием в рамках экосистемы приспосабливают геохимическую среду к своим биологическим потребностям.

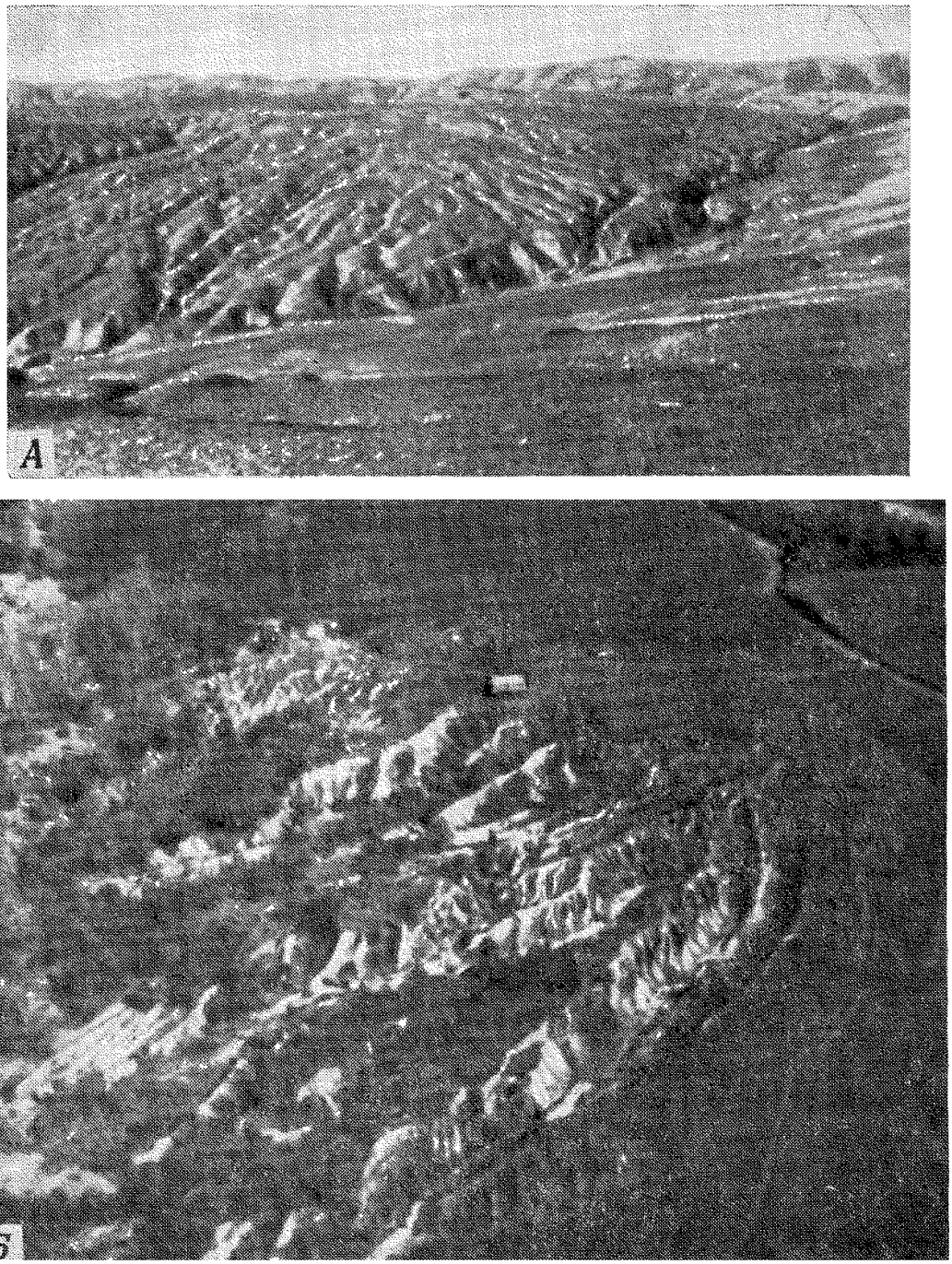
Объяснения

Хотя каждый знает, что абиотическая среда («физические факторы») контролирует жизнедеятельность организмов, не всегда осознают, что организмы различными способами в свою очередь влияют на абиотическую среду и контролируют ее. Организмы постоянно производят физические и химические изменения инертных веществ, поставляя в среду новые вещества и источники энергии. Химический состав моря и его донных «илов» в значительной степени определяется деятельностью организмов. Растения, обитающие на песчаной дюне, создают почву, совершенно отличную от первоначального субстрата. Коралловые острова южной части Тихого океана — яркий пример того, как организмы влияют на свою абиотическую среду. Из простых исходных веществ, содержащихся в море, в результате деятельности животных (кораллов и др.) и растений построены целые острова. Сам состав нашей атмосферы регулируется организмами, как будет подробно показано в следующем разделе.

Разумеется, человек больше, чем любой другой вид, стремится изменить физическую среду ради удовлетворения своих непосредственных нужд, однако, делая это, он все более нарушает и даже разрушает биологические компоненты, которые необходимы для его собственного существоваиия. Поскольку человек является гетеротрофом и фаготрофом, он должен составлять концевые звенья сложных пищевых цепей; его зависимость от природной среды будет сохраняться, как бы ни усложнялась создаваемая им техника. Большие города до сих пор лишь паразиты биосферы, если рассматривать их с точки зрения того, что удачно названо «жизненными ресурсами» (вода, воздух, пища). Чем больше город, тем большего он требует от окружающей местности и тем больше опасность нанесения вреда «хозяину» — природной среде. До настоящего времени человек был слишком занят «покорением» природы и поэтому мало задумывался над урегулированием конфликтов, вызываемых его двойственной ролью распорядителя и обитателя экосистемы. Как мы надеемся показать в этой книге, экологические принципы обеспечивают реальную возможность поставить «погоню за счастьем», являющуюся целью нашего общества, не на количественную, а на качественную основу.

Примеры

Одна из классических работ, которые должны считаться «обязательными» в списке рекомендуемой литературы для каждого, кто изучает экологию, — это опубликованная в 1958 г. обзорно-теоретическая



Фиг. 10. Примеры упадка экосистем в результате деятельности человека.
А. Медный бассейн в Копперхилле (Теннесси) показывает, как выглядит земля, лишенная жизни. Эту территорию когда-то покрывал роскошный лес; затем вся растительность была уничтожена дымом плавильных печей. Хотя при современных методах обработки руды дым не образуется, растительность до сих пор не восстановилась. *Б.* Некогда плодородные земли, уничтоженные эрозией почвы (Миссисипи). Результат — брошенные дома, разоренные люди.

работа «Биологический контроль химических факторов среды» Альфреда Редфилда. Редфилд собрал данные, показывающие, что кислород воздуха и нитраты, содержащиеся в морской воде, образованы благодаря жизнедеятельности организмов и в значительной степени контролируются ею и, далее, что количество этих жизненно важных веществ в море определяется биологическим круговоротом фосфора. Эта система настолько слаженно и изящно организована, что все, что создал инженерный гений человека, до сих пор не идет в сравнение с ней. Некоторое представление о том, как она работает, будет дано в следующем разделе этой главы и в гл. 4. Если оценки Редфилда справедливы, то океан следует всегда рассматривать как великого покровителя и защит-

ника биосферы, а не просто как объект неограниченной эксплуатации. Так, эвтрофикация и загрязнение океана в отчаянном стремлении прокормить и обеспечить перенаселенную Землю могут легко привести к катастрофическим изменениям состава атмосферы и мирового климата.

Меднорудные залежи в Копперхилле (шт. Теннесси) и территория к востоку от Батта в штате Монтана служат впечатляющим примером последствий уничтожения живых организмов. Дым медеплавильных печей погубил вокруг на большой площади всю растительность. В результате почва была разрушена эрозией и осталась живописная пустыня, показанная на фиг. 10, *А*. Хотя современные методы плавки исключают образование дыма, растительность так и не смогла восстановиться; потерпели в основном неудачу и попытки искусственного облесения. Территория еще непригодна для того, чтобы растения могли успешно закрепиться и начался восстановительный процесс. Никто не может сказать, сколько времени потребуется, чтобы под влиянием естественных факторов вновь возникла почва и восстановился лес, но ясно, что этого не произойдет ни при вашей жизни, ни при жизни ваших детей. В порядке общего образования каждому следовало бы посетить Копперхилл или побывать там, где производились открытые горные разработки или произошла сильная эрозия почвы (фиг. 10, *Б*), и поинтересоваться: сколько будет стоить повторное освоение этих бездумно загубленных земель?

3. ПРОДУЦИРОВАНИЕ И РАЗЛОЖЕНИЕ В ПРИРОДЕ

Определения

«Каждый год фотосинтезирующими организмами на Земле создается около 10^{17} г (100 млрд. т) органического вещества. За этот же промежуток времени приблизительно такое же количество живого вещества окисляется, превращаясь в CO_2 и H_2O в результате дыхания организмов. *Однако этот баланс не точен»* (Валлентайн, 1962). В течение большей части геологического времени (с начала кембрия, 600 млн. лет назад) очень небольшая, но заметная часть продуцируемого органического вещества не расходовалась на дыхание и не разлагалась, а фоссилизировалась, так что образовывались отложения (хотя в геологической истории бывали периоды, когда баланс сдвигался в обратную сторону). В результате такого преобладания органического синтеза, при котором освобождается газообразный кислород и удаляется из воздуха и воды CO_2, по сравнению с дыханием, при котором происходит обратное, в атмосфере постепенно накопился кислород, концентрация которого в настоящее время весьма высока; это в свою очередь сделало возможной эволюцию и существование высших форм жизни. Около 300 млн. лет назад отмечался особенно большой избыток органической продукции, что привело к образованию ископаемых горючих веществ, за счет которых человек смог совершить промышленную революцию. За последние 60 млн. лет выработалось флуктуирующее устойчивое состояние для отношения CO_2 и O_2 в атмосфере, обусловленное сдвигами в органическом балансе, колебаниями вулканической активности, выветривания горных пород, осадкообразования и поступления солнечной энергии. С колебаниями содержания CO_2 в атмосфере связаны (и, повидимому, вызываются ими) периоды потепления и похолодания климата. В течение последних 50 лет существенное влияние на состав атмосферы оказала сельскохозяйственная и промышленная деятельность человека — концентрация CO_2 в атмосфере повысилась по крайней мере на 13% (Пласс, 1959).

Объяснения

Каким образом хлорофиллсодержащие растения производят углеводы, белки, жиры и другие сложные вещества, до сих пор известно не до конца. Однако упрощенная формула фотосинтеза входит в программу самого первоначального изучения биологии. В словесной форме ее можно записать примерно таким образом:

$$[\text{Углекислота}] + [\text{Вода}] + \left[\begin{array}{c}\text{Энергия света в присутствии систем ферментов, связанных с хлорофиллом}\end{array}\right] = [\text{Глюкоза}] + [\text{Кислород}].$$

С химической точки зрения процесс фотосинтеза включает запасание части энергии солнечного света в виде потенциальной, или «связанной», энергии пищи. Поскольку при этом происходят окислительно-восстановительные реакции и поскольку в природе встречается два типа фотосинтеза, обобщенное уравнение можно записать следующим образом:

$$CO_2 + 2H_2A \xrightarrow{\text{Свет}} (CH_2O) + H_2O + 2A;$$

окисление описывается формулой

$$2H_2A \longrightarrow 4H + 2A,$$

а восстановление — формулой

$$4H + CO_2 \longrightarrow (CH_2O) + H_2O.$$

У зеленых растений (водорослей, высших растений) A — это кислород; вода окисляется с высвобождением газообразного кислорода, а двуокись углерода восстанавливается до углеводов (CH_2O) с высвобождением воды. При бактериальном фотосинтезе H_2A («восстановитель») — не вода, а либо неорганическое сернистое соединение, например сероводород (H_2S), как у зеленых и пурпурных серобактерий (Chlorobacteriaceae и Thiorhodaceae), либо органическое вещество, как у пурпурных и коричневых несерных бактерий (Athiorhodaceae). Поэтому при бактериальном фотосинтезе кислород не выделяется.

Фотосинтезирующие бактерии — преимущественно водные организмы (морские и пресноводные); в большинстве случаев они играют незначительную роль в продуцировании органического вещества. Одиако они способны функционировать в условиях, в общем неблагоприятных для существования зеленых растений, и поэтому играют определенную роль в круговороте некоторых элементов в водных отложениях. Зеленые и пурпурные серные бактерии, например, имеют важное значение в круговороте серы (см. фиг. 35). Они — облигатные анаэробы (способны к жизнедеятельности только в отсутствие кислорода) и встречаются в зонах перехода между окислительными и восстановительными поясами донных отложений или водной толщи, там, где имеется свет низкой интеисивности. Наблюдать эти бактерии часто можно в илистых отложениях литорали, где они образуют отчетливый розовый или пурпурный слой иепосредственно под верхним слоем зеленых водорослей, обитающих в иле (иными словами, у самой верхней границы анаэробного, или восстаиовительного, слоя, куда проникает свет). При исследовании японских озер (Такахаси, Ишимура, 1968) было рассчитано, что на долю фотосинтезирующих серобактерий приходится в большинстве случаев всего 3—6% суммарной годовой продукции фотосинтеза, но в загнивающих водоемах, богатых H_2S, эта доля повышается до 25% годо-

вого фотосинтеза. Несерные фотосинтезирующие бактерии обычно являются факультативными анаэробами (способны функционировать и в присутствии, и в отсутствие кислорода). Они могут также вести себя как гетеротрофы в отсутствие света, подобно многим водорослям. Бактериальный фотосинтез поэтому может быть полезен в загрязненных и эвтрофизированных водах, в связи с чем он интенсивно изучается, однако он не может заменить «нормального» фотосинтеза с выделением кислорода, от которого зависит вся жизнь на Земле. Подробнее о фотосинтезирующих бактериях см. работу Пфеннига (1967).

Другую интересную группу, известную как *хемосинтезирующие бактерии,* часто рассматривают как «продуцентов» (хемоавтотрофов), однако с точки зрения их роли в экосистемах это группа, переходная между автотрофами и гетеротрофами. Хемосинтезирующие бактерии получают энергию, необходимую для включения двуокиси углерода в состав компонентов клетки, не за счет фотосинтеза, а за счет химического окислеиия таких простых неорганических соединений, как аммоний (окисляется в нитрит), нитрит (в нитрат), сульфид (в серу), закись железа (в окись). Они могут расти в темноте, но большинство нуждается в кислороде. Представители этой группы — серная бактерия *Beggiatoa,* встречающаяся в изобилии в серных источниках, и различные азотиые бактерии, играющие важную роль в круговороте азота (гл. 4, разд. 1). Одна из уникальных групп хемосинтезирующих бактерий — водородные бактерии — серьезно рассматривается как возможный компонент систем поддержания жизни в космических кораблях, так как они могут очень эффективно удалять углекислоту из атмосферы корабля (см. гл. 20, разд. 1). Благодаря способиости существовать в темноте (в почве и донных отложениях) хемосинтезирующие бактерии не только играют роль в извлечении минеральных питательных веществ, но, как показал русский гидробиолог И. Т. Сорокин (1966), осваивают энергию, которая иначе была бы потеряна для животных.

Процесс производства пищи путем фотосинтеза часто называют «работой зеленых растеиий». Как теперь полагают, синтез аминокислот, белков и других жизненно важных веществ происходит одновременно с синтезом углеводов (глюкозы) и основывается на тех же главных реакциях. Часть синтезируемой пищи используется, разумеется, самими продуцентами. Излишек, равио как и протоплазма продуцентов, используется затем консументами или, как отмечалось, частично накапливается или переносится в другие системы. Динамика «продуцирования» будет подробно рассмотрена в гл. 3.

Большинство высших (архегониальных) растений и многие водоросли используют только простые неорганические питательные вещества и, следовательно, являются полностью автотрофными. Некоторые виды водорослей, однако, нуждаются в каком-либо одном сложном органическом «ростовом веществе», которое они сами не способны синтезировать, а другие виды нуждаются в двух, трех или многих ростовых веществах такого рода; следовательно, все они являются частичными гетеротрофами (см. работы Провасоли, 1958 и 1966; Гутнера и Провасоли, 1964; Левина, 1963). Для «страны полуночного солнца» (северной Швеции) Роде (1955) получил данные, показывающие, что в течение лета фитопланктонные организмы в озерах ведут себя как продуценты, а в течение долгой зимней «иочи», длящейся несколько месяцев, они утилизируют органическое вещество, т. е. ведут себя как консументы.

Теперь обратимся к дыханию — гетеротрофному процессу, который в биосфере в целом приблизительно уравновешивает автотрофное накопление вещества. Дыхание в целом мы рассматриваем как «высвобождающее эиергию биологическое окисление». Однако важно выделить

несколько частных типов дыхания (которые приблизительно соответствуют типам фотосинтеза).

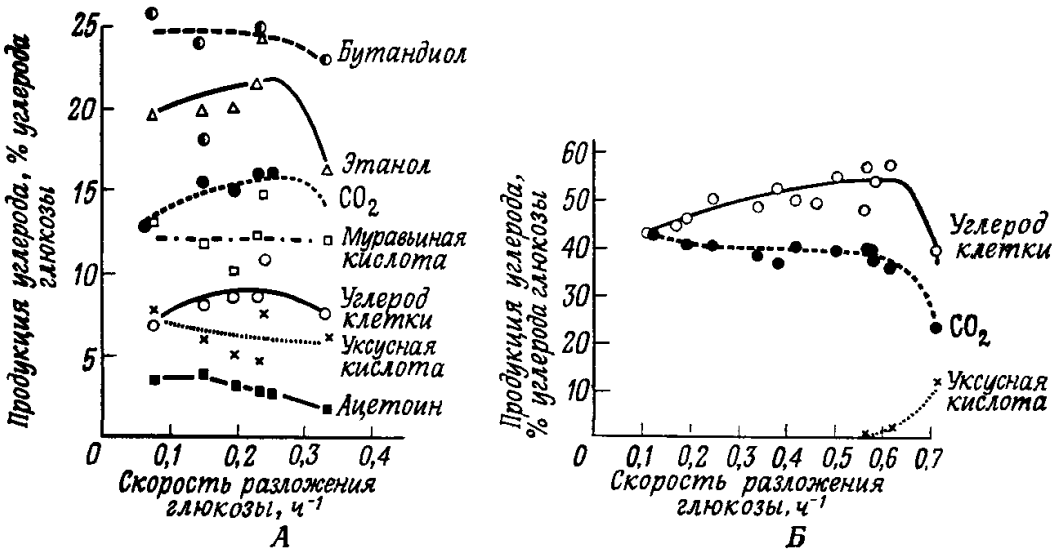
1. Аэробное дыхание — окислителем является газообразный (молекулярный) кислород, присоединяющий водород.

2. Анаэробное дыхание — идет без участия газообразного кислорода. Акцепторами электронов (окислителями) служат иные, нежели кислород, неорганические вещества.

3. Брожение — также анаэробный процесс, но акцептором электронов (окислителем) служит органическое вещество.

Аэробное дыхание — процесс, обратный «нормальному» фотосинтезу (см. словесную формулу фотосинтеза, приведенную выше). С помощью этого процесса все высшие растения и животные, а также большинство бактерий и простейших получают энергию для поддержания жизнедеятельности и построения клеток. В итоге завершенного дыхания образуются CO_2, H_2O и вещества клетки, однако процесс может идти не до конца и в результате такого незавершенного дыхания образуются органические вещества, еще содержащие некоторое количество энергии, которая может быть в дальнейшем использована другими организмами.

Бескислородное дыхание служит основой жизнедеятельности главным образом у сапрофагов (бактерии, дрожжи, плесневые грибы, простейшие), хотя как звено метаболизма оно может встречаться и в некоторых тканях высших животных. Хороший пример облигатных анаэробов — метановые бактерии, которые разрушают органические соединения с образованием метана (CH_4) путем восстановления либо органического углерода, либо углерода карбонатов (таким образом, дыхание у них может происходить по типам 2 и 3). Газ метан, часто именуемый болотным газом, поднимается на поверхность, где он либо окисляется, либо, загораясь, может превратиться в НЛО (неопознанный летающий объект)! Метановые бактерии участвуют также в разложении содержимого желудков у домашнего скота и других жвачных животных. Бактерии *Desulfovibrio* — экологически важный пример анаэробного дыхания, идущего по типу 2; эти бактерии преобразуют SO_4 в глубоких отложениях в газ H_2S, который может подниматься в верхние слои, где используется другими организмами, например фотосинтезирующими



Фиг. 11. Разложение глюкозы бактерией *Aerobacter* в анаэробных (*А*) и аэробных (*Б*) условиях (Пирт, 1957).

В аэробных условиях разложение полное, причем от 40 до 50% углерода глюкозы входит в состав бактериальной биомассы. В анаэробных условиях используется лишь около 15% углерода глюкозы и неразложившиеся органические вещества остаются в окружающей среде. Снижение продукции клеточного углерода и CO_2 и начало образования уксусной кислоты показывают, что снабжение кислородом ухудшается, вследствие чего возникает ситуация, показанная на фиг. *А*.

бактериями. Типичные организмы, дыхание которых идет по типу брожения (тип 3), — дрожжи. Они не только имеют практическую ценность для человека, но и в изобилии встречаются в почвах, где играют ключевую роль в разложении растительных остатков.

Как уже указывалось, многие группы бактерий способны и к аэробному, и к анаэробному дыханию (т. е. являются факультативными анаэробами), но важно отметить, что конечные продукты этих двух реакций различны и количество высвобождающейся энергии в анаэробных условиях значительно меньше. На фиг. 11 представлены результаты интересного исследования, в котором один и тот же вид бактерий, *Aerobacter,* выращивали в анаэробных и аэробных условиях с использованием глюкозы в качестве источника углерода. В присутствии кислорода почти вся глюкоза превращалась в бактериальную протоплазму и CO_2, в отсутствие же кислорода разложение было неполным, гораздо меньшая часть глюкозы превращалась в вещество клетки, и в среду выделялся ряд органических соединений, для окисления которых требуются дополнительные «специалисты»-бактерии. В общем полное аэробное дыхание во много раз быстрее, чем неполный процесс анаэробного дыхания, если оценивать выход энергии на единицу используемого субстрата.

Когда скорость поступления органического детрита в почву и донные отложения высока, бактерии, грибы, простейшие и другие организмы создают анаэробные условия, используя кислород быстрее, чем он может диффундировать в субстрат; разложение органики при этом не прекращается — оно продолжается, хотя и с меньшей скоростью, если среди микробного населения представлены организмы с соответствующими типами анаэробного метаболизма.

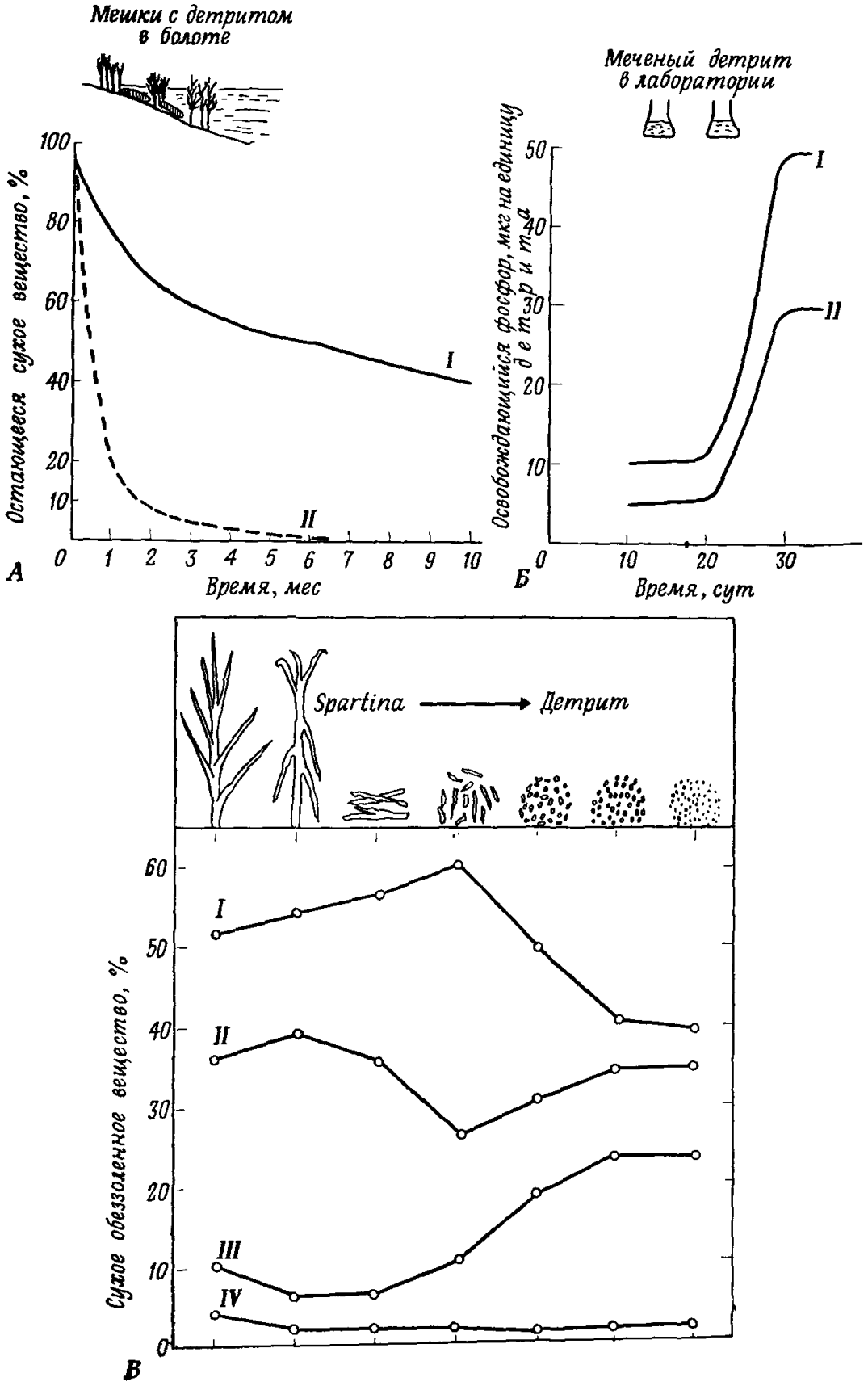
Итак, несмотря на то что анаэробные сапрофаги, как облигатные, так и факультативные, составляют меньшую часть компонентов сообщества, они тем не менее играют в экосистеме важную роль, так как лишь они способны к дыханию в лишенных света бескислородных нижних ярусах системы. Занимая эти негостеприимные местообитания, они «спасают» энергию и материалы, делая их доступными для большинства аэробов. Таким образом, то, что кажется «неэффективным» способом дыхания, оказывается составной частью «эффективной» эксплуатации энергии и материальных ресурсов экосистемой в целом. Например, эффективность очистки сточных вод, которая обеспечивается управляемой человеком гетеротрофной экосистемой, зависит от согласованности между деятельностью анаэробных и аэробных сапрофагов. Общая картина взаимодействия анаэробов и аэробов в осадочных образованиях показана на фиг. 35 и 166.

Хотя в природе имеется широкий спектр организмов с самыми разными функциями, разделение их на автотрофов, фаготрофов и сапротрофов — весьма удобный способ систематизации при описании экологической структуры сообществ, подобно тому как «продукция», «потребление» и «разложение» служат полезными представлениями при описании функций сообщества в целом. Поскольку функциональная специализация обычно приводит к большей эффективности в борьбе за существование, эволюционно более процветающие организмы чаще характеризуются ограниченным диапазоном функций, предоставляя менее специализированным заполнять остающиеся пустоты. Метаболическая разносторонность одноклеточных организмов — бактерий, простейших и водорослей — не удивительна, если вспомнить, что АТФ и при фотосинтезе, и при дыхании образуется в клетках одинаково, а именно путем переноса электронов от восстановителя к окислителю с помощью цитохромов. При фотосинтезе восстановитель и окислитель образуются в клетке

за счет световой энергии, тогда как при дыхании они поступают в готовом виде из среды. Хотя мы считаем микроорганизмы «примитивными» существами, человек и другие «высшие» организмы не могут существовать без микробов, которых Коул (1966) назвал «дружественными»; они синтезируют необходимые органические вещества и обеспечивают «тонкую настройку» в экосистемах благодаря своей способности быстро приспосабливаться к меняющимся условиям.

Как было подчеркнуто в разд. «Определения», для биосферы в целом важнейшее значение имеет отношение темпов продуцирования и разложения независимо от того, какие организмы или абиотические процессы определяют оба эти процесса. Соотношение этих противоположных функций контролирует состав атмосферы и гидросферы, и, как уже подчеркивалось, к счастью для человека с его огромными машинами, потребляющими кислород, продуцирование до сего времени преобладало над разложением. Однако сейчас человек «берет больше, нежели отдает», и это несоответствие возросло настолько, что угрожает нарушением жизненно важного баланса в природе. *Отставание гетеротрофной утилизации продуктов автотрофного метаболизма* есть, следовательно, одно из наиболее важных свойств экосистемы, и оно находится под угрозой из-за беспечности человека. Имеет смысл рассмотреть здесь основные особенности процесса разложения, несмотря на то, что многие детали будут обсуждаться далее.

Разложение включает как абиотические, так и биотические процессы. Так, например, степные и лесные пожары — это не только важные лимитирующие факторы (см. гл. 5), но также «агенты разложения» детрита, возвращающие большое количество CO_2 и других газов в атмосферу и минеральных веществ в почву. Однако обычно мертвые растения и животные разлагаются гетеротрофными микроорганизмами и сапрофагами. Такое разложение есть способ, посредством которого бактерии и грибы получают для себя пищу. Разложение, следовательно, происходит благодаря энергетическим превращениям в организмах и между ними. Этот процесс абсолютно необходим для жизни, так как без него все питательные вещества оказались бы связанными в мертвых телах и никакая новая жизнь не могла бы возникать. В бактериальных клетках и мицелии грибов имеются наборы ферментов, необходимых для осуществления специфических химических реакций. Эти ферменты выделяются в мертвое вещество; некоторые из продуктов его разложения поглощаются разлагающими организмами, для которых они служат пищей, другие остаются в среде; кроме того, некоторые продукты выводятся из клеток. Ни один вид сапротрофов не может осуществить полное разложение мертвого тела. Однако гетеротрофное население биосферы состоит из большого числа видов, которые, действуя совместно, производят полное разложение. Различные части растений и животных разрушаются с неодинаковой скоростью. Жиры, сахара и белки разлагаются быстро, а целлюлоза и лигнин растений, хитин, волосы и кости животных разрушаются очень медленно. Это показано на фиг. 12; здесь сравнивается интенсивность разложения мертвой массы болотных трав и манящих крабов (помещенных в нейлоновые мешочки) в засоленном марше в штате Джорджия. Отметим, что около 25% сухого веса трав разложилось за месяц, а остальные 75% разлагались медленнее. Через 10 мес. еще оставалось 40% первоначальной массы трав. Остатки же крабов исчезли к этому времени полностью. По мере того как детрит разрушается и удаляется из мешочка, оставшаяся часть в результате интенсивной деятельности микроорганизмов обогащается белком (фиг. 12, *В*), благодаря чему становится более питательной пища для детритоядных животных (Одум, де ла Круц, 1967; Кауши, Хайнес, 1968).



Фиг. 12. Три аспекта разложения в экосистеме засоленного марша в Джорджии, где большая часть энергии получается по детритной цепи.

А. Степень разложения (в %) отмершей болотной травы *Spartina alterniflora* (*I*) и манящих крабов *Uca pugnax* (*II*), помещенных в мешочки из нейлоновой ткани (в приливной зоне) (Ю. Одум, де ла Круц, 1967). *Б.* Лабораторный опыт: выделение в среду фосфора (меченного радиоактивным изотопом) разлагающейся болотной травой (*I*) идет быстрее при воздействии бактерий и простейших, нежели одних бактерий (*II*) (Иоханнес, 1965). *В.* Обогащение детрита (болотной травы) белком благодаря деятельности микроорганизмов на последних стадиях разрушения частиц детрита (Ю. Одум, де ла Круц, 1967). Животные, кормящиеся в донных отложениях (моллюски, черви, ракообразные, рыбы), часто избирательно поедают более питательные мелкие частицы. *I* — безазотистый экстракт; *II* — грубые волокна; *III* — белок; *IV* — жир (Ньюэлл, 1965, У. Одум, 1968).

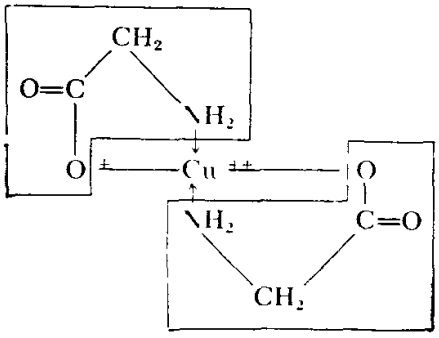
Это явление — часть общей стратегии природы, следующей принципу «есть пирог так, чтобы он оставался целым». Но об этом подробнее потом (гл. 6).

Наиболее устойчивыми продуктами разложения являются *гуминовые вещества (гумус)*, которые, как уже подчеркивалось, представляют собой обязательный компонент экосистем. Удобно различать три стадии разложения: 1) измельчение детрита путем физического и биологического воздействия; 2) относительно быстрое образование гумуса и высвобождение растворимых органических веществ сапротрофами; 3) медленная минерализация гумуса. Медленность разложения гумуса — один из факторов, обусловливающих запаздывание разложения по сравнению с продукцией и накоплением кислорода; о значении двух последних процессов уже говорилось. Обычно гумус выглядит как темное, часто желтовато-коричневое аморфное или коллоидное вещество. Согласно М. М. Кононовой (1961), физические свойства и химическое строение гумуса мало различаются в географически удаленных или биологически различных экосистемах. Однако охарактеризовать химически вещества гумуса весьма трудно, и это не удивительно, если учесть огромное разнообразие органических веществ, из которых он происходит. В общем гуминовые вещества представляют собой продукты конденсации ароматических соединений (фенолов) с продуктами распада белков и полисахаридов. Модель молекулярной структуры гумуса показана на стр. 475. Это бензольное кольцо фенола с боковыми цепями; такое строение обусловливает устойчивость гуминовых веществ к микробному разложению. Расщепление соединений, очевидно, требует специальных ферментов типа дезоксигеназ (Джибсон, 1968), которые часто отсутствуют у обычных почвенных и водных сапротрофов. По иронии судьбы многие токсические продукты, которые человек вводит в окружающую среду — гербициды, пестициды, промышленные сточные воды, — являются производными бензола и представляют серьезную опасность из-за своей устойчивости к разложению.

Основоположник экологии микроорганизмов Виноградский выдвинул в 1925 г. идею, согласно которой организмы, разлагающие свежее органическое вещество, представляют собой экологически обособленную «флору», отличную от флоры микроорганизмов, разлагающих гумус; он назвал эти группы соответственно «зимогенными» и «автохтонными» (Виноградский, 1949, стр. 473). Однако и сейчас еще точно не известно, разлагается ли гумус особыми организмами, имеющими специальные ферменты, или же это происходит в результате абиотических химических процессов (а может быть, и обоими путями). Успехи в изучении гумуса в последнее время незначительны, возможно потому, что гумус не поддается обычному изучению в химической лаборатории. Здесь необходимы исследования в природной обстановке, in situ. Одна из таких работ принадлежит Трайбу (1963), который изучал образование гумуса из вещества, помещенного между двумя стеклянными пластинками в почву, откуда оно периодически извлекалось для микроскопического исследования и химического анализа.

Общеизвестно, что детрит, гумус и прочие органические остатки, подвергающиеся разложению, имеют важное значение для плодородия почвы. Присутствие этих продуктов в умеренном количестве создает почвенную структуру, благоприятную для роста растений. Кроме того, многие органические вещества образуют комплексы с минеральными питательными веществами, что облегчает усвоение последних растениями. Один из способов образования таких комплексов — процесс, называемый *хелатированием* (от греч. *хеле* — клешня); при этом образуются комплексы с ионами металлов (хелатные комплексы, или хелаты), в ре-

зультате чего они остаются в растворенном состоянии и оказываются нетоксичными в отличие от неорганических солей тех же металлов. Ион меди, например, может удерживаться, как «клешнями краба», парами ковалентных (⟶) и ионных (— +) связей между двумя молекулами аминокислоты глицина:



Хелаты почти всегда добавляют в питательную среду, используемую в опытах с лабораторными системами, показанных на фиг. 8.

Продукты разложения могут, конечно, накапливаться в слишком больших количествах, когда «масло уже портит кашу» — эту фразу мы часто будем вспоминать, говоря о последствиях действий человека. Об одном из вредных последствий такого накопления — создании анаэробных условий — уже говорилось. Гассеми и Кристмен (1968) показали, что растворимые желтые органические кислоты, продукты разложения растительных остатков, в низких концентрациях приносят в озерах пользу благодаря интенсивному связыванию металлов, особенно железа, в хелатные комплексы. В высоких же концентрациях они поглощают свет и снижают фотосинтез.

Бактерии, дрожжи и плесневые грибы могут участвовать в процессе разложения одновременно или поочередно. Бактерии, по-видимому, играют главную роль в разрушении мягких тканей животных, а грибы, вероятно, важнее для разрушения древесины. Трайб (1957, 1961) описывает интересную смену организмов, полностью разложивших целлюлозную пленку, которую он поместил в почву. Первыми на пленке поселились грибы; бактерии в значительном количестве появились позднее. Когда пленка была измельчена, появились нематоды и другие почвенные беспозвоночные, которые стали пожирать мелкие частицы пленки (разумеется, вместе с микроорганизмами). Таким образом, микроконсументы прямо или косвенно обеспечивают питанием и различных макроконсументов, которые в свою очередь ускоряют деструктивный процесс. (Пример последовательной смены различных групп бактерий и грибов, участвующих в разложении растительных остатков, см. на стр. 474.) За время медленного разложения крупных организмов на них создаются местообитания для самых разных организмов. Например, на упавшем стволе в лесу возникает хорошо развитое подсообщество, которое изменяется по мере разложения ствола.

Сейчас показано, что фаготрофы, особенно мелкие животные (простейшие, почвенные клещи, нематоды, остракоды, улитки и т. д.), играют более значительную роль в процессах разложения, чем предполагалось ранее. Если путем обработки инсектицидами (которые не действуют на бактерии и грибы) исключить из числа разрушителей лесной подстилки микроскопических членистоногих (мелких клещей и коллембол), то разрушение отмерших листьев и ветвей сильно замедляется (фиг. 182). Как показано на фиг. 12, высвобождение меченого фосфора из отмершей болотной травы уменьшилось, когда из морской воды, служив-

шей средой, были с помощью фильтра частично изъяты простейшие. Хотя большинство детритоядных животных (детритофагов) неспособно переваривать целлюлозу и получает энергию пищи главным образом от микрофлоры, они могут ускорять разложение целлюлозно-лигнинового скелета детрита различными способами: 1) измельчая детрит и таким образом увеличивая поверхность, доступную для воздействия микроорганизмов; 2) выделяя в детрит белки или ростовые вещества, стимулирующие рост микроорганизмов; 3) уничтожая, как предполагают, часть бактерий и стимулируя тем самым рост и метаболизм бактериальной популяции в целом (т. е. поддерживая «логарифмическую фазу» роста, см. стр. 236). Наконец, многие детритоядные животные являются *копрофагами* (от греч. *копрос* — навоз), т. е. их обычная пища — экскременты, обогащенные питательными веществами за счет жизнедеятельности поселяющихся на них микроорганизмов (Ньюэлл, 1965; Франкенберг и Смит, 1967). Например, жук *Popilius,* обитающий в разлагающихся стволах деревьев, использует свои ходы в качестве «наружного рубца»[1], где экскременты и размельченные частицы древесины обогащаются под действием грибов и затем вновь поедаются (Мэзон и Одум, 1969). Копрофагия в данном случае основана на взаимодействии насекомого и грибов — взаимодействии, которое облегчает жуку использование энергии пищи и в то же время ускоряет распад древесины.

Сравнивая в предыдущем разделе наземные и водные экосистемы, мы подчеркивали, что, поскольку фитопланктон более «съедобен», чем наземные растения, в процессах разложения в водных экосистемах макроконсументы, вероятно, играют более важную роль (подробно об этом см. гл. 4). Наконец, уже много лет назад высказывалось предположение, что беспозвоночные животные полезны в системах для очистки сточных вод (см. обзор, сделанный Хоуксом, 1963). Однако серьезные исследования взаимоотношений между фаготрофами и сапротрофами в процессах очистки немногочисленны, так как, согласно общепринятому мнению, здесь играют роль только бактерии.

Хотя минерализация органических веществ и обеспечение растений минеральным питанием всегда считались главными функциями процесса разложения, он имеет еще одну функцию, которая привлекает все большее внимание экологов. Органические вещества, выделяемые в окружающую среду при разложении, помимо того что они используются другими организмами в качестве пищи, могут также сильно влиять на рост других организмов в экосистеме. Джулиан Гексли в 1935 г. предложил для химических веществ, которые оказывают коррелирующее воздействие на систему через внешнюю среду, термин «наружные гормоны»; Лукас (1947) предложил термин «эктокрины» (или «экзокрины», как предпочитают некоторые авторы). Хорошо выражает смысл понятия также термин «гормоны среды» (environmental hormones). Эти вещества могут быть ингибиторами, как антибиотик пенициллин (который продуцируется плесневым грибом), или стимуляторами — витамины и другие ростовые вещества, например тиамин, витамин B_{12}, биотин, гистидин, урацил и другие; многие из таких «гормонов среды» до сих пор точно не определены химически. Часто гормоноподобные соединения возникают во внешней среде в результате химического взаимодействия органических веществ с рассеянными металлами.

Интерес к биохимии окружающей среды восходит к знаменитому спору Пюттера и Крога (который продолжается до сих пор) относительно роли растворенных органических веществ, распространенных в

[1] Имеется в виду рубец жвачных копытных — отдел желудка, в котором пища подвергается разложению под действием ферментов обитающих здесь бактерий и грибов. — *Прим. ред.*

почве и воде. Первый полагал, что эти вещества широко используются высшими растениями и животными в качестве пищи; второй представил экспериментальные доказательства того, что они не служат пищей, по крайней мере для таких организмов, как зоопланктон. Можно упомянуть некоторые новые данные по этому интересному вопросу. Опыты с мечеными атомами показали, что мягкотелые морские животные могут поглощать и использовать растворенные сахара и аминокислоты, присутствующие в морской воде (Стивенс, 1967, 1968). Было, кроме того, обнаружено, что растворенные органические вещества могут образовывать скопления в виде частиц, которые поедаются животными. Например, под действием волн в море постоянно образуется из рассеянного органического вещества «пенистый» детрит (Бейлор и Сатклиф, 1963; Райли, 1963). Выясняется также, что выделяемые наружу продукты клеточного метаболизма и «отходы» процесса разложения, возможно, гораздо важнее как химические регуляторы, нежели в качестве обычной пищи. Это обстоятельство крайне интересно для эколога, поскольку подобные регуляторы могут обусловливать механизм координации элементов экосистемы и с их помощью можно объяснять как равновесие системы, так и смену видов — явления, с которыми эколог столь часто сталкивается в природе. Однако, прежде чем предаваться энтузиазму по этому поводу, следует проделать большую работу. Витамин B_{12}, например, изучали много, но до сих пор нет единого мнения относительно его экологического значения. Этот витамин явно необходим многим организмам, но он весьма обилен и широко распространен, и возникает вопрос, бывают ли такие ситуации, когда его настолько мало, что он становится фактором, лимитирующим рост продуцентов. Ответа на этот вопрос пока нет (ср., например, рассуждения Друпа, 1957, и Дейсли, 1957, придерживающихся на этот счет противоположных точек зрения). Роль веществ-ингибиторов, по-видимому, более ясна. Хотя главную роль в образовании гормонов среды играют сапротрофы, такие вещества выделяют и водоросли (см. обзор Фогга, 1962). Отходы жизнедеятельности высших организмов, например выделения листьев и корней, также могут быть важны в этом отношении. К. Меллер и его сотрудники называют такие выделения «аллелопатическими веществами» (от греч. *аллелон* — друг от друга, *патия* — страдание); они показали, что в сложном взаимодействии с пожарами эти вещества регулируют развитие пустынной и кустарниковой растительности (фиг. 110). Регуляторную функцию, несомненно, осуществляют и так называемые «феромоны» — летучие вещества, которые контролируют поведение насекомых и других организмов (см. Уилсон, 1965; Батлер, 1967).

Некоторое представление об активности метаболических процессов, сопровождающих микробное разложение органики, можно получить, наблюдая повышение температуры субстрата. Общеизвестно такое явление, как разогревание куч навоза или компоста. Исследуя быстро накапливающиеся отложения озера Мид, образованного огромной плотиной на реке Колорадо, Зобелл, Сислер и Оппенгеймер (1953) обнаружили, что температура донного ила на 6 °С выше температуры соседних слоев воды; они показали, что по крайней мере часть этого тепла выделяли обильные популяции микроорганизмов, внося свой, увы, весьма большой вклад во все ускоряемую человеком эрозию водосборных бассейнов.

Большинство агентов биотического разложения малы по размерам, их трудно определять по морфологическим признакам и поэтому изучать весьма нелегко. Невозможно анализировать микробную популяцию, просто рассматривая ее и подсчитывая экземпляры, как мы поступаем с древостоем или с популяцией млекопитающих; ведь внешне совершен-

но одинаковые микроорганизмы могут относиться к разным видам и иметь различный метаболизм. Микроорганизмы нужно не только выделить, но и вырастить в чистой культуре; необходимо измерить их активность в природе и в лаборатории в условиях, сходных с природными (таким образом, обычные бактериологические методы «обогащенных культур» здесь оказываются непригодными). В связи с этими техническими сложностями изучение экологии микроорганизмов, к сожалению, почти полностью исключено из университетского курса экологии. Однако, в частности, эксперименты с целлюлозной пленкой и болотной травой, описанные выше, вполне можно приспособить для практических занятий студентов. Некоторые представления о разлагающей работе организмов можно получить, измеряя выделение CO_2 из почвы с помощью достаточно простого прибора, приспособленного для полевых исследований (Уиткемп, 1966). Соображения, касающиеся повышения уровня преподавания экологии микроорганизмов, излагаются в гл. 20 (см. также Брок, 1966; Вуд, 1965).

Итак, мы показали, как длительный и сложный процесс разложения органического вещества контролирует различные важные функции экосистемы: 1) возвращение в круговорот элементов минерального питания благодаря минерализации мертвого органического вещества, образованию хелатных комплексов и микробиологической регенерации в гетеротрофном ярусе; 2) производство пищи для последовательного ряда организмов в детритной пищевой цепи; 3) производство регуляторных «эктокринных» веществ и 4) преобразование инертных веществ земной поверхности (в результате чего образуется, например, такое уникальное природное тело, как почва). Мы подчеркнули самое главное — значение сбалансированности продуцирования и разложения как основного условия существования всего живого в биосфере. Мы показали, что отставание утилизации вещества, произведенного автотрофами, не только обеспечивает построение биологических структур, смягчающих суровые условия окружающей среды, но и обусловливает существование кислородной атмосферы, к которой приспособлены человек и высшие животные. Бóльшая часть органического вещества, не разложившегося по тем или иным причинам, оказывается погребенным в подводных отложениях; вот почему нефть встречается только там, где местность находится или находилась прежде под водой.

В настоящее время человек (разумеется, неосознанно) начинает ускорять процессы разложения в биосфере, сжигая органическое вещество, запасенное в виде ископаемых горючих веществ (угля, нефти, газа), и интенсифицируя сельскохозяйственную деятельность, которая повышает скорость разложения гумуса. Хотя количество CO_2, поступающего в атмосферу благодаря хозяйственной деятельности человека, пока невелико по сравнению с общим количеством CO_2, участвующим в природном круговороте (примерная оценка этих количеств дана на фиг. 39), оно начинает оказывать ощутимый эффект, так как резервуар атмосферы не так уж велик, а океанический резервуар, хотя и больший по объему, не успевает поглощать все новые количества CO_2, производимые человеком. По оценкам Ревелла (1965), содержание CO_2 в атмосфере к 2000 г. должно увеличиться на 25%, а к тому времени, когда будут использованы все легкодоступные запасы ископаемых горючих веществ, — на 170%. Хотя не все стороны проблемы ясны и суждения на этот счет противоречивы, климатологи в общем согласны в том, что относительно небольшие изменения в содержании CO_2 в атмосфере могут вызывать и вызывают существенные изменения климата. Двуокись углерода прозрачна для приходящей энергии видимого солнечного излучения, но, подобно стеклу, поглощает инфракрасное излучение,

испускаемое земной поверхностью, — так называемый «парниковый эффект»; следовательно, увеличение содержания CO_2 должно вызывать увеличение температуры биосферы в целом. Важнейшие предполагаемые последствия повышения температуры — таяние полярных ледяных шапок и установление тропического климата на всей Земле. Ревелл полагает, что если растает весь антарктический лед, то уровень моря всего за 400 лет поднимется на 400 футов (более 120 м). Такое изменение было бы, конечно, катастрофой для человечества, люди должны были бы либо покинуть все приморские города, либо построить высокие дамбы, либо жить под водой! Увеличивая содержание CO_2 в атмосфере, человек способствует также ее загрязнению твердыми частицами (т. е. «пылью»), которые оказывают противоположное действие, охлаждая Землю. О «тревожном балансе» между загрязнением воздуха газами и твердыми частицами мы будем говорить подробнее в гл. 4.

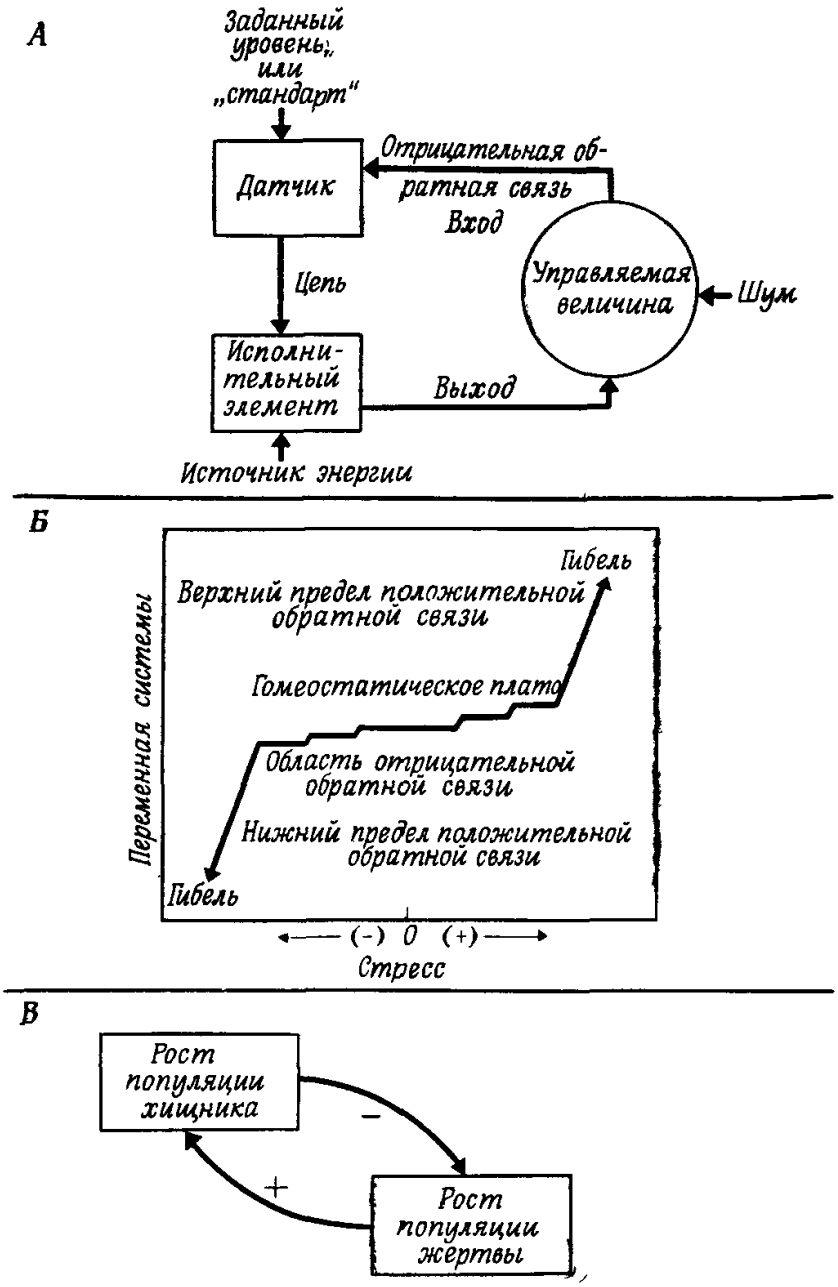
4. ГОМЕОСТАЗ ЭКОСИСТЕМЫ

Определения

Экосистемы, подобно входящим в их состав популяциям и организмам, способны к самоподдержанию и саморегулированию. Таким образом, кибернетика (от греч. *кибернетес* — лоцман или правитель), наука об управлении, имеет важное приложение в экологии, особенно в связи с тем, что человек все сильнее нарушает природные механизмы контроля или пытается заменять естественные механизмы искусственными. *Гомеостаз* (от греч. *гомео* — тот же, *стасис* — состояние) — термин, применяемый обычно для обозначения способности биологических систем противостоять изменениям и сохранять состояние равновесия.

Объяснения и примеры

Модель самых элементарных принципов кибернетики представлена на фиг. 13. В простейшей форме система управления состоит из двух черных ящиков (определение черного ящика см. на стр. 31) и управляемой величины, взаимосвязанных входными и выходными цепями или сигналами (фиг. 13, *А*). В обычной системе регулирования температуры в помещении термостат представляет собой датчик, или детектор ошибки, как его можно иначе назвать, печь — исполнительный элемент (который получает энергию от топлива), а комнатная температура — управляемая величина. Управление зависит от *обратной связи,* которая осуществляется, когда сигналы с выхода полностью или частично поступают на вход. Когда эта обратная связь *положительна,* значение управляемой величины возрастает. *Положительная обратная связь* — это связь, «усиливающая отклонения», которая, разумеется, необходима для роста и выживания организмов. Однако для достижения управления, например когда надо избежать перегрева помещения или катастрофического разрастания популяции, должна существовать также *отрицательная обратная связь,* «уменьшающая отклонения» на входе, как показано на фиг. 13, *А*. Механические устройства, осуществляющие обратную связь, инженеры часто называют *сервомеханизмами,* для живых систем биологи используют выражение *гомеостатические механизмы.* Кибернетика изучает управление как в живых, так и в неживых системах (Винер, 1948). Взаимодействие положительной и отрицательной обратной связи и пределы гомеостатического контроля показаны на фиг. 13, *В*. Все чаще пишут о том, что положительная связь, приводящая к росту знаний и увеличению энергии и продукции, станет опасной для челове-



Фиг. 13. Элементы кибернетики.

А. Простая система регуляции, аналогичная термостату, где тепловая обратная связь используется для поддержания температуры. *Б.* Представление о гомеостатическом плато, в пределах которого с помощью отрицательной обратной связи поддерживается относительное постоянство вопреки условиям, вызывающим отклонения. За пределами гомеостаза положительная обратная связь нарушает работу системы (Хардин, 1963). *В.* Взаимодействие положительной (+) и отрицательной (—) обратных связей в системе хищник — жертва. Для приобретения системой стабильности требуется известный период эволюционного приспособления. Недавно возникшие пары хищник — жертва обычно обнаруживают резкие колебания численности (см. фиг. 104).

чества и среды, если не будут найдены пути адекватного управления с помощью отрицательной обратной связи (см., например, Мамфорд, 1967). Наука об управлении, или кибернетика, становится поэтому одной из наиболее заслуживающих изучения, понимания и внедрения в практику областей исследования. По этой теме можно рекомендовать ряд работ (Эшби, 1963; Ленгли, 1965; Хардин, 1963; Маруйяма, 1963).

О существовании гомеостатических механизмов на разных уровнях биологической организации уже говорилось в предыдущей главе. Гомеостаз на уровне организма — популярная концепция в физиологии; она была изложена, в частности, Уолтером Кенноном (1932) в небольшой общедоступной книжке «Мудрость тела». Мы знаем, что равновесие между организмами и средой может поддерживаться также с помощью факторов, которые противостоят изменениям системы в целом.

Об этом «равновесии природы» много писалось, но лишь в последнее время, с появлением подходящих методов измерения интенсивности различных аспектов функционирования экосистем в целом мы начали понимать механизмы этого явления.

Как в турбидостате, описанном в подписи к фиг. 8, некоторые популяции регулируют свою плотность автоматически, с помощью поведенческих механизмов, которые обусловливают снижение или повышение интенсивности размножения (исполнительный элемент) и таким образом поддерживают размер популяции (управляемая величина) в заданных пределах. Другие популяции, по-видимому, неспособны к самоограничению и контролируются внешними факторами (одним из таких факторов может быть человек, но об этом далее). Как мы уже говорили, механизмы управления, действующие на уровне экосистемы, включают механизмы регулирования запасания и высвобождения питательных веществ, продуцирования и разложения органических соединений. *Взаимодействие круговоротов веществ и потоков энергии в больших экосистемах создает самокорректирующийся гомеостаз, для поддержания которого не требуется внешнего управления* (подробнее об этом см. в гл. 3 и 4). Уже упоминалась возможная роль «эктокринных» веществ для координации элементов экосистем. В последующих разделах и главах мы будем неоднократно говорить о подобных механизмах и приводить данные, свидетельствующие о том, что целое часто бывает менее изменчиво, чем его части.

Важно отметить, что, как показано на фиг. 13, *Б*, действие гомеостатических механизмов имеет предел, по достижении которого усиливающиеся положительные обратные связи приводят к гибели системы. Заметим также, что «гомеостатическое плато» мы представили в виде ряда уровней, или ступеней. По мере нарастания стресса система, хотя и продолжает осуществлять управление, может оказаться неспособной к возвращению на тот же уровень, что и раньше. Мы описали, как CO_2, поступающая в атмосферу от «индустриальных вулканов», созданных человеком, неполностью поглощается карбонатной системой моря и как по мере увеличения притока CO_2 устанавливаются новые равновесия на несколько более высоком уровне. В этом случае даже небольшое нарушение может иметь далеко идущие последствия. Мы покажем далее, что *подлинно надежный гомеостатический контроль устанавливается только после периода эволюционного приспособления.* Новые экосистемы (например, системы, создаваемые современным сельским хозяйством) или недавно сложившиеся комплексы паразитов и хозяев обычно подвержены более резким колебаниям и менее способны противостоять внешним возмущениям по сравнению со зрелыми системами, компоненты которых имели возможность приспособиться друг к другу.

Представление об экосистеме и осознание того, что человечество составляет часть сложных биогеохимических циклов, а не нечто внешнее по отношению к ним, хотя и обладающее все возрастающей способностью к их изменению, — вот основные концепции современной экологии, которые в то же время призваны сыграть важнейшую роль в жизни человечества; на них должна основываться деятельность по сохранению природных ресурсов — и в этом именно состоит наиболее важное практическое приложение экологии. И если понимание сущности экологических систем и моральной ответственности людей будет идти в ногу с ростом влияния человека на среду, то современное стремление к «неограниченной эксплуатации ресурсов» уступит место «неограниченной изобретательности ради поддержания постоянного возобновления ресурсов». Хатчинсон (1948а) в классической работе, заслуживающей большого внимания, удачно выразил эту точку зрения примерно так:

эколог должен доказать, что «уход» за биосферой и поддержание ее в хорошем состоянии так же интересны и важны, как, скажем, ремонт радиоприемника или собственной автомашины[1]. Линн Уайт (1967) пишет, что в современном кризисе природной среды сыграла отрицательную роль религиозная догма, противопоставляющая человека природе.

Подведем итоги. Экосистема — центральный объект и главное понятие экологии. Два подхода к ее изучению — холистический и меристический (синтетический и аналитический) — должны быть объединены и претворены в программу действий, если человек хочет пережить современный кризис окружающей среды, созданный им самим. *Человек именно как геологический фактор, а не как представитель животного мира находится под сильным воздействием положительной обратной связи, которой поэтому должна быть противопоставлена отрицательная обратная связь.* Природа с нашей разумной помощью может справиться с удовлетворением разнообразных нужд человека и с переработкой отбросов производства, но она не имеет гомеостатических механизмов, которые позволили бы справиться с последействиями применения бульдозеров и цемента, с агропромышленным загрязнением воздуха, воды и почвы, которое трудно ограничивать, пока вне контроля остается само человечество[2].

---

[1] Такие сопоставления и выражения можно объяснить лишь ощущением беспомощности перед «наступлением» на природу капиталистической культуры с ее бесплановой эксплуатацией и часто варварским расхищением природных ресурсов. Регулирование и управление процессами в биосфере возможно лишь при плановом хозяйстве, т. е. в социалистическом обществе. Убедительнее всего об этом говорят примеры охраны природы в нашей стране и восстановление популяций таких ранее почти истребленных животных, как соболь, бобр, крупные копытные и многие другие. — *Прим. ред.*

[2] Это характерное признание подтверждает сказанное в предыдущем примечании. — *Прим. ред.*

Глава 3 Энергия в экологических системах. Принципы и концепции

1. ОБЗОР ФУНДАМЕНТАЛЬНЫХ КОНЦЕПЦИЙ, СВЯЗАННЫХ С ЭНЕРГИЕЙ

Определения

Энергию определяют как способность производить работу. Свойство энергии описывается следующими законами. *Первый закон термодинамики* гласит, что энергия может переходить из одной формы в другую, но не создается заново и не исчезает. Свет, например, есть одна из форм энергии, так как его можно превратить в работу, тепло или потенциальную энергию пищи, но энергия при этом не пропадает. *Второй закон термодинамики* формулируется по-разному, в частности таким образом: процессы, связанные с превращениями энергии, могут происходить самопроизвольно только при условии, что энергия переходит из концентрированной формы в рассеянную (к примеру, тепло горячего предмета самопроизвольно стремится рассеяться в более холодной среде). Второй закон термодинамики можно сформулировать и так: поскольку некоторая часть энергии всегда рассеивается в виде недоступной для использования тепловой энергии, эффективность самопронзвольного превращения кинетической энергии (например, света) в потенциальную (например, энергию химических соединений протоплазмы) всегда меньше 100%.

Важнейшая термодинамическая характеристика организмов, экосистем и биосферы в целом — способность создавать и поддерживать высокую степень внутренней упорядоченности, т. е. состояние с низкой энтропией (энтропия — мера неупорядоченности, или количества энергии, недоступной для использования). Система обладает низкой энтропией, если в ней происходит непрерывное рассеяние легко используемой энергии (например, энергии света или пищи) и превращение ее в энергию, используемую с трудом (например, в тепловую). Упорядоченность экосистемы, т. е. сложная структура биомассы, поддерживается за счет дыхания всего сообщества, которое как бы «откачивает из сообщества неупорядоченность».

Объяснения

Легко понять, каким образом сформулированные в предыдущем параграфе фундаментальные физические концепции можно отнести к экологии. Все разнообразие проявлений жизни сопровождается превращениями энергии, хотя энергия при этом не создается и не уничтожается (первый закон термодинамики). Энергия, получаемая в виде света поверхностью Земли, уравновешивается энергией, излучаемой с поверхности Земли в форме невидимого теплового излучения. Сущность жизни состоит в непрерывной последовательности таких изменений, как рост, самовоспроизведение и синтез сложных химических соединений. Без переноса энергии, сопровождающего все эти изменения, не было бы ни

жизни, ни экологических систем. Мы, разумные существа, не должны забывать, что наша цивилизация — лишь одно из замечательных явлений природы, зависящих от постоянного притока концентрированной энергии светового излучения. Экология, по сути дела, изучает связь между светом и экологическими системами и способы превращения энергии внутри системы. Таким образом, отношения между растениями — продуцентами и животными — консументами, между хищником и жертвой, да и численность и видовой состав организмов в каждом местообитании подчиняются тем же законам, которые правят и неживыми системами, скажем электромоторами или автомобилями.

Год за годом солнечное излучение распространяется в космическом пространстве. Какая-то часть этого излучения попадает на Землю, проходит через пленку атмосферы и льется на леса, луга, озера, океаны, возделанные поля, пустыни, теплицы, ледники и на многие сотни других экологических систем, покрывающих нашу планету и входящих в состав ее биосферы. Когда свет поглощается предметом, который при этом нагревается, световая энергия превращается в другую форму энергии — тепловую, т. е. в энергию колебательных и поступательных движений молекул. В результате неравномерного поглощения солнечных лучей сушей и водой возникают теплые и холодные области; это служит причиной образования воздушных потоков, которые могут вращать ветряные двигатели и выполнять другую работу, скажем поднимать воду насосом против действия силы тяжести. Итак, в этом случае энергия света превращается в тепловую энергию земной поверхности, а затем в *кинетическую* энергию движущегося воздуха, которая выполняет работу подъема воды. При поднятии воды энергия не исчезает, а превращается в *потенциальную,* поскольку энергию, скрытую в поднятой воде, можно снова превратить в какую-либо другую форму энергии, если дать воде опять упасть в колодец. Как сказано в предыдущих главах, пища, созданная в результате фотосинтетической активности зеленых растений, содержит потенциальную энергию, которая при потреблении пищи организмами превращается в другие формы энергии. Количество энергии в какой-либо форме всегда пропорционально количеству той формы энергии, в которую она переходит; поэтому, зная одно, можно рассчитать другое. Например, если мы знаем количество поглощенной телом световой энергии и переводные коэффициенты, то можем определить, сколько тепловой энергии получило тело.

Как следует из второго закона термодинамики, любой вид энергии в конечном счете превращается в тепло — форму энергии, наименее пригодную для превращения в работу и наиболее легко рассеивающуюся. Что касается Солнечной системы, то состоянием рассеяния энергии здесь было бы такое состояние, при котором она равномерно распределена в форме тепловой энергии. Предоставленная самой себе, энергия при любых превращениях стремится перейти в тепло, равномерно распределенное между телами, которые, следовательно, имеют одинаковую температуру. Часто говорят, что эта тенденция ведет к «старению» Солнечной системы. Характерна ли эта тенденция к энергетическому выравниванию для всей Вселенной, пока неясно.

Сейчас Земля далека от состояния энергетического равновесия; она имеет большой запас потенциальной энергии, и температура разных областей Земли различна, а различия эти поддерживаются постоянным притоком лучистой энергии Солнца. Однако все известные нам на Земле естественные явления, связанные с непрерывными превращениями энергии, представляют собой части общего процесса, ведущего к устойчивому энергетическому равновесию. Это можно сравнить с усилиями человека, вертящего ступальное колесо: «поднимаясь» по ступеням ко-

леса, он никогда не достигает «вершины», но в то же время его старания приводят к совершенно определенным результатам — колесо вертится. Итак, попав на Землю, лучистая энергия Солнца стремится превратиться в тепловую. Лишь очень небольшая часть световой энергии, поглощенной зелеными растениями, превращается в потенциальную энергию пищи, бóльшая же ее часть превращается в тепло, покидающее затем и растение, и экосистему, и биосферу. Весь остальной живой мир получает необходимую потенциальную химическую энергию из органических веществ, созданных фотосинтезирующими растениями или хемосинтезирующими микроорганизмами. Например, животные поглощают химическую потенциальную энергию пищи и бóльшую ее часть превращают в тепло, а меньшую вновь переводят в химическую потенциальную энергию заново синтезируемой протоплазмы. На каждом этапе передачи энергии от одного организма к другому значительная часть ее превращается в тепло.

Второй закон термодинамики, трактующий о рассеянии энергии, связан с *принципом стабильности*. Согласно этой концепции, любая естественная замкнутая система с проходящим через нее потоком энергии, будь то Земля или какая-то небольшая система, например озеро, склонна развиваться в сторону устойчивого состояния, и в ней вырабатываются саморегулирующие механизмы. В случае кратковременного воздействия на систему извне эти механизмы обеспечивают возврат к стабильному состоянию (подробнее об этом см. в гл. 2). Когда устойчивое состояние достигнуто, перенос энергии обычно идет в одном направлении и с постоянной скоростью, что соответствует принципу стабильности.

Г. Одум (1967), основываясь на концепциях А. Лотки (1925) и Э. Шредингера (1945), следующим образом связывает принципы термодинамики с экологией.

В любой сложной системе реально существующего мира первостепенную важность имеет поддержание процессов, идущих против температурного градиента. Как показал Шредингер, для поддержания внутренней упорядоченности в системе, находящейся при температуре выше абсолютного нуля, когда существует тепловое движение атомов и молекул, необходима постоянная работа по выкачиванию неупорядоченности. В экосистеме отношение общего дыхания сообщества к его суммарной биомассе (R/B) можно рассматривать как отношение затрат энергии на поддержание жизнедеятельности к энергии, заключенной в структуре, или как меру термодинамической упорядоченности. Это «соотношение Шредингера» служит мерой экологического оборота (это понятие введено в гл. 2, стр. 28). Если выразить R и B в калориях (единицах энергии) и разделить их на абсолютную температуру, то отношение R/B становится отношением прироста энтропии (и соответствующей работы), связанного с поддержанием структуры, к энтропии упорядоченной части. Чем больше биомасса, тем больше затраты на поддержание; но если размер единиц, на которые поделена биомасса (отдельных организмов, например) достаточно велик (скажем, это деревья), то затраты на поддержание процессов, идущих против температурного градиента, в пересчете на структурную единицу биомассы будут ниже. Один из интенсивно дискутируемых сейчас теоретических вопросов — стремится ли природа довести до максимума отношение «структурного» метаболизма к «поддерживающему» (см. Маргалеф, 1968; Моровиц, 1968) или же это относится к самому потоку энергии.

Любопытно отметить, что слова «экономия» и «экология» имеют общий корень «ойкос» (*греч.*), что значит «дом». Можно сказать, что экономика занимается финансовым хозяйством, а экология — «хозяй-

ством» среды обитания. Энергию можно назвать «экологической валютой», но аналогия между энергией и деньгами неполна, так как в человеческом обществе деньги и энергия движутся в противоположных направлениях (например, при обмене) и, кроме того, деньги в отличие от энергии циркулируют (см. Г. Одум, 1971).

Читателю будет полезно подробно ознакомиться с единицами энергии. Ниже мы приводим основные единицы, коэффициенты пересчета, величины содержания энергии в различных веществах и т. д. (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

А Основные единицы

Калория (кал) — количество тепла, необходимое для повышения температуры 1 г (1 мл) воды на 1 °С при 15 °С

Килокалория (ккал) — 1000 кал (количество тепла, необходимое для повышения температуры 1 кг (1 л) воды на 1 °С при 15 °С

Британская тепловая единица (B.t.u.) — количество тепла, необходимое для повышения температуры 1 фунта воды на 1 °F = 252 кал = 0,252 ккал

Джоуль (Дж) = 0,24 кал = 10^7 эрг = 0,74 фут-фунта = 0,1 кгм.

Лэнглн = 1 кал/см^2.

Ватт (Вт) = 1 Дж/с = 14,3 кал/мин = 3,7 · 10^7 л.с·ч.

Б. Энергетическое содержание органических веществ и систем и другие справочные данные (средние или округленные величины)

Основные химические соединиения пищи, ккал/г сухого веса: углеводы — 4, белки — 5, липиды — 9,2

Биомасса[1]	Энергетическое содержание	
	ккал на 1 г сухого веса	ккал на 1 г сухого веса без зольных веществ
Наземные растения (целиком)	4,5	4,6
Только семена	5,2	5,3
Водоросли	4,9	5,1
Беспозвоночные (кроме насекомых)	3,0	5,5
Насекомые	5,4	5,7
Позвоночные	5,6	6,3

Продукция фитопланктона: 1 г углерода = более 2 г сухого вещества = 10 ккал

Ежедневная потребность в пище (при благоприятной температуре)

Человек: 40 ккал/кг живого веса = 0,04 ккал/г
(около 3000 ккал в день на взрослого весом 70 кг)

Мелкая птица или млекопитающее: 1 ккал/г живого веса

Насекомое: 0,5 ккал/г живого веса

Газообмен — калорические коэффициенты при дыхании и фотосинтезе

Содержание углевода в синтезированном или затраченном при дыхании сухом веществе, %	Кислород, ккал/л	Двуокись углерода, ккал/л
100	5,0	5,0
66	4,9	5,5
33	4,8	6,0
0 (жир)	4,7	6,7

[1] Поскольку большинство живых организмов на $^2/_3$ или более состоит из воды и минеральных веществ, величина 2 ккал/г живого (сырого) веса для биомассы в целом — очень грубая оценка. Значения калорийности сухой биомассы приводятся по Голли, 1961; Одуму, Маршаллу, и Марплсу, 1965; Каммингсу, 1967.

Для описания поведения энергии в экосистемах подходит понятие «поток энергии», поскольку, как мы видели, превращения энергии идут в одном направлении в отличие от циклического движения веществ. В последующих разделах этой главы мы рассмотрим общий поток энергии, характеризующий среду экосистемы, а затем обратимся к изучению той части общего потока энергии, которая проходит через живые компоненты экосистемы.

2. ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ СРЕДЫ

Определения

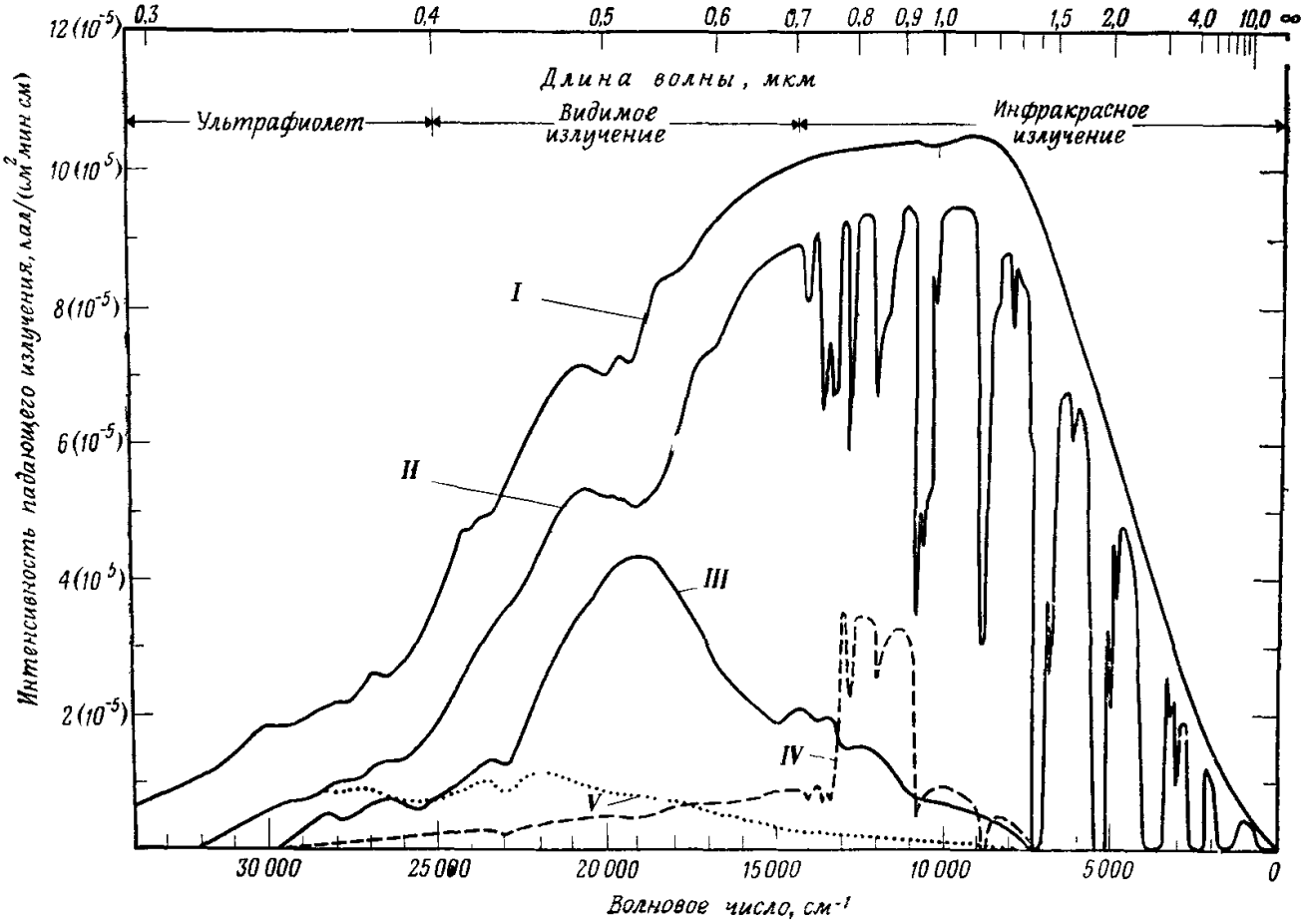
Организмы, живущие на земной поверхности или вблизи нее, подвергаются воздействию потока энергии, состоящего из солнечного излучения и длинноволнового теплового излучения от близлежащих тел. И то и другое определяет климатические условия среды (температуру, скорость испарения воды, движения воздуха и воды и т. п.), но лишь малая часть солнечного излучения используется в фотосинтезе, обеспечивающем энергией живые компоненты экосистемы. На верхнюю границу биосферы из космоса падает солнечный свет с энергией 2 кал на 1 $см^2$ в 1 мин[1], но, проходя через атмосферу, он экспоненциально ослабляется, и в ясный летний полдень до поверхности Земли может дойти не более 67% его энергии, т. е. 1,34 кал/$см^2$ в 1 мин (Гейтс, 1965). Проходя через облачный покров, воду и растительность, солнечный свет ослабляется еще сильнее, и в нем значительно изменяется распределение энергии по разным участкам спектра. Поступление солнечной энергии к автотрофному слою экосистемы за день обычно варьирует от 100 до 800 кал/$см^2$, в среднем составляя 300—400 кал/$см^2$ (3000—4000 ккал/$м^2$). Эти данные относятся к умеренной зоне, в том числе к США (Рейфснайдер и Лалл, 1965). Суточный поток тепловой энергии в экосистеме (или поток, полученный за сутки организмами, на которые падает солнечный свет) может быть в несколько раз больше или значительно меньше притока солнечного излучения. Изменения общего потока излучения в разных ярусах экосистемы, а также его колебания в зависимости от сезона и от местоположения экосистемы на земном шаре весьма значительны, и распределение отдельных организмов связано с этими вариантами.

Объяснения

На фиг. 14 спектр солнечного излучения, не искаженного земной атмосферой, поступающего с постоянной скоростью в 2 кал на 1 $см^2$ в 1 мин (±3,5%), сравнивается со спектрами солнечного излучения, действительно достигающего уровня моря в ясный день, света, прошедшего через сплошную облачность, и света, прошедшего через растительность. Каждая кривая — это энергия, падающая на горизонтальную поверхность. Влияние сезонных вариаций (высота солнца) и рельефа показано на фиг. 62. В холмистых и гористых местностях южные склоны получают больше, а северные — значительно меньше солнечного излучения, чем получала бы горизонтальная поверхность. Из-за этого создаются значительные различия в местных климатах (микроклиматах) и растительности.

Проходя через атмосферу, излучение экспоненциально ослабляется атмосферными газами и пылью. Степень этого ослабления зависит от длины волны (или частоты) света. Ультрафиолетовое излучение с длиной волны менее 0,3 мкм не проходит ниже озонового слоя атмосферы (на высоте около 25 км), и это очень удачно, поскольку такое излучение летально для незащищенной протоплазмы. Излучение в оптическом диапазоне (видимый свет) ослабляется равномерно, а инфракрасное излучение поглощается в атмосфере неодинаково в зависимости от длины волны. Лучистая энергия, достигающая земной поверхности в ясный день, состоит примерно на 10% из ультрафиолетового излуче-

[1] Так называемая «солиечная постоянная».



Фиг. 14. Спектры не измененного атмосферой солнечного излучения (*I*), солнечного излучения на уровне моря в ясный день (*II*), солнечного света, прошедшего через сплошную облачность (*III*), солнечного света, прошедшего через полог растительности (*IV*), и солнечного света, прошедшего через стеклянную крышу (*V*) (Гейтс, 1965). Каждая кривая — энергия, падающая на горизонтальную плоскость.

ния, на 45% из видимого света и на 45% — из инфракрасного излучения (Рейфснайдер и Лалл, 1965). Меньше всего при прохождении через плотные облака и воду ослабляется видимый свет; следовательно, фотосинтез (нуждающийся имеино в видимом свете) может идти и в пасмурные дни, и под слоем чистой воды определенной толщины. Растительность сильно поглощает синие и красные лучи, зеленые поглощаются слабее, ближнее инфракрасное излучение поглощается очень слабо, а дальнее инфракрасное излучение — сильно (Гейтс, 1965). Итак, тенистая прохлада создается в лесу благодаря тому, что листва поглощает много видимого и дальнего инфракрасного излучения. Синий и красный свет (0,4—0,5 и 0,6—0,7 мкм соответственно) поглощаются особенно сильно хлорофиллом, а энергия дальнего инфракрасного излучения— влагой листьев и окружающими их водяными парами. Таким образом, зеленые растения эффективно поглощают синий и красный свет, наиболее важный для фотосинтеза. Как бы отбрасывая ближнее инфракрасное излучение, несущее основную часть солнечной тепловой энергии, листья наземных растений избегают перегрева. Водные растения к тому же еще и охлаждаются водой. Свет как лимитирующий и контролирующий фактор рассматривается в гл. 5. Современные методы теледетекции в разных участках спектра рассмотрены в гл. 18, а экологические последствия воздействия естественного и искусственного ионизирующего излучения — в гл. 17.

Другой энергетический компонент среды обитания — тепловое излучение. Оно исходит от всех поверхностей и тел, температура которых

выше абсолютного нуля. Это не только почва, вода и растения, но и облака, излучающие вниз, на экосистемы, значительные количества тепловой энергии. О «парниковом эффекте» переизлучения уже говорилось в связи с теорией о влиянии CO_2 на климат. Потоки длинноволнового излучения распространяются беспрестанно и во всех направлениях, а солнечный компонент имеет четко выраженную направленность и поступает только днем. Таким образом, количество тепловой энергии, получаемой со всех сторон за сутки летом животным на открытом пространстве или листом растения, может в несколько раз превышать направленное вниз излучение Солнца (согласно данным Гейтса, полученным в 1963 г., эти величины составляют 1660 и 670 кал/см^2 соответственно). Кроме того, тепловая энергия поглощается биомассой гораздо полнее, чем солнечное излучение. Большое экологическое значение имеют суточные колебания. В таких биотопах, как пустыни или высокогорные тундры, дневной поток энергии во много раз больше ночного, а в глубоководных зонах океана, в глубине тропического леса (и, конечно, в пещерах) общий поток излучения может в течение суток оставаться практически постоянным. Океанская вода и биомасса леса сглаживают колебания в поступлении энергии, устраняя перепады, неблагоприятные для живого.

Условия существования, к которым должны приспосабливаться организмы, определяются общим потоком излучения, но для продуктивности экосистемы и для круговорота питательных веществ в ней важнее всего суммарное прямое солнечное излучение, попадающее на автотрофный ярус экосистемы, т. е. солнечная энергия, получаемая зелеными растениями за недели, месяцы, за весь год. В табл. 4 указаны средние дневные количества солнечного излучения, получаемого 5 географическими областями США. Как явствует из сравнения влажного юго-востока с аридным юго-западом, количество излучения зависит, кроме широты и времени года, от облачного покрова. В диапазон от 100 до 800 кал/см^2 в сутки, очевидно, уложатся почти все районы земного шара в любой сезон. За пределами этого диапазона останутся только полярные и сухие тропические области, где биологическая продуктивность сильно ограничена жесткими условиями среды. Итак, бóльшая часть биосферы получает ежедневно около 3000—4000 ккал/м^2, или 1,1—1,5 млн. ккал/м^2 в год.

Из последующих разделов мы узнаем, на что расходуется эта энергия и какая ее доля может быть превращена в пищу, поддерживающую биотическое сообщество и человека.

Особенно важна так называемая «чистая радиация» на поверхности Земли — «разность между суммарным потоком излучения сверху и суммарным потоком излучения снизу» (Гейтс, 1962). Между 40° северной и южной широты годовая чистая радиация над океанами достигает величины порядка 1 млн. ккал/м^2 в год, а над континентами — 0,6 млн. ккал/м^2 в год (Будыко, 1955). Это огромное количество энергии расходуется на испарение воды, образование тепловых потоков воздуха и в конце концов рассеивается в форме тепла в мировое пространство, так что Земля в целом может оставаться в состоянии приблизительного энергетического равновесия. Уже говорилось о том, что роль энергии, идущей на испарение воды в наземных и водных экосистемах, различна (см. стр. 29). Мы также отмечали, что любой фактор, замедляющий выход этой энергии в космос, должен приводить к повышению температуры в биосфере.

Здесь необходимо сказать несколько слов об измерениях и единицах. Если в настоящее время температуры регистрируются широкой сетью метеостанций, то непосредственные измерения потоков энергии

ТАБЛИЦА 4

Солнечное излучение на единицу горизонтальной поверхности в различных географических районах[1]

	Солнечное излученне, кал/см² в сутки в среднем				
	северо-восток	юго-восток	средний запад	северо-запад	юго-запад
Январь	125	200	200	150	275
Февраль	225	275	275	225	375
Март	300	350	375	350	500
Апрель	350	475	450	475	600
Май	450	550	525	550	675
Июнь	525	550	575	600	700
Июль	525	550	600	650	700
Август	450	500	525	550	600
Сентябрь	350	425	425	450	550
Октябрь	250	325	325	275	400
Ноябрь	125	250	225	175	300
Декабрь	125	200	175	125	250
Среднее, кал/(см²·сут)	317	388	390	381	494
Среднее, ккал/(м²·сут) (округленно)	3200	3900	3900	3800	4900
Рассчитанное значение ккал/(м²·год) (округленная оценка)	$1{,}17 \cdot 10^6$	$1{,}42 \cdot 10^6$	$1{,}42 \cdot 10^6$	$1{,}39 \cdot 10^6$	$1{,}79 \cdot 10^6$

[1] По Рейфснайдеру и Лаллу (1965).

проведены лишь в немногих центрах. Поэтому приводимые здесь оценки основаны главным образом на расчетах, а не на прямых измерениях. Только в последние годы появились недорогие и устойчивые в эксплуатации приборы, которые, видимо, позволят проводить крупномасштабные измерения энергетических параметров среды. Солнечный компонент обычно измеряют *пиргелиометрами* или *соляриметрами* (пиранометрами); в них используется термопара — спай двух металлов, который под действием потока световой энергии генерирует электрический ток, пропорциональный поступающей энергии. Инструменты для измерения общего потока энергии всех длин волн называются *радиометрами*. Радиометр для измерения чистой радиации имеет две поверхности (одна направлена вверх, другая — вниз) и записывает разность потоков энергии.

Единицы лучистой энергии, используемые здесь, а именно кал/см² (эта единица называется еще лэнгли) и ккал/м², нельзя путать с единицами освещенности, фут-канделой (1 фут-кандела = 1 люмен на 1 фут²) или люксом (1 люкс = 1 люмен на 1 м² ≈ 0,1 фут-кандела), которые относятся только к видимому свету. Поступление лучистой энергии нельзя точно перевести в единицу освещенности, поскольку яркость разных участков спектра неодинакова, однако можно считать, что горизонтальная поверхность с освещенностью в 1 фут-канделу получает лучистой энергии примерно 6700 кал/см² в 1 мин (Рейфснайдер и Лалл, 1965).

Для эколога интересны прекрасные сводки Гейтса (1962, 1963, 1965 и 1965а) по энергетическим характеристикам нашей среды обитания.

3. КОНЦЕПЦИЯ ПРОДУКТИВНОСТИ

Определения

Основная, или *первичная, продуктивность* экологической системы, сообщества или любой их части определяется как скорость, с которой лучистая энергия усваивается организмами-продуцентами (главным

образом зелеными растениями) в процессе фотосинтеза или хемосинтеза, накапливаясь в форме органических веществ, которые затем могут быть использованы в качестве пищи. В процессе производства органического вещества следует выделять четыре последовательных уровня, или ступени. *Валовая первичная продуктивность* — это общая скорость фотосинтеза, включая ту органику, которая за время измерений была израсходована на дыхание. Эту величину называют также «валовым фотосинтезом» или «общей ассимиляцией». *Чистая первичная продуктивность* — скорость накопления органического вещества в растительных тканях за вычетом того органического вещества, которое использовалось при дыхании растений за изучаемый период. Эту величину называют также «наблюдаемым фотосинтезом» или «чистой ассимиляцией». На практике, чтобы оценить валовую продукцию, данные по дыханию складывают с данными измерения «наблюдаемого» фотосинтеза. *Чистая продуктивность сообщества* — скорость накопления органического вещества, не потребленного гетеротрофами (т. е. чистая первичная продукция минус потребление гетеротрофами) за учетный период, обычно за вегетационный период или за год. Наконец, скорости накопления энергии на уровнях консументов называют *вторичной продуктивностью*. Поскольку консументы лишь используют ранее созданные питательные вещества, часть из них расходуя на дыхание, а остальное превращая в собственные ткани, вторичную продуктивность не делят на «валовую» и «чистую». Общий поток энергии на гетеротрофном уровне, аналогичный валовой продукции в случае автотрофов, следует называть не «продукцией», а «ассимиляцией». Во всех этих случаях термины «продуктивность» и «скорость продуцирования» вполне взаимозаменяемы. Даже когда термин «продукция» используется для обозначения количества накопленного органического вещества, всегда подразумевается и элемент времени — например, говоря о продукции сельскохозяйственной культуры,. мы подразумеваем урожай за год. Чтобы избежать путаницы, лучше указывать промежуток времени. В соответствии со вторым законом термодинамики (см. разд. 1) поток энергии с каждой ступенью уменьшается, так как при превращениях одной формы энергии в другую часть энергии теряется в виде тепла.

Высокие скорости продуцирования встречаются в естественных и искусственных экосистемах там, где физические факторы благоприятны, и особенно при дополнительном *поступлении энергии извне*, уменьшающем собственные затраты на поддержание жизнедеятельности. Такие поступления энергии могут иметь место в разной форме: в тропическом дождевом лесу — в форме работы ветра и дождя, в эстуарии — в форме энергии прилива, на возделываемом поле — в форме энергии ископаемого топлива и работы, совершаемой человеком или животными. Оценивая продуктивность экосистемы, необходимо учитывать как *утечки энергии*, связанные со сбором урожая, загрязнением среды, неблагоприятными климатическими условиями и другими типами стрессовых воздействий, способствующих отведению энергии от экосистемы, так и *поступления энергии*, которые увеличивают продуктивность, компенсируя потери тепла при дыхании (при «откачивании неупорядоченности», см. выше разд. 1), необходимые для поддержания биологической структуры

Объяснения

Ключевое слово в приведенных выше определениях — скорость. Всегда необходимо учитывать элемент времени, т. е. речь должна идти о количестве энергии, фиксированной за определенное время. Таким образом, биологическая продуктивность отличается от «выхода» в химии

или в промышленности. В двух последних случаях реакция заканчивается появлением определенного количества вещества, но в биологических сообществах процесс непрерывен во времени, так что обязательно надо относить продукцию к выбранной единице времени (например, говорить о количестве пищи, произведенном за день или за год). В общем продуктивность экосистемы говорит о ее «богатстве». В богатом продуктивном сообществе может быть больше организмов, чем в менее продуктивном, но это отнюдь не общее правило. *Наличную биомассу, или урожай на корню в данное время, нельзя путать с продуктивностью.* Об этом уже говорилось выше, но повторение не будет лишним, так как студенты, изучающие экологию, часто путают эти две величины. Первичную продуктивность системы или продукцию компонента популяции обычно нельзя определить простым подсчетом и взвешиванием (т. е. «переписью») имеющихся организмов, хотя по данным об урожае на корню можно получить верные оценки чистой первичной продуктивности, если размеры организмов велики и живое вещество некоторое время накапливается, не расходуясь (пример — сельскохозяйственные культуры). Но поскольку мелкие организмы «оборачиваются» быстро и, кроме того, поскольку организмы всех размеров часто «потребляются» по мере их «производства», размер урожая на корню мало что может сказать о продуктивности. Так, на богатом пастбище, выедаемом скотом, урожай травы на корню, очевидно, будет гораздо меньше, чем на менее продуктивном пастбище, на которое в период измерений не выгоняли скот. Ситуацию «выедаемого пастбища», видимо, можно встретить в самых разнообразных природных сообществах, в которых имеются гетеротрофы; здесь «потребление» происходит почти одновременно с «производством». В гл. 2 был подчеркнут контраст в этом отношении между прудом и лугом. Как мы увидим позже, при оценке сравнительных преимуществ культуры водорослей перед обычным сельским хозяйством как источником пищи для человека необходимо учитывать соотношения между урожаем на корню, способом сбора урожая и продуктивностью.

Табл. 5 позволяет уяснить различные способы исчисления продукции, важное различие между валовой и чистой первичной продукцией и связь разных типов продукции с поступлением солнечной энергии. Заметим, что поглощается лишь около половины всей лучистой энергии (в основном в видимой области спектра) и что самое большее около 5% ее (10% поглощенной энергии) может в самых благоприятных условиях превратиться в продукт фотосинтеза. Затем значительная часть (не менее 20%, а обычно около 50%) этой потенциальной пищи (чистой продукции) человека и животных расходуется на дыхание растений.

Следует подчеркнуть, что в табл. 5 приведены обобщенные данные по «долговременным» переносам энергии, т. е. за год или за еще больший промежуток времени. В самое продуктивное время вегетационного периода, особенно в длинные летние дни на севере, в валовую продукцию может превращаться более 5% общего дневного поступления солнечной энергии и за сутки более 50% валовой продукции может перейти в чистую первичную продукцию (табл. 6). Но даже в самых благоприятных условиях столь высокая дневная продуктивность не может сохраняться весь год, и невозможно получать такие высокие урожаи на больших сельскохозяйственных площадях (сравните данные, приведенные в табл. 6, с цифрами в последней колонке табл. 11).

Высокая продуктивность и высокое отношение чистого урожая к валовому поддерживаются ценой больших вложений энергии, затрачиваемой на обработку земли, орошение, удобрение, селекцию, борьбу

ТАБЛИЦА 5

Соотношение между поступлением солнечной энергии и первичной продуктивностью

А. Использование в процентах

	1	2	3	3
	Общая лучистая энергия солнца	Поглощено на автотрофном уровне	Валовая первичная продукция	Чистая первичная продукция (доступная гетеротрофам)
Максимум	100	50	5	4
Среднее в благоприятных условиях	100	50	1	0,5
Среднее для биосферы	100	<50	0,2	0,1

Б. Эффективность в процентах

	Максимум	Среднее в благоприятных условиях	Среднее для всей биосферы
1—2	50	50	<50
1—3	5	1	0,2
2—3	10	2	0,4
3—4	80	50	50
1—4	4	0,5	0,1

В. В ккал/(м^2·год) (округленные цифры)

Лучистая энергия		Валовая первичная продукция	Чистая первичная продукция
1 000 000	Максимум	50 000	40 000
	Среднее для плодородных областей[1)]	10 000	5 000
	Открытые океаны и полуаридные областн[2)]	1 000	500
	Среднее для биосферы[3)]	2 000	1 000

[1] Влага, питательные вещества и температура строго не лимитированы; есть добавочные поступления энергии (см. текст).
[2] Влага, питательные вещества или температура являются лимитирующими факторами.
[3] Основано на оценках для общей продуктивности — 10^{18} ккал и для площади всей биосферы — $5 \cdot 10^8$ км^2.

с вредными насекомыми. В горючем, которое расходуется сельскохозяйственными машинами, заключено не меньше энергии, чем в солнечных лучах, падающих на поля, и можно рассчитать, сколько калорий или лошадиных сил нужно превратить в тепло, чтобы вырастить урожай. Подобным же образом энергия приливов может повышать продуктивность природной прибрежной экосистемы, замещая часть энергии, затраченной при дыхании, которая иначе должна была бы расходоваться на перенос минеральных веществ, а также транспорт пищи и отходов. Всякий источник энергии, уменьшающий затраты на самоподдержание экосистемы и увеличивающий ту долю энергии, которая может перейти в продукцию, называется *вспомогательным потоком энергии* или *добавочной энергией* (Г. Одум, 1967, 1967а).

Интересно сравнить данные по трем культурам, приведенные в табл. 6. В орошенной пустыне мощный приток солнечной энергии дает очень высокую валовую продукцию, но чистая продукция здесь не выше, чем в северных областях, где света меньше. Из-за высокой температуры

ТАБЛИЦА 6

Соотношение между солнечным излучением и валовой и чистой продукцией (за день) сельскохозяйственных культур при интенсивном ведении хозяйства в благоприятных условиях вегетационного сезона[1]

	Солнечное излучение (СИ), ккал/(м²·день)	Валовая продукция (ВП), ккал/(м²·день)	Чистая продукция (ЧП), ккал/(м²·день)	ВП/СИ, %	ЧП/СИ, %	ЧП/ВП, %
Сахарный тростник, Гавайи	4 000	306	190	7,6	4,8	62
Орошаемая кукуруза, Израиль	6 000	405	190	6,8	3,2	47
Сахариая свекла, Англия	2 650	202	144	7,7	5,4	72

[1] Монтис (1965).

и трудности поддержания тока воды через растение велик расход валовой продукции на дыхание. Иначе говоря, в жарком климате поддержание структуры обходится растению дороже. Возможно, это одна из причин более низких урожаев риса в экваториальных областях по сравнению с умеренными; другой причиной может быть меньшая длина дня вблизи экватора (Бест, 1962).

Естественные сообщества, получающие добавочную энергию от природных ее источников, дают наибольшую валовую продуктивность. Уже говорилось о роли приливов в прибрежной зоне эстуариев. Другой пример естественного поступления добавочной энергии — совмест-

ТАБЛИЦА 7

Годовая продукция и дыхание в ккал/(м²·год) в развивающихся и устойчивых экосистемах[1]

	Поле люцерны (США)[2]	Молодые посадки сосен (Англия)[3]	Дубово-сосновый лес среднего возраста (Нью-Йорк)[4]	Большой ручей (Силвер-Спрингс, Флорида)[5]	Спелый дождевой лес (Пуэрто-Рико)[6]	Прибрежный пролив (Лонг-Айленд, шт. Нью-Йорк)[7]
Валовая первичная продукция (*GPP*)	24 400	12 200	11 500	20 800	45 000	5700
Автотрофное дыхание (R_A)	9 200	4 700	6 400	12 000	32 000	3200
Чистая первичная продукция (*NPP*)	15 200	7 500	5 000	8 800	13 000	2500
Гетеротрофное дыхание (R_H)	800	4 600	3 000	6 800	13 000	2500
Чистая продукция сообщества (*NCP*)	14 400	2 900	2 000	2 000	Очень мала или отсутствует	Очень мала или отсутствует
Отношение *NPP/GPP* (в %)	62,3	61,5	43,5	42,3	28,9	43,8
Отношение *NCP/GPP* (в %)	59,0	23,8	17,3	9,6	0	0

[1] Коэффициент пересчета сухого вещества и углерода в килокалории — по табл. 3. Все цифры округлены до ста.

[2] По Томасу и Хиллу (1949). Гетеротрофное дыхание оценивается как 5%-ная потеря из-за насекомых и паразитов.

[3] По Овингтоиу (1961). Средияя годовая продукция; 0—50 лет; посадка одного вида. Оценка *GPP* сделана по измерениям потерь на дыхание у молодых сосен (Транквиллини, 1959). Часть *NCP* собирается (выводится из системы) человеком при лесозаготовках.

[4] По Вудвеллу и Уиттэкеру (1968). Естествеиное возобновление после пожара; возраст 45 лет; лесозаготовки не ведутся.

[5] По Г. Т. Одуму (1957).

[6] По Г. Т. Одуму и Пиджину (1970).

[7] По Райли (1956).

ное действие ветра, дождя и испарения в тропическом дождевом лесу, которое позволяет листьям наилучшим образом использовать щедрый приток солнечной энергии. Как показано в табл. 7, валовая первичная продуктивность тропического дождевого леса может сравниться с наивысшими достижениями сельского хозяйства или даже превосходит их. В общем по валовой продуктивности культурные экосистемы не превосходят некоторые природные. Конечно, человек увеличивает продуктивность, доставляя воду и питательные вещества туда, где они служат лимитирующими факторами (например, в пустынях и злаковниках). Но больше всего человек увеличивает чистую первичную продукцию и чистую продукцию сообщества, направляя в сообщества дополнительную энергию и уменьшая тем самым расход продукции на автотрофном и гетеротрофном уровнях (и увеличивая при этом урожай на потребу себе самому). Г. Одум (1967) так охарактеризовал этот важный момент:

«Своим успехом в приспособлении некоторых природных систем к собственным нуждам человек в основном обязан включением в растительные и животные системы дополнительных рабочих цепей, в которых расходуется энергия таких богатых источников, как ископаемое горючее и расщепляющиеся материалы. Сельское и лесное хозяйство, животноводство, разведение водорослей в культуре и т. п. требуют огромных потоков дополнительной энергии, которая выполняет немалую часть работы, в естественных условиях производящуюся за счет самой системы. При появлении этой дополнительной поддержки виды, входившие в естественную систему, оказываются неприспособленными к новой ситуации; поскольку их генетическая программа заставляет их по-прежнему выполнять всю работу, никакого выигрыша не получается. Но виды, не приспособленные к «самообслуживанию», в таких условиях получают преимущество и им благоприятствует как искусственный, так и естественный отбор. Далеко зашедшее одомашнивание превращает организмы в «живые машины для производства органики»; таковы куры-несушки и молочные коровы, которые еле держатся на ногах. Работа этих организмов по самоподдержанию заменяется работой новых механизмов — энергия для них и управленне ими находятся в руках человека. На самом деле прн интенсивном ведении сельского хозяйства большая часть энергии для производства картофеля, мяса и хлеба берется не от Солнца, а из ископаемого топлива. Широкая публика плохо это себе представляет. Например, многие думают, что большие успехи сельского хозяйства объясняются только умением человека создавать новые генетические варианты. Но использование этих вариантов рассчитано на большой расход дополнительной энергии. Деятели, пытающиеся помочь развивающимся странам поднять эффективность их сельского хозяйства, не обеспечив значительных дополнительных вложений энергии, просто не понимают реального положения дел. Основанные на опыте высокоразвитых стран рекомендации для развивающихся стран могут иметь успех только в том случае, если они сопровождаются подключением к богатым источникам дополнительной энергии...»[1]

Другими словами, до трагичного наивны те, кто полагает, что мы можем поднять сельскохозяйственное производство в так называемых «развивающихся странах», просто послав туда семена и несколько «сельскохозяйственных советников». Культуры, выведенные специально для индустриализованного сельского хозяйства, требуют дополнительных эффективных затрат, на которые они и рассчитаны! Можно привес-

[1] Odum H. T., 1967. The Marine Systems of Texas. In: Pollution and Marine Ecology (T. A. Olson and F. J. Burgess, eds.), p. 143, John Wiley and Sons.

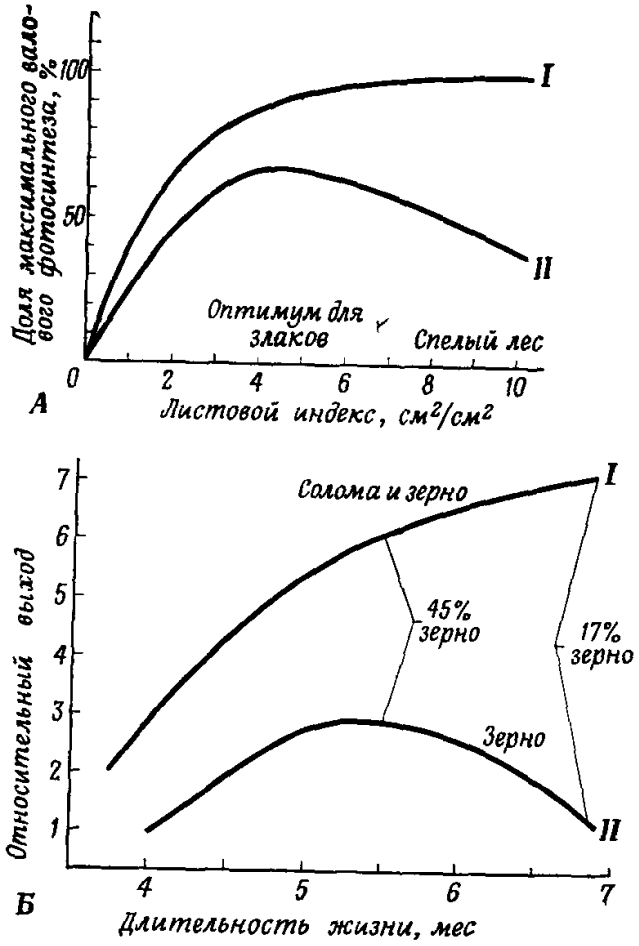
ти конкретные цифры расхода энергии[1]: рассчитано, что в американском сельском хозяйстве на каждый гектар пахотной земли за год используется 1 л. с. добавочной механической энергии, а в Азии и Африке — в среднем около 0,1 л. с. на гектар. В США один гектар дает примерно в 3 раза больший урожай, чем в Азии и Африке (см. табл. 11), но при этом здесь тратится в 10 раз больше дорогой вспомогательной энергии, чего развивающиеся страны при современном состоянии их экономики не могут себе позволить. На фиг. 203 показаны приблизительные соотношения между выходом пищевой продукции и потоками дополнительной энергии, а на фиг. 159, *В—Д* сравниваются количественные модели потоков энергии в более и менее обеспеченном энергией сельском хозяйстве.

Рассматривая общую концепцию энергетических «субсидий», надо сделать еще одно замечание. Фактор, в одних условиях увеличивающий продуктивность, в других условиях может способствовать утечке энергии, уменьшая продуктивность. Так, усиленная эвапотранспирация в сухом климате приводит к перерасходу энергии, а во влажном климате, например, дает дополнительную энергию (Г. Одум и Пиджин, 1970). Экосистемы проточных вод, такие, как включенный в табл. 7 ручей во Флориде, обычно более продуктивны, чем экосистемы стоячих вод, но слишком быстрый (и потому действующий разрушительно) или же нерегулярный поток воды снижает продуктивность. Ровная смена приливов и отливов на засоленных маршах, в заросших мангрови эстуариях или на коралловых рифах способствует высокой продуктивности этих сообществ, но на северных скалистых побережьях, зимой страдающих от льда, а летом от жары, приливно-отливные течения могут отнимать энергию у сообщества. Даже в сельском хозяйстве попытки человека помочь природе часто приводят к нежелательным последствиям. Например, вспашка почвы на севере благотворна, но на юге она приводит к быстрому выщелачиванию питательных веществ и потере органического вещества, что может сильно повредить будущим урожаям. Симптоматично, что агрономы сейчас серьезно обсуждают возможность ведения «беспахотного» земледелия — обнадеживающий сдвиг в сторону концепции «разума, помогающего природе, а не борющегося с ней». Наконец, и некоторые типы загрязнений, например обработанные сточные воды, могут в зависимости от объема и периодичности сброса оказаться благоприятным фактором, увеличивающим продуктивность, или служить источником стресса (см. фиг. 216). Если обработанные сточные воды попадают в экосистему с постоянной умеренной скоростью, то они могут способствовать повышению продуктивности, однако массивный их сброс через нерегулярные промежутки времени может почти полностью уничтожить систему как биологическую единицу. В гл. 9 концепция «пульсирующей стабильности» обсуждается подробнее.

В табл. 7 приведены примеры различных экосистем — от используемых человеком молодых развивающихся до зрелых, стабильных. Расположив их в таком именно порядке, легко заметить некоторые важные закономерности в соотношении валовой первичной продукции, чистой первичной продукции и чистой продукции сообщества. Системы с быстрым развитием, или «цветущие» (т. е. такие, в которых на недолгое время развивается высокая продукция), например поле люцерны, обычно характеризуются высокой чистой первичной продукцией, и если они защищены от консументов, то и высокой чистой продукцией сообщества. Уменьшение гетеротрофного дыхания может быть либо ре-

---

[1] The World Food Problem, edited by I. L. Bennett and H. L. Robinson, Vol. II, pp. 397—398.



Фиг. 15. Диаграмма продуктивиости зерновых культур.

Видно, что максимальный урожай съедобных частей не совпадает с максимумом общей продукции всего растения. *А.* Соотношение между валовой первичной продукцией (*I*) и чистой первичной продукцией (*II*) при увеличении листового индекса (выраженная в квадратных сантиметрах площадь освещенных листьев на каждый квадратный сантиметр поверхности почвы). Объяснение сравнения со спелым лесом см. в тексте (из Монтейта, 1965, по Влэку, 1963). *Б.* Влияние длительности вегетационного периода на урожай зерна (*II*) и общего сухого вещества наземных частей — зерна и соломы (*I*) риса (Бест, 1962).

зультатом действия развившихся в процессе эволюции механизмов самозащиты (таких, как системные инсектициды или целлюлозные структуры у растений), либо следствием поступления энергии извне, о чем уже говорилось. В стабильных сообществах валовая первичная продукция обычно полностью расходуется на автотрофное и гетеротрофное дыхание, так что в конце годового цикла имеется лишь небольшая чистая продукция сообщества или же ее совсем не остается. Для поддержания сообществ с большой биомассой или «урожаями на корню», типа дождевого леса, необходим большой объем автотрофного дыхания, так что в таких сообществах отношение NPP/GPP невелико (табл. 7). На самом деле в таких экосистемах, как лес, при измерениях трудно разделить автотрофное и гетеротрофное дыхание. Так, потребление кислорода или выделение CO_2 стволом большого дерева или его корневой системой примерно поровну складывается из дыхания ассоциированных с деревом микроорганизмов (многие из которых полезны для дерева) и дыхания живых тканей. Поэтому оценки автотрофного дыхания, а следовательно, и чистой первичной продукции, полученные вычитанием R_A из GPP, для наземных сообществ, перечисленных в табл. 7, являются лишь грубым приближением и имеют больше теоретическую, нежели практическую ценность. Это надо особенно подчеркнуть, так как во многих обзорных работах по первичной продукции, появившихся в 60-х годах (см., например, Уэстлейк, 1963; Лайс, 1964), в которых сравнивается чистая первичная продукция самых разных сообществ — от водных с низкой биомассой и зерновых культур до лесов с высокой биомассой, — на самом деле речь идет о чистой продукции сообщества (т. е. сухой вес накопившегося в сообществе органического вещества).

Возможно, общая картина взаимосвязи валовой и чистой продукции станет яснее после рассмотрения графических моделей, приведенных на фиг. 15. Эти диаграммы основаны на данных по зерновым культурам, но мы полагаем, что выявленные здесь принципы применимы и ко всем природным экосистемам. Индекс листовой поверхности (листовой индекс), отложенный на фиг. 15, *А* по оси абсцисс, можно считать мерой фотосинтезирующей биомассы. Максимальная чистая продукция соответствует листовому индексу, близкому к 4 (т. е. когда площадь освещенных листьев в 4 раза больше площади, занятой растениями), тогда

как максимум валовой продукции достигается при листовом индексе 8—10; этот уровень и характерен для спелых лесов (см. табл. 53). На высших уровнях чистая продукция уменьшена в связи с большими расходами на дыхание, необходимыми для поддержания массы листьев и опорных тканей.

Далее, очевидно, что наибольшая продукция зерна приходится на более раннюю стадию развития растений, чем максимальная общая чистая продукция (накопление сухого вещества) (фиг. 15, *Б*). В последние годы урожаи зерновых значительно повысились благодаря тому, что было обращено внимание на структуру урожая. Выведены сорта с высоким отношением веса зерна к весу соломы, которые к тому же быстро дают листья, так что листовой индекс достигает 4 и остается на этом уровне до самой жатвы, которая проводится в момент наибольшего накопления питательных веществ (см. Лумис и др., 1967; Арми и Грир, 1967). Такой искусственный отбор не обязательно увеличивает общую продукцию сухого вещества для всего растения; он приводит к перераспределению этой продукции, в результате чего больше продукции приходится на зерно и меньше — на листья, стебли и корни (см. табл. 36).

Можно сказать, что природа стремится увеличить валовую, а человек — чистую продукцию. В гл. 9 мы подробно обсудим причины такого расхождения стратегии человека и природы, а также суть этого расхождения с точки зрения теории развития экосистемы и использования земли человеком. Диаграмма, представленная на фиг. 15, возможно, одна из самых важных в книге (в смысле ее значения для человека), поэтому рассмотрите ее внимательно!

Теперь можно соотнести принципы биогеохимического круговорота (гл. 4) с принципами энергетики экосистем. Важно отметить, что вещества циркулируют в системе в отличие от энергии. Азот, фосфор, углерод, вода и другие вещества, входящие в состав живого, циркулируют через систему сложным и изменчивым образом. Напротив, энергия, однажды использованная каким-либо организмом, превращается в тепло и теряется для экосистемы. Так, есть, например, цикл азота (это означает, что азот может много раз циркулировать в системе живых и неживых тел), но нет цикла энергии. Жизнь поддерживается постоянным притоком солнечной энергии извне. Если можно измерить поток энергии, то в конце концов можно определить и продуктивность. Как мы увидим, на практике измерить поток энергии не так просто.

Примеры

Ступенчатый поток энергии через экосистему иллюстрируется гипотетической моделью экосистемы соевого поля (табл. 8). В этой модели принято, что система находится в стабильном состоянии, при котором за годовой цикл нет ни чистой потери, ни чистой прибыли органического вещества в почве. Культуры растений на жидкой питательной среде (при этом микроорганизмов гораздо меньше, чем в природных условиях) показали, что не менее 25% того, что произведено растением, расходуется на его же нужды (дыхание). Еще по крайней мере 5%, видимо, потребляют азотфиксирующие бактерии в корневых клубеньках и микоризные грибы, ассоциированные с зоной всасывания корневой системы (гл. 7, разд. 19). Важно подчеркнуть, что полезные микроорганизмы тратят энергию углеводов, синтезированных растением, на фиксацию азота и помощь в транспорте питательных веществ (Аллисон, 1935). Таким образом, это микробное дыхание не менее полезно и необходимо, чем дыхание самих тканей растения. Даже при интенсивной

борьбе с вредителями и болезнями еще 5—10% валовой продукции, очевидно, теряется из-за поражения насекомыми, нематодами и патогенными микроорганизмами. Для макроконсументов — человека и домашних животных — остается лишь около половины (не более 65%) общего продукта фотосинтеза. Примерно половина этой чистой продукции сообщества (или около трети валовой продукции) — богатые энергией семена (бобы), вполне пригодные в пищу и легко собираемые. Человек сам решает, собрать ли с поля «сено» или оставить его (как показано в табл. 8), чтобы поддержать структуру почвы и дать энергию свободноживущим микроорганизмам, многие из которых фиксируют азот и выполняют другую полезную работу. Если человек решит убрать всю чистую продукцию, то в дальнейшем ему придется «расплатиться» за это работой по восстановлению плодородия почвы. Если он к тому же хочет устранить все гетеротрофное потребление (кроме своего собственного) посредством интенсивного нспользования пестицидов широкого спектра действия, то он рискует совершить «массовое убийство» — уничтожить наряду с вредными также полезные микроорганизмы (из-за чего снизится урожай) и отравить самого себя, загрязнив свою пищу и воду.

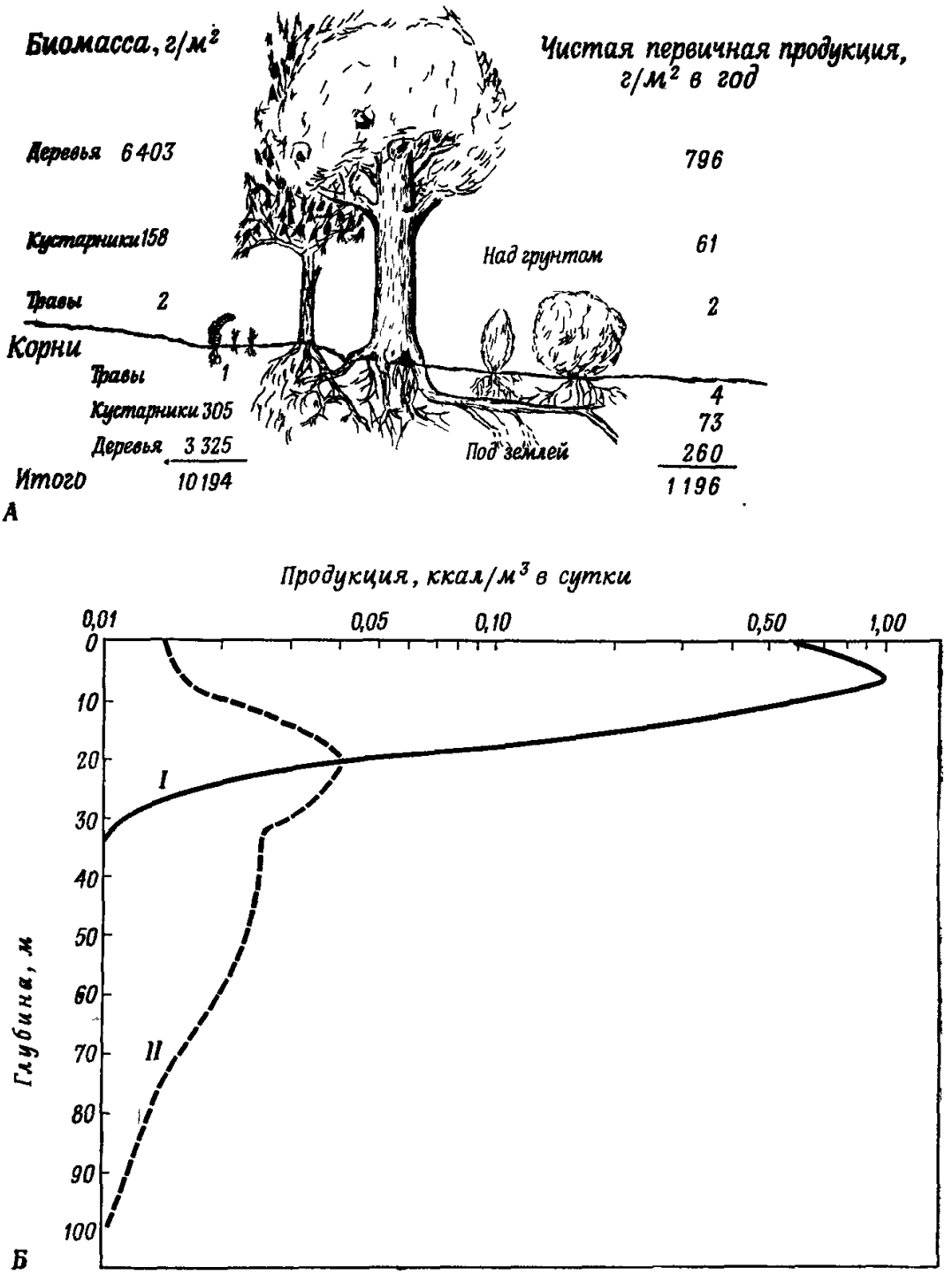
ТАБЛИЦА 8

Распределение энергии валовой продукции в культурной экосистеме сои (Glycine max); гипотетический годовой бюджет [1]

Поток энергии	Использованная валовая продукция, %	Остаток валовой продукции, %
1. Дыхание растений	25	—
Теоретическая чистая первичная продукция	—	75
2. Симбиотические микроорганизмы (азотфиксирующие бактерии и микоризные грибы[2])	5	—
Чистая первичная продукция, затраченная на нужды полезных симбионтов	—	70
3. Корневые нематоды, насекомые-фитофаги, патогенные организмы	5[3]	—
Чистая продукция сообщества, первично потребленная «вредителями»	—	65
4. Бобы, собранные человеком (вынос из системы)	32	—
Стебли, листья и корни, оставшиеся в поле	—	33
5. Органическое вещество, разложившееся в почве и подстилке	33	—
Годовой прирост	—	0

1) С изменениями по Гордену (1969).
2) Грибы-мутуалисты, способствующие всасыванию минеральных веществ корнями (см. стр. 299).
3) Такой небольшой процент возможен лишь благодаря дополнительным энергетическим затратам (ископаемое горючее, мышечная сила людей и животных, использованная при обработке земли, внесение пестицидов и т. д.).

В целом модель «соевой экосистемы» иллюстрирует два важных положения. Во-первых, поскольку трудно провести четкую грань между дыханием растений и дыханием связанных с ними микроорганизмов, трудно разделить чистую первичную продукцию и чистую продукцию сообщества. Как уже отмечено в предыдущем разделе, это обстоятельство особенно важно при изучении лесов или других сообществ с большой биомассой, в которых соответственно больше энергии идет на дыхание. Во-вторых, такой «предусмотрительный» консумент, как человек, не должен стремиться получать более одной трети валовой (или половины чистой) продукции, если он не готов поставлять энергию для замены тех «механизмов самообслуживания», которые развились в при-

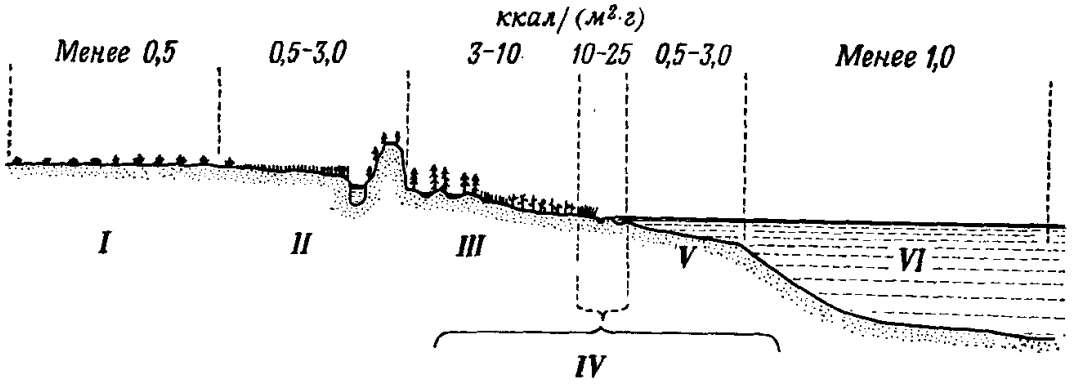


Фиг. 16. Сравненне вертикального распределения первичной продукции и биомассы в лесу (*А* — по даиным Уиттэкера и Вудвелла, 1969, для молодого дубово-соснового леса) и в море (*Б* — по данным Карри, 1958, для северо-западной Атлантики).

Заметен резкий контраст между быстрым оборотом в море (отношенне *B*/*P* на этом рнсунке составляет 2—4 дня) и медленным оборотом в лесу (*B*/*P* — 9 лет). *I* — прибрежные воды; *II* — открытый океан.

роде, чтобы обеспечить долговременное поддержание первичной продукции в биосфере.

На фиг. 16 показано вертикальное распределение первичной продукции и ее отношение к биомассе. Здесь сравниваются лес (фиг. 16, *А*), для которого время оборота (отношение биомассы к продуктивности) измеряется в годах, и море (фиг. 16, *Б*), для которого время оборота измеряется днями. Даже если в лесу считать «продуцентами» только зеленые листья, масса которых составляет всего 1—5% всей биомассы леса (см. фиг. 21 и гл. 14, разд. 5), и сравнивать с фитопланктоном



Фиг. 17. Мировое распределение первичной продукции экосистем основных типов, выраженное в годовой валовой продукции (в тысячах ккал на 1 м²) (Ю. Одум, 1963).

Лишь сравнительно небольшая часть биосферы является плодородной в естественных условиях. *I* — пустыня; *II* — степи, глубокие озера, горные леса, некоторые сельскохозяйственные угодья, *III* — влажные леса и вторичные сообщества, мелководные озера, влажные степи и большая часть сельскохозяйственных угодий; *IV* — некоторые эстуарии, источники, коралловые рифы, наземные сообщества на аллювиальных равнинах, сельскохозяйственные угодья при затрате дополнительной энергии, *V* — воды континентального шельфа, *VI* — океаническая область.

только их, во время замещения продуцентов в лесу все же больше. В более плодородных прибрежных водах первичная продукция приурочена к верхнему слою воды толщиной около 30 м, а в более чистых, но бедных водах открытого моря зона первичной продукции может простираться вниз на 100 м и ниже. Вот почему прибрежные воды кажутся темно-зелеными, а океанские — синими. Во всех районах моря пик фотосинтеза приходится на слой воды, лежащий непосредственно под поверхностным слоем, так как циркулирующий в воде фитопланктон адаптирован к сумеречному освещению и яркий солнечный свет ему вреден. В лесу фотосинтезирующие единицы (листья) неподвижны; поэтому листья деревьев адаптированы к солнечному свету, а листья подлеска — к тени (фиг. 18).

Предпринимались многочисленные попытки оценить первичную продуктивность биосферы в целом (см. Райли, 1944; Лайс, 1964). В табл. 9 приведены осторожные оценки валовой первичной продуктивности основных типов экосистем, округленные оценки площади, занятой экосистемами каждого типа, и общая валовая продуктивность суши и воды. Анализ оценок средних величин для больших площадей показывает, что продуктивность колеблется в пределах двух порядков (в 100 раз) — от 200 до 20 000 ккал на 1 м² в год — и что общая валовая продукция Земли имеет порядок 10^{18} ккал в год. Общее распределение мировой продуктивности показано на фиг. 17.

Обширные пространства Земли попадают в категорию низкопродуктивных из-за таких ограничивающих факторов, как вода (в пустынях и степях) или питательные вещества (в открытом океане). Хотя площадь суши составляет всего около одной четверти общей площади Земли, суша, видимо, превосходит океаны по своей продукции, так как бо́льшая часть океанских вод в основном «пустынна». Хотя в принципе «моределие» (морское сельское хозяйство) возможно в эстуариях и вдоль берегов, интенсивное «возделывание» открытого океана вряд ли рационально (кроме того, оно могло бы нарушить равновесие атмосферы; см. гл. 2, разд. 3).

Надо отметить, что на отдельных особенно благоприятных участках экосистем каждого типа продукция может быть вдвое (а то и в несколько раз) больше, чем указано в табл. 7, в которой приводятся средние данные. За верхний предел валовой продукции фотосинтеза для практических расчетов следует принять величину 50 000 ккал/м² в год. Чело-

ТАБЛИЦА 9

Оценки валовой первичной продукции (за год) всей биосферы и распределение этой продукции между основными экосистемами

Экосистемы	Площадь, 10^6 км^2	Валовая первичная продуктивность, ккал/(м^2·год)	Общая валовая продукция, 10^{16} ккал/год
Морские[1]			
Открытый океан	326,0	1000	32,6
Прибрежные воды	34,0	2000	6,8
Районы подъема холодных вод	0,4	6000	0,2
Эстуарии и рифы	2,0	20 000	4,0
Промежуточный итог	362,4	—	43,6
Наземные[2]			
Пустыни и тундры	40,0	200	0,8
Луга и пастбища	42,0	2500	10,5
Сухие леса	9,4	2500	2,4
Бореальные хвойные леса	10,0	3000	3,0
Возделываемые земли (без энергетических затрат или с небольшими затратами)	10,0	3000	3,0
Влажные леса умеренной зоны	4,9	8000	3,9
Механизированное сельское хозяйство	4,0	12 000	4,8
Влажные тропические и субтропические (широколиственные вечнозеленые) леса	14,7	20 000	29,0
Промежуточный итог	135,0	—	57,4
Вся биосфера (округленные цифры, без учета полярных ледниковых шапок)	500,0	2000	100,0

[1] Продуктивность моря получена путем умножения чистой продукции углерода по оценкам Райтера (1969) на 10 (чтобы перейти к килокалориям), последующего умножения на 2 для получения валовой продукции и прибавления к ней оценки продукции эстуариев (не рассчитанной Райтером)

[2] Цифры продуктивности наземных экосистем основаны на данной Лайсом (1963) оценке чистой продукции. Чтобы получить валовую продуктивность, эта оценка удвоена для систем с низкой биомассой и утроена для систем с большой биомассой (и интенсивным дыханием). Данные по тропическим лесам увеличены в соответствии с результатами последних исследований; механизированное сельское хозяйство Европы, Северной Америки и Японии в таблице охарактеризовано отдельно от традиционного сельского хозяйства, характерного для большинства других районов мира.

веку придется подгонять свои нужды под этот предел, пока не удастся убедительно доказать, что усвоение солнечной энергии путем фотосинтеза можно сильно повысить, не подвергая при этом опасности нарушить равновесие других, более важных ресурсов жизненного круговорота. Годовая продукция большинства сельскохозяйственных культур невелика, поскольку однолетние зерновые продуктивны лишь на протяжении нескольких месяцев (менее полугода). Получение двойных урожаев за счет выращивания таких культур, которые дают продукцию в течение всего года, может приблизить валовую продуктивность к уровню лучших природных сообществ. Вспомним, что чистая первичная продукция составляет около половины валовой продуктивности и что урожай зерновых, доступный человеку, не превышает одной трети валовой продуктивности. Кроме того, как уже говорилось, стремление получить максимальный урожай может на самом деле привести к уменьшению валовой продукции.

Как и оценка 1970 г., любая оценка продуктивности биосферы может быть лишь очень грубой, возможно, не более близкой к действительности, чем простая догадка. Прежде всего, проведено мало измерений, да и методы, а также единицы измерения столь различны, что нелегко перевести полученные данные в «единую энергетическую валюту» — калории. Будем надеяться, что исследования, начатые в рамках

Международной биологической программы, покажут, насколько оценка в 10^{18} ккал близка к реальности и до какой степени человек может повысить продуктивность биосферы, не загрязняя свою жизненную среду.

Дополнительные данные по продуктивности различных экосистем рассматриваются в части II этой книги. Много ценного можно узнать из обзоров, а также из трудов симпозиумов: по морской и водной продуктивности — Стеман-Нильсен, 1963; Голдмен (ред.), 1965; Реймонт, 1966; Стрикленд, 1965; Райтер, 1969; по продуктивности суши — Лайс, 1962; Уэстлейк, 1963; Ньюболд, 1963; Вудвелл и Уиттэкер, 1968; Экарт (ред.), 1968; по продуктивности зерновых — Харт (ред.), 1962; Эвенс (ред.), 1963; Сан-Пьетро и др. (ред.), 1967. А вот некоторые основные работы по теории продуктивности: Линдеман, 1942; Ивлев, 1945; Макфедьен, 1949; Г. Т. Одум, 1956, 1967а и 1971.

В заключение рассмотрим еще один пример — энергетический бюджет поросшего рогозом болота (табл. 10).

ТАБЛИЦА 10

Энергетический бюджет болота, поросшего рогозом (Typha)[1]

	За год		За вегетационный период			
	общее излучение		общее излучение		видимое излучение	
	ккал/м²	%	ккал/м²	%	ккал/м²	%
Солнечное излучение	1 292 000	100	760 000	100	379 000	100
Фотосинтез (валовой)	8 400	0,6	8 400	1,1	8 400	2,2
Отражение	439 000	34,0	167 000	22,0	11 400	3,0
Эвапотранспирация	413 000	32,0	292 000	38,4	359 000	94,8
Теплопроводность — конвекция	431 000	33,4	293 000	38,5		

[1] По Брею (1962).

Здесь мы опять возвращаемся к вопросам общей «солнечной энергетики» местообитания, о которой шла речь в разд. 1 этой главы. Еще раз подчеркнем, что, хотя лишь 1% солнечного излучения, улавливаемый в процессе фотосинтеза, особенно важен с экологической точки зрения, так как эта часть энергии идет непосредственно на поддержание жизни, остальные 99% отнюдь не пропадают впустую. Они поддерживают круговорот воды и минеральных веществ, удерживают температуру среды на определенном уровне, так что она меняется в сравнительно узком диапазоне, совместимом с жизнедеятельностью протоплазмы. Эти потоки энергии не менее важны для жизни, чем пища. Итак, прежде чем стремиться собрать как можно больший «урожай солнца», надо вспомнить о первом законе термодинамики (сохранения энергии). Отводя поток энергии от одного пути, мы уменьшаем какой-то другой поток, который может оказаться важнее для существования экосистемы.

Использование первичной продукции человеком

Первичная продукция в форме пищи для человека охарактеризована в табл. 11 и 12.

В табл. 11 урожаи и рассчитанная чистая первичная продукция основных пищевых культур в «развитых» и «развивающихся» странах сравниваются со средними данными для всего мира. Развитой страной считают такую, в которой валовой национальный продукт (ВНП) на душу населения составляет не менее 600 долл., а обычно — более

ТАБЛИЦА 11

Ежегодный урожай пищи и оценки чистой первичной продукции главных пищевых культур на трех уровнях хозяйства: 1) механизированное сельское хозяйство (США, Канада, Европа или Япония); 2) не механизированное или слабомеханизированное хозяйство (Индия, Бразилия, Индонезия или Куба) и 3) средние данные по всему миру

	Съедобные части растений		Чистая первичная продукция	
	урожай[1], кг/га	калорийность[2], ккал/м²	продукция сухого вещества[3], ккал/м²	темп роста в вегетационный период[4], ккал/м² в день
		1 450		24,4
Пшеница — Нидерланды	4 400	300	4 400	5,0
Индия	900		900	
Средние показатели по всему миру	1 300	430	1 300	7,2
Кукуруза — США	4 300	1 510	4 500	25,0
Индия	1 000	350	1 100	6,1
Средние показатели по всему миру	2 300	810	2 400	13,3
Рис — Япония	5 100	1 840	5 500	30,6
Бразилия	1 600	580	1 700	9,4
Средние показатели по всему миру	2 100	760	2 300	12,8
Картофель — США	22 700	2 040	4 100	22,8
Индия	7 700	700	1 400	7,8
Средние показатели по всему миру	12 100	1 090	2 200	12,2
Бататы и ямс — Япония	20 000	1 800	3 600	20,0
Индонезия	6 300	570	1 100	6,1
Средние показатели по всему миру	8 300	750	1 500	8,3
Соя — Канада	2 000	800	2 400	13,3
Индонезия	640	260	780	4,3
Средние показатели по всему миру	1 200	480	1 400	7,8
Сахар — Гавайские *о*-ва (тростниковый)	11 000	4 070	12 200	67,8
Нидерланды (свекловичный)	6 600	2 440	7 300	40,6
Куба (тростниковый)	3 300	1 220	3 700	20,6
Средние показатели по всему миру (тростниковый и свекловичный сахар)	3 300	1 220	—	—

[1] Средние величины за 1962—1966 гг. взяты из «Production Jearbook», Vol. 21 (1966), ФАО, ООН.

[2] Рассчитано исходя из следующей калорийности собранного урожая (в ккал/г): пшеница — 3,3; кукуруза — 3,5; рис — 3,6; соевые бобы — 4,0; картофель — 0,9; неочищенный сахар — 3,7 (по «USDA Argiculture Handbook», № 8, 1963.

[3] При расчете данные для съедобных частей зерновых, сои и сахара умножены на 3, для картофеля и бататов — на 2 (см. текст).

[4] Длительность вегетационного периода принята в 6 мес (180 дней); для сахарного тростника — 12 мес (365 дней).

1000 долл. (см. Ревелл, 1966). Около 30% человечества живет в таких странах; для них характерна низкая скорость прироста населения (около 1% в год). Около 65% человечества живет в развивающихся странах, где ВНП на душу населения составляет менее 300 долл., а обычно менее 100 долл.; скорость прироста населения в таких странах велика (более 2% в год). Как уже сказано, в развивающихся странах продукция пищи на гектар невысока, ибо возможности направлять в сельское хозяйство добавочную энергию ограничены, т. е. лишь около 5% человечества живет в странах, которые можно было бы назвать «среднеразвитыми»; в них ВНП на душу населения колеблется от 300 до 600 долл. (см. табл. 1 в работе Ревелла, 1966). Как это ни печально, средний мировой сбор зерновых культур гораздо ближе к нижнему, чем к верхнему возможному пределу, и в развивающихся странах урожаи

растут медленнее, чем население. Сейчас общепризнано, что население развивающихся стран страдает не столько от недостатка калорий, сколько от недостатка белка. При одинаковых условиях калорийность урожая высокобелковой культуры, например сои, будет ниже, чем калорийность урожая культуры, богатой углеводами, например сахарного тростника (ср. средние данные по этим двум культурам в табл. 11). Сахарный тростник часто называют «чемпионом» среди культивируемых растений по продукции сухого вещества. На Гавайских островах отмечены ежегодные урожаи до 30 т органического вещества на 1 акр в год (около 26 000 ккал на 1 м^2 в год). Сахарный тростник выращивают здесь восьмилетними циклами, с тремя уборками до новой посадки (Берр и др., 1957). Одна из причин таких высоких урожаев — круглогодичный рост от многолетнего корневища; вторая — низкая питательная ценность прироста. Богатые белком однолетние культуры, видимо, не могут достичь такой огромной урожайности. Как уже говорилось, в жарком климате дневные скорости роста чистой первичной продукции обычно бывают ниже (а содержание белка меньше), но бóльшая продолжительность вегетационного периода с избытком возмещает это снижение. Очевидно, из соображений «экологического здравого смысла» в тропическом сельском хозяйстве следует использовать многолетние растения ввиду двух их преимуществ: они лучше утилизируют длительный сезон роста, и их возделывание позволяет избежать лишнего выщелачивания из почвы питательных веществ при ежегодной вспашке и севе, необходимых для выращивания однолетних междурядных культур. Регулярное получение урожаев однолетних культур в тропиках требует больших затрат энергии на поддержание плодородия почвы — человек познал это на опыте издревле, выращивая рис на залитых водой полях.

В табл. 12, *А* приведена более обобщенная модель (см. также фиг. 203) продукции пищи на трех существующих сейчас уровнях и на теоретически возможном уровне — мы имеем в виду выращивание водорослей, предполагающее большие затраты энергии и денег. Такие высокие урожаи теоретически возможны именно для водорослей, а не более крупных растений: микроскопические растения тратят на свое дыхание меньшую долю большей продукции. Однако расходы на механизацию и горючее для такого водорослевого хозяйства так велики, что вряд ли оно способно дать хоть какой-то чистый доход, разве что в перенаселенных урбанизированных районах, где нет места для выращивания урожаев обычным способом.

По оценкам, население Земли в 1967 г. составляло $3{,}5 \cdot 10^9$ человек. Каждому человеку требуется около 10^6 ккал в год. Следовательно, на поддержание «человеческой биомассы» нужно $3{,}5 \cdot 10^{15}$ ккал энергии пищи. В то же время калорийность урожая 1967 г. составила примерно $5{,}3 \cdot 10^{15}$ ккал. Происхождение этой энергии показано в табл. 12, *Б*. Этот урожай составляет всего 1% чистой или 0,5% общей первичной продукции биосферы (см. табл. 9). Может показаться, что человек очень слабо использует фотосинтетические возможности Земли, однако в этом расчете учтено только потребление пищи самим человеком. Но ведь надо еще учесть и пищу, потребляемую огромными популяциями домашних животных (коровами, свиньями, лошадьми, птицей, овцами и т. д.), причем большинство этих прямых потребителей использует первичную продукцию не только сельскохозяйственных угодий, но и невозделываемых земель (естественных пастбищ, лесов и т. д.). Мировой «урожай на корню» домашнего скота потребляет в 5 раз больше пищи (в пересчете на эквивалентную пищу), чем все человечество (о концепции «эквивалента популяции домашнего скота» см. Боргстром, 1965).

ТАБЛИЦА 12

Урожай (продукция) пищи для человека

А. Съедобная часть чистой первичной продукции на единицу площади

Уровень сельского хозяйства	Сухое вещество, кг/га в год	Ккал/м² в год
Собирательство	0,4—20	0,2—10
Сельское хозяйство, ведущееся без энергетических (топливных) затрат	50—2000	25—1000
Сельское хозяйство, основанное на зерновых культурах, со значительными энергетическими затратами[1)]	2000—20 000	1000—10 000
Теоретически возможное водорослевое хозяйство с энергетическими субсидиями	20 000—80 000	10 000—40 000

Б. Общие данные для биосферы на 1967 г. ($\times 10^{12}$ ккал/год)[2)]

	Океан	Суша	Океан + суша
Растения	0,06	4200	+4200,06
Животные	59,20	1094	1153,20
Сумма	59,26	5294[3)]	5353,26

1) Добавочная энергия ископаемого топлива (или другого внешнего источника энергии) по меньшей мере равна калорийности урожая (см. Г. Одум, 1967а, и Джайлс, 1967).

2) Оценки по Эмери и Айзелину (1967). Их «миллионы тонн сырого веса» пересчитаны в 10^{12} ккал умножением на 2 (1 г сырого веса примерно соответствует 2 ккал; см. табл. 3).

3) Около 10% наземной части биосферы составляют засеянные угодья. Примерно $14 \cdot 10^{12}$ м² пахотных земель дают $4{,}2 \cdot 10^{15}$ ккал, т. е. около 300 ккал с 1 м² в год. Но для сбора урожая и выпаса используется примерно 30% суши, поэтому общая суммарная продукция пищи, равная $5{,}3 \cdot 10^{15}$, получается с $40 \cdot 10^{12}$ м² земли, используемой в сельском хозяйстве. Это составляет примерно 140 ккал/м²/год, из них около $^1/_5$ — вторичная продукция (продукты животного происхождения).

Таким образом, человек и его домашние животные уже потребляют по меньшей мере 6% чистой продукции всей биосферы, или не менее 12% чистой продукции суши. Огромные количества чистой продукции человек потребляет, кроме того, в форме естественных волокон (дерево, бумага, хлопок и т. д.). Поэтому на Земле не много таких уголков, с которых человек ничего не получает, пусть это хотя бы случайно пойманная рыба или подобранный кусок дерева.

Согласно Боргстрому (1965), отношение «эквивалента популяции домашнего скота» к численности населения варьирует от 43 : 1 в Новой Зеландии до 0,6 : 1 в Японии, где мясо наземных животных заменяется в рационе рыбой. Итак, можно сказать, что общая экология ландшафта, если отвлечься от культуры и экономики, определяется в Новой Зеландии овцой, а в Японии — рыбой. В обширных районах США экология ландшафта определяется крупным рогатым скотом.

Рассмотрим теперь влияние, оказываемое человеком на биосферу. Сейчас плотность населения составляет примерно 1 человек на 4 га суши ($3{,}5 \cdot 10^9$ человек на $14{,}0 \cdot 10^9$ га суши). Считая и домашних животных, получим 1 эквивалент популяции примерно на 0,7 га ($18{,}2 \cdot 10^9$ эквивалентов популяции на $14{,}0 \cdot 10^9$ га суши), т. е. на каждого человека и домашнее животное размером с человека приходится всего 0,7 га! Если в следующем веке население удвоится и если мы по-прежнему будем употреблять в пищу и всячески использовать животных, то на все нужды (вода, кислород, минералы, естественные волокна, жизненное пространство и пища) одного консумента весом 50 кг придется

всего 0,4 га. И это без учета диких зверей и животных, которых держат просто для забавы, — а ведь они так много значат в нашей жизни!

В третьей части мы еще поговорим об экологических причинах современного мирового продовольственного и демографического кризиса. Однако имеет смысл предварительно рассмотреть создавшееся положение здесь, опираясь на принципы и данные, изложенные в настоящей главе. Самого серьезного и неотложного внимания требуют следующие проблемы.

1. Широкая публика, да и многие специалисты введены в заблуждение неполным учетом расходов на сельское хозяйство. Не учитывается стоимость энергетических затрат, не учитывается, во что обходится обществу загрязнение окружающей среды, неизбежно сопровождающее массовое использование машин, удобрений, пестицидов, гербицидов и других сильнодействующих химикалий (см. фиг. 203).

2. По-настоящему пригодны для сельского хозяйства лишь 24% суши. Только эта площадь годится для интенсивного ведения хозяйства (см. доклад «Мировая продовольственная проблема», цитируемый ниже). Орошение обширных засушливых земель и использование океанов потребовали бы крупных капиталовложений и имели бы значительные отдаленные последствия для глобального равновесия погоды и атмосферы, причем некоторые из этих последствий могут быть весьма опасными.

3. До последнего времени недооценивалась глобальная роль домашних животных и потребности человека в животном белке.

4. Как указывают П. Эрлих и А. Эрлих (1970), развивающиеся страны будут оставаться «вечно развивающимися» до тех пор, пока в них не сократится прирост населения. С другой стороны, экономически развитым странам угрожают «трудности изобилия», порождающие загрязнение среды, преступность и рост численности «неразвитых» бедняков. Необходима совместная глобальная стратегия, направленная на снижение прироста населения во всех странах, особенно развивающихся, и одновременно на выравнивание размеров потребления на душу населения, а также на то, чтобы более значительная часть валового национального продукта использовалась для восстановления истраченных ресурсов. Должны применяться и другие меры, направленные на поддержание качества среды в промышленно развитых странах.

5. Становится все яснее, что оптимальная плотность населения должна рассчитываться исходя из «качества жизненного пространства (Lebensraum)», а не из количества пищевых калорий. Земля может прокормить гораздо больше «ртов», чем нормальных человеческих существ, которым нужна разумная степень свободы и право на счастье. По нашему мнению, прекрасную экологическую формулировку этого положения дал экономист Кеннет Боулдинг (1966): «Главный критерий успешного развития экономики — вовсе не размеры производства и потребления, а природа, размер, качество и сложность совокупного основного капитала, включая состояние тела и ума людей, входящих в систему». Итак, быть может, человек, подражая природе, должен стремиться не к росту продукции и потребления как таковых, а к повышению качества и разнообразия своей «биомассы»?

Можно порекомендовать читателю три монографии, посвященные детальному, экологически ориентированному анализу влияния человека на продуктивность биосферы: «Голодная планета» Боргстрома (1965); «Мировая продовольственная проблема», трехтомный доклад Комиссии по мировым запасам продовольствия, Научный консультативный комитет при президенте, Белый дом (1967), и «Народонаселение, ресурсы

и среда обитания; дискуссия по экологии человека» П. Эрлиха и А. Эрлих (1970).

Измерение первичной продуктивности

Подробное рассмотрение методов измерения первичной продуктивности в экологических системах не входит в нашу задачу, но вопрос этот настолько важен, что мы считаем необходимым кратко на нем остановиться. Как уже указывалось, идеальным способом измерения продуктивности было бы измерение потока энергии, идущего через систему, но пока сделать это трудно. В большинстве методов используются косвенные показатели — измеряется, например, количество произведенного вещества, количество использованного сырья или выделяющихся побочных продуктов. Важно подчеркнуть, что каждый из перечисленных ниже методов отражает какой-то один аспект сложного процесса автотрофно-гетеротрофного метаболизма. Упрощенное уравнение фотосинтеза, приведенное в гл. 1, описывает общую реакцию образования углеводов из неорганического сырья за счет световой энергии, действующей на хлорофилл. Поскольку в природе, как правило, продуцируется протоплазма, более полное уравнение процесса продукции должно выглядеть так: 1 300 000 кал лучистой энергии + 106 CO_2 + + 90 H_2O + 16 NO_3 + 1 PO_4 + минеральные элементы = 13 000 кал потенциальной энергии, заключенной в 3258 г протоплазмы (106 C, 180 H, 46 O, 16 N, 1 P, 815 г зольных веществ) + 154 O_2 + 1 287 000 кал рассеянной тепловой энергии (99%).

Это уравнение основано на соотношении элементов в протоплазме и на содержании в ней энергии (Свердруп и др., 1942; Кларке, 1948). Ясно, что теоретически возможно определить продуктивность, измерив количество любого из компонентов уравнения за интересующий нас период времени. Уравнения, подобные приведенному здесь, могут применяться для пересчета (и взаимной перепроверки) измерений продуктивности в единицах энергии, расхода двуокиси углерода, нитратов или фосфатов, веса протоплазмы (или количества углерода, переведенного в форму пищи), расхода кислорода. Такова теория; посмотрим, как эти измерения выглядят на практике.

Одна из самых больших трудностей при измерении продуктивности конкретной экосистемы состоит в определении того, находится ли система в состоянии динамического равновесия (в устойчивом состоянии). В такой системе поступление вещества и энергии равно их выходу. Продукция находится в равновесии с запасом или скоростью поступления лимитирующего компонента, т. е. компонента, имеющегося в наименьшем количестве, иными словами, здесь действует закон минимума (гл. 5). Предположим, в каком-то озере главным лимитирующим фактором была двуокись углерода и продуктивность была сбалансирована со скоростью поступления двуокиси углерода из разлагающегося органического вещества. Примем, что свет, азот, фосфор и т. д. при этом динамическом равновесии были в избытке (т. е. не служили лимитирующими факторами). Если во время бури в воде растворится дополнительное количество двуокиси углерода, то скорость образования продукции изменится и начнет зависеть также от других факторов. Пока скорость меняется, стационарного состояния нет и эффект минимума отсутствует. Результат зависит от концентрации *всех* компонентов. По мере расходования разных компонентов продуктивность будет быстро изменяться, пока один из них (возможно, и на сей раз двуокись углерода) не станет лимитирующим фактором и скорость функционирования озерной

системы не будет вновь регулироваться законом минимума. В большинстве естественных систем продуктивность под воздействием внешних изменений переходит от одного временного состояния устойчивого равновесия к другому.

Рассмотрим кратко некоторые из применяющихся методов измерения продуктивности.

1. Определение по урожаю. В системах, в которых травоядные животные имеют небольшое значение и стационарное состояние никогда не достигается, продуктивность можно определять по урожаю. Именно так обстоит дело с посевами однолетних сельскохозяйственных культур, поскольку в данном случае принимаются меры по защите продукции от насекомых и других вредителей, а продуктивность растет от нуля в момент посева до максимума ко времени сбора урожая. Взвесить собранный урожай и определить его калорийность несложно. Данные по продуктивности разных культур, приведенные в табл. 11, были получены именно этим способом. Его можно использовать и при определении продуктивности невозделываемых наземных экосистем, в которых доминируют однолетние растения, таких, например, как поле, заросшее амброзией, и вообще заброшенные поля на ранней стадии восстановления растительности или же такие системы, в которых растения до завершения роста мало потребляются животными. В таких случаях лучше не основывать расчеты на массе окончательного урожая, а брать пробы урожая через определенные промежутки времени в течение всего сезона, так как обычно за вегетационный период успевают созреть и сменить друг друга несколько однолетних видов (см. Пенфаунд, 1956; Ю. Г. Одум, 1960). По одному урожаю можно примерно оценить чистую продукцию молодых лесов или лесопосадок (см. Овингтон, 1957, 1962). Метод оценки по урожаю неприменим там, где продуцируемая пища изымается по мере ее образования, как это характерно для многих природных сообществ. Если консументы — крупные, долгоживущие животные, то продуктивность сообщества можно определить по биомассе консументов, потребляющих пищу с постоянной скоростью. В этом случае первичная продуктивность оценивается по вторичной. Этот способ часто применяется животноводами. Так, продуктивность обширных зимних пастбищ на западе США может выражаться числом голов скота, которые прокормятся на данном количестве гектаров (или числом гектаров на одну «животную единицу»). Недостатки такого метода очевидны. Он не позволяет учесть пищу, использованную самими растениями и ассоциированными с ними микроорганизмами, т. е. измеряется только *чистая продукция сообщества.* Если можно оценить потребление животными, то, внеся поправку, легко определить и *чистую первичную продукцию* (см. Вудвелл и Уиттэкер, 1968).

2. Измерения количества кислорода. Поскольку производство пищи пропорционально продукции кислорода, последняя может быть основой для определения продуктивности. Правда, в большинстве случаев выделившийся кислород быстро потребляется животными и бактериями (да и самими растениями); кроме того, часто происходит газообмен с другими экосистемами. В гл. 2 (стр. 23) уже описан метод «светлых и темных бутылей», позволяющий измерить продукцию кислорода и оценить таким образом первичную продукцию в водных экосистемах. Суммарное количество кислорода, выделившегося в светлой бутыли и израсходованного в темной, служит мерой общей продукции кислорода, по которой можно получить оценку первичной продукции в пересчете на калории (см. табл. 3). Если дыхание растений или бактерий на свету и в темноте различается, то этот метод даст ошибку, так как мы принимаем, что дыхание в темной бутыли равно дыханию в светлой

(где дыхание, разумеется, нельзя отделить от продукции). Внося в воздух тяжелый изотоп кислорода, Браун (1953) обнаружил, что этот изотоп расходовался в темноте и на свету с одинаковой скоростью, во всяком случае на протяжении нескольких часов; следовательно, при непродолжительных экспериментах дыхание должно быть одинаково интенсивным и в светлой, и в темной бутыли. Однако недавно было показано, что у многих растений дыхание в темноте отличается от дыхания на свету. Все же «метод светлых и темных бутылей», впервые предложенный в 1927 г. Гаардером и Грэном, широко используется в исследованиях морских и пресноводных экосистем. Растворенный кислород определяется титриметрическим методом Винклера или же с помощью кислородных электродов различных типов; время эксперимента — 1 суточный цикл или менее. Данные для всех светлых и темных бутылей характеризуют *валовую первичную продукцию,* а данные для светлой бутыли — *чистую продукцию той части сообщества,* которая заключена в эту бутыль. Ясно, что описанный метод не позволяет измерить метаболизм донной части сообщества; кроме того, недостаточно известны побочные последствия заключения сообщества в бутыль. Использование больших пластмассовых шаров вместо малообъемных бутылей уменьшает отношение внутренней поверхности к объему и, видимо, уменьшает влияние роста бактерий на внутренней стенке сосуда (см. Энтиа, Мак-Аллистер, Парсонс и Стрикленд, 1963).

В некоторых водных экосистемах можно измерить продукцию кислорода методом суточной кривой. При этом на протяжении суток периодически измеряют содержание растворенного в воде кислорода. Продукцию кислорода днем и его потребление ночью можно оценить по площади графика, заключенной под суточной кривой. Этот метод наиболее пригоден для экосистем проточных вод, например рек и эстуариев (Г. Одум, 1956), и особенно полезен при изучении загрязненных вод (Копленд и Доррис, 1962, 1964; Г. Одум, 1960). Если существует заметная диффузия кислорода между водной массой и атмосферой, то это служит источником ошибки; впрочем, здесь легко ввести достаточно надежный поправочный коэффициент, так как диффузия подчиняется хорошо известным физическим законам. Метод суточной кривой дает *валовую первичную продукцию,* поскольку кислород, потребленный ночью, суммируется с кислородом, произведенным в дневное время суток (т. е. тем самым автоматически учитывается дыхание всего сообщества). Указания, касающиеся анализа суточных кислородных кривых, имеются у Г. Одума и Хоскинса (1958) и в работе Г. Одума (1960).

В особых ситуациях, например для глубоких озер умеренной зоны, удается измерить продуктивность методом, обратным только что описанному, а именно по скорости исчезновения кислорода из глубоководного слоя (гиполимниона), в котором кислород не производится и который большую часть продуктивного (летнего) сезона не получает притока воды из верхних слоев (гл. 11). Чем больше продукция в верхних, освещенных водах (эпилимнион), тем больше отмерших клеток, трупов, фекалий и другого органического вещества падает на дно, где все это разлагается бактериями и грибами, причем этот процесс идет с потреблением кислорода. Таким образом, скорость исчезновения кислорода прямо пропорциональна продуктивности. Поскольку кислород расходуется на разложение и растительной, и животной органики, «метод гиполимниона» дает *«чистую продукцию всего сообщества»* (т. е. и первичную, и вторичную продукцию) эпилимниона. Эдмондсон и др. (1968) удачно использовали этот способ, проследив изменения продуктивности за несколько лет в озере Вашингтон (большое озеро в центре города Сиэтл, США). В гл. 16 это озеро рассмотрено подробно как клас-

сический случай культурной эвтрофикации. Виды рыб, требующие холодноводной среды (например, сиг из области Великих озер), могут жить только в сравнительно непродуктивных озерах, где холодная придонная вода летом не теряет запаса кислорода.

3. Определение двуокиси углерода. В наземных экосистемах удобнее измерять изменения количества CO_2, а не O_2. Физиологи растений давно используют такой показатель, как потребление CO_2, для измерения фотосинтеза в листьях или отдельных растениях, а агрономы и экологи много раз пробовали измерять продукцию в целых интактных сообществах, заключая их в прозрачные камеры. Началом этих работ послужили опыты Трансо (1926). Большой колоколообразный сосуд, пластмассовый ящик или палатку помещают над сообществом (фиг. 7, *Б*), а через образовавшуюся камеру прогоняют воздух и измеряют концентрацию CO_2 в нем на входе и на выходе. Для измерения применяют инфракрасный газоанализатор (в ранних опытах использовалось поглощение CO_2 в колонке с KOH). Описание подобной переносной камеры приведено у Месгрейва и Мосса (1961). Как и в гидробиологическом методе светлых и темных бутылей днем мы измеряем валовую продукцию минус дыхание, т. е. *чистую продукцию сообщества,* а ночью (или в непрозрачной камере) — дыхание сообщества. *Валовую первичную продукцию* можно измерить, используя одновременно светлую и темную камеры.

Затруднение состоит в том, что на суше такая камера действует как теплица (в воде мы не сталкиваемся с такой трудностью): оиа быстро нагревается, если не поддерживать сильный ток воздуха, а от нагрева может сильно измениться скорость фотосинтеза. Если необходимо провести длительные измерения, часто приходится налаживать охлаждение или кондиционирование воздуха в камере. Кроме того, значительные размеры и сложность структуры многих наземных сообществ мешают заключить их в камеру. Экологи смогли, впрочем, получить некоторые оценки общего метаболизма леса, интегрируя измерения, сделанные одновременно в отдельных камерах, заключавших части ветвей, стволов, кустов, почвы и т. д. (Вудвелл и Уиттэкер, 1968).

Самым перспективным способом измерения наземной продуктивности следует считать метод, который можно назвать «аэродинамическим». Он сходен с описанным выше гидробиологическим методом суточной кривой тем, что не требует искусственного отгораживания сообщества. В принципе поток CO_2 над сообществом и внутри него можно оценить по данным периодических измерений вертикального градиента концентрации CO_2, если знать соответствующий коэффициент переноса. Условия в сообществе при этом никак не нарушаются, только возводится высокая мачта с рядом датчиков CO_2, расположенных по вертикали, начиная с уровня выше полога листвы до уровня грунта. На полученной за день кривой концентрация CO_2 в автотрофном ярусе будет по сравнению с концентрацией в воздухе над сообществом меньше, и это уменьшение будет пропорционально чистому фотосинтезу. Концентрация CO_2 у грунта выше концентрации в воздухе, и это увеличение пропорционально дыханию в почве и подстилке. Ночная картина градиента используется для оценки общего дыхания сообщества (сравните с темной камерой). Как и в методе суточной кривой, точность «аэродинамического» метода зависит от точности поправок на движение масс воздуха и на выделение из почвы газов, в которых может содержаться двуокись углерода, не являющаяся продуктом метаболизма за время опыта. «Аэродинамический» метод впервые применен Губером (1952) в Германии и развит Монтисом (1960, 1962) в Англии, Лемоном (1960, 1967) в США и Инуи (1958, 1965) в Японии. До сих пор этот метод

в основном применялся к насаждениям, посевам, травянистым угодьям или другим структурно простым сообществам, но Вудвелл и Дайкмен (1966) смогли оценить дыхание целого леса, измерив накопление CO_2 в вертикальном градиенте за время температурной инверсии, создающей временную «камеру» — при инверсии движение воздуха в горизонтальном и вертикальном направлениях минимально. Г. Одум и Пиджин (1970) использовали метод, промежуточный между измерениями в замкнутой камере и в открытом сообществе. Они огородили небольшой участок леса широким полотнищем, открытым сверху и снизу. Внизу был поставлен вентилятор, гнавший поток воздуха снизу вверх, через кроны деревьев. В таком устройстве можно оценить чистый поток CO_2, измеряя концентрацию CO_2 вверху и внизу, а также скорость воздушного потока.

Дальнейшие успехи «аэродинамического» метода будут зависеть от совершенствования методов дистанционных измерений и непрерывной регистрации (гл. 18) не только концентрации CO_2, но и водяных паров, движения воздуха, переноса тепла и различных других факторов, влияющих на сложный процесс образования продукции.

4. pH-метод. В водных экосистемах pH воды зависит от содержания растворенной CO_2, которое в свою очередь уменьшается в результате фотосинтеза и увеличивается за счет дыхания. Но чтобы использовать pH в качестве показателя продуктивности, сначала надо построить калибровочную кривую для исследуемой воды, так как 1) зависимость pH от содержания CO_2 нелинейна и 2) степень изменения pH на единицу изменения содержания CO_2 зависит от буферной емкости воды (т. е. расходование 1 единицы CO_2 на фотосинтез вызовет в мягкой воде горной реки более сильное повышение pH, чем в хорошо забуференной морской воде). Детальные указания по построению калибровочных графиков можно найти в работах Бейерса и др. (1963) и Бейерса (1964). Этот метод особенно полезен при изучении лабораторных микроэкосистем, подобных той, что показана на фиг. 9, *А*, так как электрод pH-метра, соединенный с самописцем, может давать круглосуточную запись чистого дневного фотосинтеза и ночного дыхания (откуда можно вывести валовую продукцию), ничего не удаляя из сообщества и никак его не нарушая (Мак-Коннелл, 1962; Бейерс, 1963, 1965; Кук, 1967; Горден и др., 1969). Методу измерения pH в естественных экосистемах свойственны некоторые из тех же преимуществ и затруднений, что и «аэродинамическому» методу.

5. Определение расхода сырья. Как видно из уравнения, приведенного ранее, продуктивность можно измерить не только по скорости образования веществ (пищи, протоплазмы, минеральных веществ), но и по скорости расхода минерального сырья. Правда, в системах с устойчивым равновесием расход может уравновешиваться поступлением из самих организмов или притоком извне, и тогда определить действительную скорость потребления организмами невозможно. Там, где такие компоненты, как азот или фосфор, поступают не постоянно, а, предположим, раз в год или через меньшие промежутки времени, прекрасным мерилом продуктивности за соответствующий период может служить скорость уменьшения концентрации этих веществ. Этот метод использовался в некоторых океанских экосистемах, где фосфор и азот накапливаются в воде за зиму и скорость их расходования весной зависит от весеннего размножения фитопланктона. Метод надо применять с осторожностью, так как сырье может исчезать и без участия организмов. Этим способом определяется *чистая продукция всего сообщества.*

6. Метод радиоактивных изотопов. Как и во многих других областях науки, в экологии использование радиоактивных меток открывает

новые перспективы. Имея определенное количество «меченого» вещества, которое легко обнаружить по излучению, можно проследить скорость переноса даже в упомянутой выше системе с устойчивым равновесием, причем система к тому же почти не изменяется этим вмешательством.

Один из самых чувствительных и распространенных методов измерения продукции водных растений — измерение в закрытых сосудах, в которые добавлен радиоактивный углерод (^{14}C) в форме карбоната. Через короткое время планктон или другие растения отделяют от воды, высушивают и помещают в счетчик. С помощью соответствующих формул и поправки на «темновое поглощение» (адсорбцию ^{14}C в темной склянке) нетрудно по числу импульсов от счетчика частиц определить количество двуокиси углерода, фиксированной при фотосинтезе. Метод разработан Стеман-Нильсеном (1952), который применил его в серии измерений в тропических областях океанов. Полученные им величины оказались ниже данных многочисленных предыдущих работ, основанных на изменении количества кислорода в склянках с водой (метод светлых и темных бутылей). Райтер (1954) и другие исследователи позже показали, что радиоуглеродный метод, в отличие от кислородного позволяет измерить не валовую, а чистую продукцию, или, во всяком случае, получающаяся величина ближе к чистой, чем к валовой продукции. Поглощение меченого вещества, конечно, соответствует тому накапливающемуся избытку органической материи, который не будет немедленно израсходован на дыхание. В тропических водах интенсивность дыхания высока (вспомните, что говорилось выше об интенсивном дыхании тропических культурных растений и тропических сообществ вообще), вследствие чего чистая продукция сильно снижена — этим и объясняются заниженные результаты, полученные Стеман-Нильсеном. Оценки общей продуктивности океана, приведенные в табл. 9, основаны на методе с применением ^{14}C. Подробные указания о его использовании см. у Стрикленда и Парсонса (1968); критическая оценка метода дана Томасом (1964).

Когда стал широко доступен радиоактивный фосфор ^{32}P, одно время надеялись, что он станет хорошим инструментом для измерения расхода сырья в сообществах с устойчивым равновесием. Хотя с его помощью удалось узнать много нового о скоростях оборотов фосфора в различных участках его круговорота (гл. 4), оказалось, что ^{32}P не слишком пригоден для краткосрочных измерений продуктивности, так как фосфор в любой форме хорошо адсорбируется осадками и организмами, не сразу включаясь в протоплазму. Таким образом, хотя скорость исчезновения из воды внесенного в озеро ^{32}P может быть пропорциональна величине первичной продуктивности, трудно определить, какая часть фосфора израсходована в ассимиляции, а какая «потреблена» в результате чисто физических процессов. Все же скорость потребления, измеренная за небольшое время, может оказаться хорошим показателем потенциальной продуктивности, так как она, видимо, пропорциональна площади поверхности экосистемы (см. Ю. Одум и др., 1958).

Использование других радионуклидов также предоставляет много возможностей, еще нуждающихся в изучении. Как отмечено в гл. 17, скорость биологического выноса из системы различных радиоактивных индикаторов позволяет измерить поток энергии на уровне популяции консументов (см. также Ю. Одум и Голли, 1963).

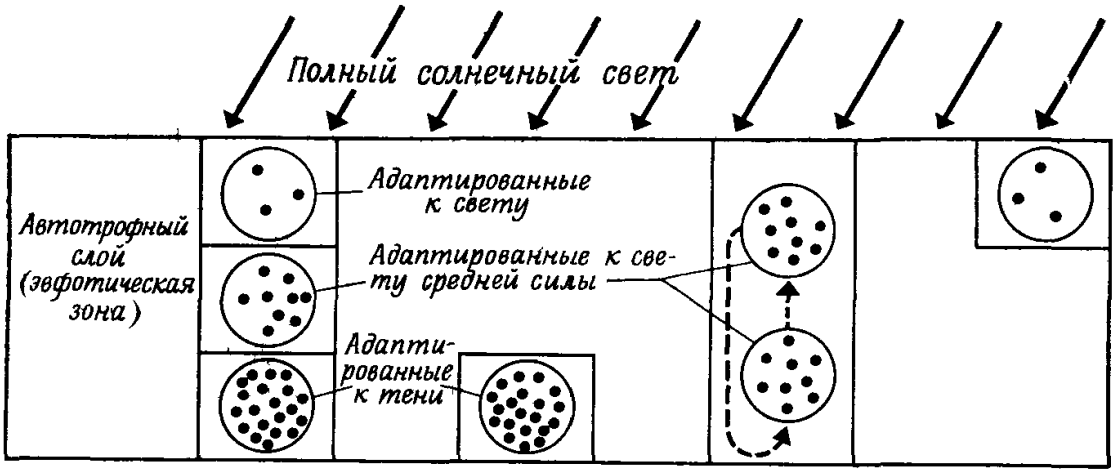
7. Определение хлорофилла. Активно изучалась возможность использования содержания хлорофилла в целых сообществах для оценки их продуктивности. Может показаться, что количество хлорофилла является мерой урожая на корню, а не продуктивности растений, но после соответствующей калибровки содержание хлорофилла в целом сооб-

ществе на единицу площади может служить показателем продуктивности. Гесснер (1949) сделал интересное наблюдение, что содержание хлорофилла на 1 м^2 в разных сообществах бывает примерно одинаковым, т. е., очевидно, в целых сообществах содержание зеленого пигмента более равномерно, чем в отдельных растениях или их частях. Видимо, это еще один поразительный пример «гомеостаза сообщества», в котором целое не только отличается от частей, но и не может быть объяснено на основании знаний об одних частях. В интактных сообществах различные растения — молодые и старые, освещенные и затененные — интегрированы в единое целое и в то же время каждое из них приспособлено к поступающей солнечной энергии (насколько позволяют местные лимитирующие факторы), которая, конечно, пропорциональна площади поверхности.

На фиг. 18 показано, сколько хлорофилла на квадратный метр можно обычно найти в четырех типах экосистем, охватывающих весь существующий в природе диапазон. Точки на диаграмме указывают относительную концентрацию хлорофилла на клетку (или на биомассу). Связь общего содержания хлорофилла с интенсивностью фотосинтеза характеризуется так называемым *ассимиляционным числом,* или продуктивностью на 1 г хлорофилла, выраженной числом граммов O_2 в 1 ч на 1 г хлорофилла (нижний ряд цифр под диаграммой на фиг. 18).

Растения или части растений, адаптированные к слабому свету, содержат больше хлорофилла, чем те, которые адаптированы к яркому свету. Эта особенность позволяет им улавливать и использовать максимум скудных фотонов. Соответственно в затененных системах высок коэффициент использования света, но выход фотосинтеза и ассимиляционное число малы. Культуры водорослей, выращиваемые в лаборатории при слабом свете, часто адаптируются к нему. Высокая эффективность таких культур иногда неверно экстраполировалась и к условиям яркого освещения. Эту ошибку делали биологи, воодушевленные заманчивой перспективой прокормить человечество с помощью массового разведения водорослей. Однако, когда поток света увеличивают, намереваясь получить хороший урожай, эффективность фотосинтеза падает, как и у всех других растений.

Общее содержание хлорофилла выше в расчлененных на ярусы сообществах, например в лесах, и обычно оно выше на суше, чем в воде. В каждой адаптированной к свету системе хлорофилл автотрофной зоны «приспосабливается» к имеющемуся количеству питательных веществ и другим лимитирующим факторам. Следовательно, зная ассимиляционное число и интенсивность падающего света, можно по концентрации хлорофилла (определенной на спектрофотометре после экстрагирования пигментов) оценить валовую продукцию. «Хлорофилловый» метод вначале применялся в исследованиях моря и других крупных водных масс, так как извлечь из проб воды хлорофилл и измерить проникающее в воду солнечное излучение проще и дешевле, чем использовать методы, основанные на измерении ^{14}C или O_2. Например, Райтер и Йенч (1957) обнаружили, что при насыщающей интенсивности света морской фитопланктон имеет довольно постоянное ассимиляционное число — на 1 г хлорофилла в 1 ч ассимилируется 3,7 г углерода. Рассчитанные на основании этой цифры и данных по содержанию хлорофилла и интенсивности света величины продуктивности оказались очень близкими к величинам, одновременно определенным методом светлых и темных бутылей. Недавно японские экологи провели широкие исследования соотношения между содержанием хлорофилла на единицу площади и продукцией сухого вещества в наземных сообществах (Аруга и Монси, 1963). Использование хлорофилла как показателя жизнедеятельности



Тип сообщества	Стратифицированные	Затененные	Смешанные	Ярко освещеиные
Примеры	Леса, стратифицированные луга и поля	Зимние, подводные или пещерные сообщества; лабораторные культуры в условиях низкой освещенности	Фитопланктон в озерах и океанах	Редкая растительность, подушки водорослей на скалах; всходы сельскохозяйственных культур, лабораторные культуры в условиях высокой освещенности (боковое освещение)
Содержание хлорофилла, г/м²	0,4—3,0	0,001—0,5	0,02—1,0	0,01—0,60
Ассимиляционное число: Количество O_2, г/ч / Количество O_2, г/ч филла, г	0,4—4,0	0,1—1,0	1—10	8—40

Фиг. 18. Ожидаемое количество хлорофилла на 1 м² для четырех типов сообществ (из Ю. Одума, 1963, по Г. Одуму, Мак-Коинеллу и Эбботу, 1958).

Отношение количества хлорофилла в расчете иа единицу площади к интенсивности фотосинтеза также характеризуется отношением количества хлорофилла к количеству выделяемого кислорода.

сообщества подробно обсуждается в работе Г. Одума, Мак-Коннела и Эббота (1958).

Особенно интересна исследуемая теперь возможность использовать соотношение между желтыми пигментами, каротиноидами, и зелеными пигментами, хлорофиллами, как показатель отношения гетеротрофного метаболизма к автотрофному в целом сообществе. Когда в сообществе фотосинтез превышает дыхание, доминируют хлорофиллы, а при усилении дыхания сообщества увеличивается содержание каротиноидов. Это сразу замечаешь, глядя на ландшафт с самолета: быстро растущие молодые хлеба или леса кажутся ярко-зелеными в сравнении с желто-зеленым цветом более старых лесов или спелых хлебов. Маргалеф (1961, 1967) обнаружил, что отношение оптической плотности ацетоновых экстрактов пигментов при длине волны 430 нм к плотности при длине волны 665 нм дает простое отношение содержания желтых пигментов к зеленым, которое обратно пропорционально отношению P/R в культурах и планктонных сообществах. Так, это отношение обычно мало (например, от 1 до 2) для молодых культур или во время весеннего «цветения» водоемов, когда дыхание невелико, и высоко (3—5) в стареющих культурах или в планктонных сообществах в конце лета, когда дыхание относительно усиленное.

Совершенствование техники фотографирования в разных участках спектра и других способов дистанционных наблюдений с самолетов и спутников открывает замечательные возможности для использования цвета растительности в качестве индикатора ее метаболизма. Через несколько лет можно будет постоянно следить за соотношением продукции и потребления и влиянием его на жизненно важный баланс O_2 и CO_2 на обширных пространствах суши. Но успех таких количественных исследований с воздуха зависит от точности калибровки, а она в свою очередь требует уточнения измерений количества пигментов и продуктивности внизу, на земле («земная правда» — см. гл. 18).

4. ПИЩЕВЫЕ ЦЕПИ, ПИЩЕВЫЕ СЕТИ И ТРОФИЧЕСКИЕ УРОВНИ

Определения

Перенос энергии пищи от ее источника — растений — через ряд организмов, происходящий путем поедания одних организмов другими, называется *пищевой цепью.* При каждом очередном переносе большая часть (80—90%) потенциальной энергии теряется, переходя в тепло. Это ограничивает возможное число этапов, или «звеньев» цепи, обычно до четырех-пяти. Чем короче пищевая цепь (или чем ближе организм к ее началу), тем больше количество доступной энергии. Пищевые цепи можно разделить на два основных типа: *пастбищные цепи,* которые начинаются с зеленого растения и идут далее к пасущимся, растительноядным животным (т. е. к организмам, поедающим зеленые растения) и к хищникам (организмам, поедающим животных), и *детритные цепи,* которые начинаются от мертвого органического вещества, идут к микроорганизмам, которые им питаются, а затем детритофагам и к их хищникам. Пищевые цепи не изолированы одна от другой, а тесно переплетены. Их сплетение часто называют *пищевой сетью.* В сложном природном сообществе организмы, получающие свою пищу от растений через одинаковое число этапов, считаются принадлежащими к одному *трофическому уровню.* Так, зеленые растения занимают первый трофический уровень (уровень продуцентов), травоядные — второй (уровень первичных консументов), хищники, поедающие травоядных, — третий (уровень вторичных консументов), а вторичные хищники — четвертый уровень (уровень третичных консументов). Необходимо подчеркнуть, что *эта трофическая классификация делит на группы не сами виды, а их типы жизнедеятельности;* популяция одного вида может занимать один или более трофических уровней, смотря по тому, какие источники энергии она использует. *Поток энергии* через трофический уровень равен общей ассимиляции (A) на этом уровне, а общая ассимиляция в свою очередь равна продукции биомассы (P) плюс дыхание (R).

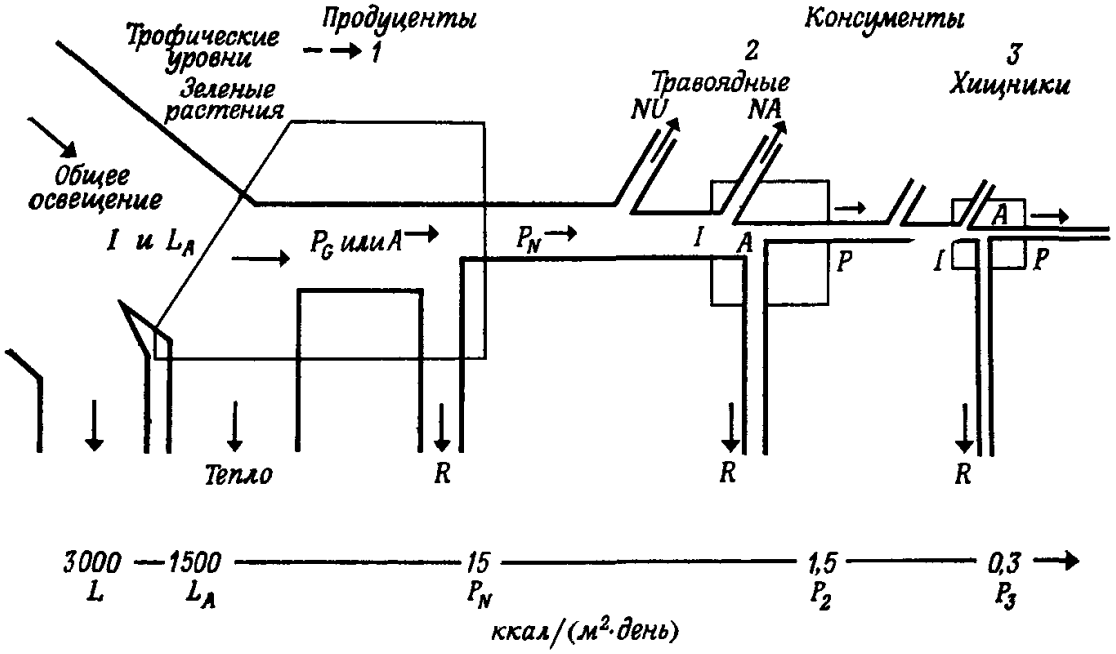
Объяснения

Пищевые цепи в какой-то степени знакомы каждому из нас, так как человек сам занимает положение в самом конце или у конца этого ряда. Так, человек съедает большую рыбу, а она ест мелких рыб, поедающих зоопланктон, который питается фитопланктоном, улавливающим солнечную энергию; или же человек может употреблять в пищу мясо коров, которые едят траву, улавливающую солнечную энергию; он может использовать и гораздо более короткую пищевую цепь, питаясь зерновыми культурами, которые улавливают солнечную энергию. Но чаще человек занимает промежуточное положение между первичны-

ми и вторичными консументами — его рацион состоит из смешанной животной и растительной пищи. Мало кто из неспециалистов знает, что потенциальная энергии теряется на каждом этапе переноса пищевой энергии и что, как говорилось выше, уже в первом звене пищевой цепи растения улавливают лишь очень небольшую часть солнечной энергии. Следовательно, число консументов (например, людей), которые могут прожить при данном выходе первичной продукции, сильно зависит от длины пищевой цепи; переход к каждому следующему звену уменьшает доступную энергию примерно на порядок величины (т. е. в 10 раз); следовательно, если увеличивается относительное содержание мяса в рационе, то уменьшается число людей, которых можно прокормить. На деле это означает, что если человек не использует свое умение контролировать рост собственной популяции, то ему придется сильно сократить потребление мяса, а то и вовсе обходиться без него.

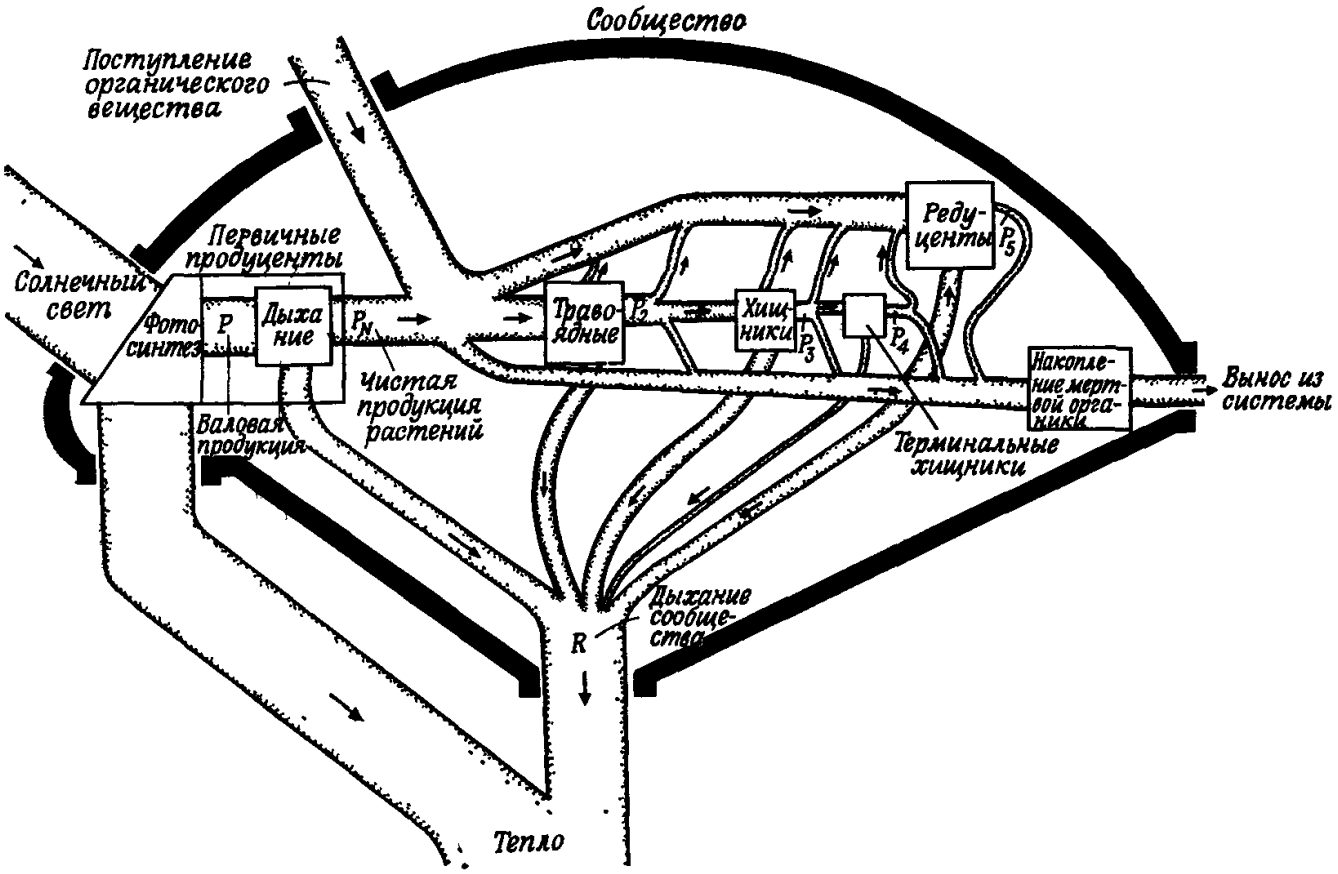
Принципы организации пищевых цепей и действия двух законов термодинамики можно уяснить, рассмотрев схемы переноса энергии на фиг. 19—21. На этих схемах «четырехугольники-резервуары» изображают трофические уровни, а линии-«трубы» — потоки энергии от каждого уровня или к нему. Как требует первый закон термодинамики, приток энергии уравновешивается ее оттоком, и каждый перенос энергии сопровождается ее рассеиванием в форме, недоступной для использования тепловой энергии (при дыхании), как того требует второй закон.

На фиг. 19 представлена сильно упрощенная схема потоков энергии на трех трофических уровнях. Здесь вводятся принятые в литературе обозначения разных потоков, о которых позже мы будем говорить подробнее, и показано, что на каждом последующем уровне поток энергии сильно уменьшается независимо от того, рассматриваем ли мы общий поток (I и A) или компоненты P и R. Показан и «двойной метаболизм» продуцентов (т. е. валовая и чистая продукция) и то, что на



Фиг. 19. Упрощенная диаграмма потока энергии, показывающая три трофических уровня (*1*, *2* и *3*) в линейной пищевой цепи (Ю. Одум, 1963).

Последовательные потоки энергии принято обозначать следующим образом: I — общее поступление энергии; L_A — свет, поглощенный растительным покровом; P_G — валовая первичная продукция, A — общая ассимиляция; P_N — чистая первичная продукция; P — вторичная продукция (консументов); NU — не используемая (накапливаемая или «экспортируемая») энергия; NA — не ассимилированная консументами (выделенная с экскрементами) энергия; R — дыхание. Цифры внизу — порядок величины потерь энергии при каждом переносе, начиная с поступления солнечного излучения в количестве 3000 ккал/м² в день.



Фиг. 20. Диаграмма потока энергии в сообществе с большим «импортом» и меньшим «экспортом» органического вещества (Г Одум, 1956).

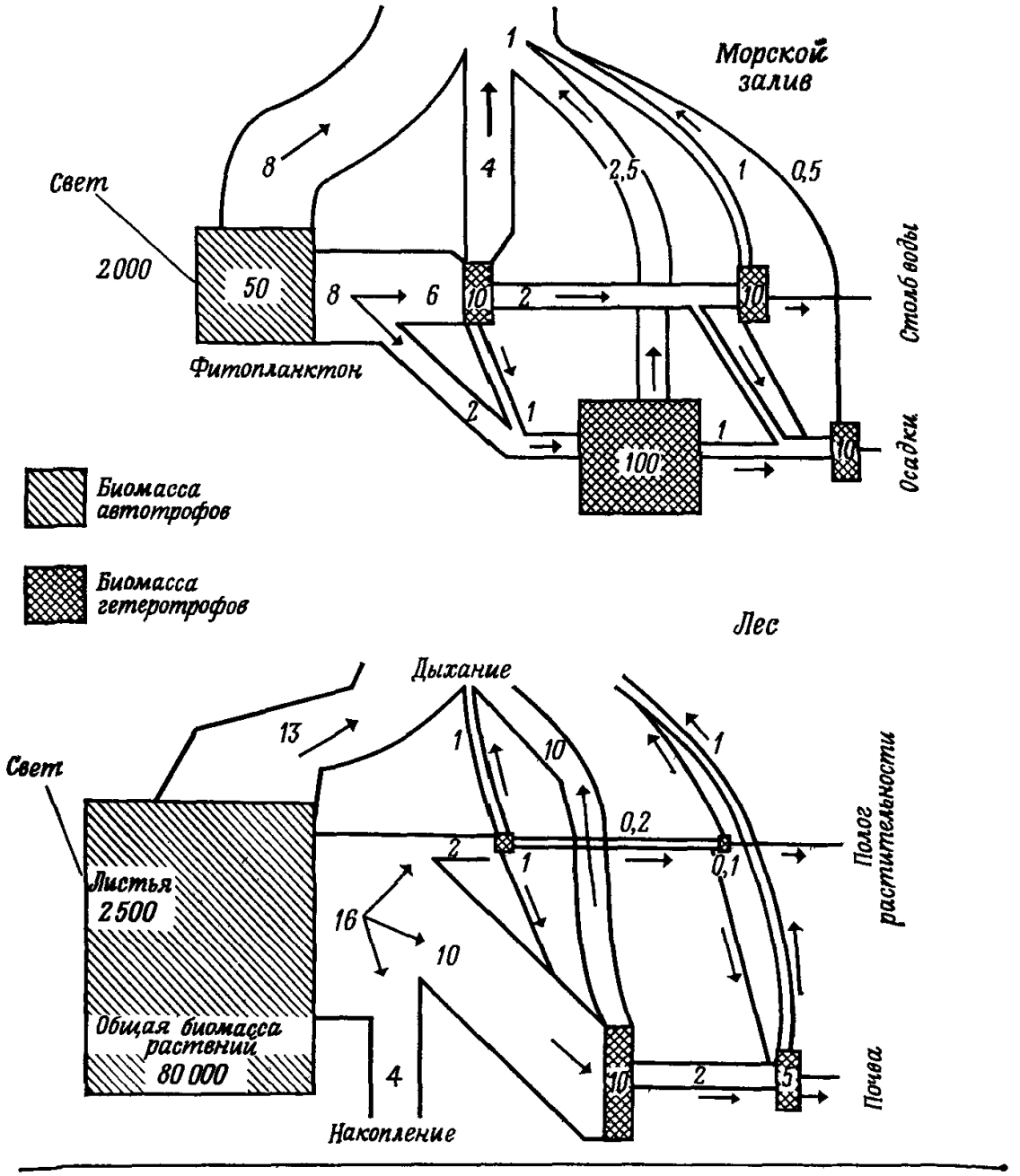
Показаны последовательные этапы фиксации и переноса компонентами сообщества и большие потери на дыхание при каждом переносе P — валовая первичная продукция, P_N — чистая первичная продукция, P_2, P_3, P_4 и P_5 — вторичная продукция на соответствующих уровнях

первом трофическом уровне поглощается около 50% падающего света, а превращается в энергию пищи всего 1% поглощенной энергии, как уже сообщалось в предыдущем разделе (ср. табл. 5). Вторичная продуктивность (P_2 и P_3) на каждом последующем трофическом уровне консументов составляет около 10% предыдущей, хотя на уровне хищников, как показано на схеме, эффективность может быть выше, скажем 20%.

На фиг. 20 представлена одна из первых моделей переноса энергии, предложенная Г. Одумом в 1956 г. Здесь очерчена граница сообщества и, кроме потоков света и тепла, показан «импорт», «экспорт» и накопление органического вещества. Организмы-«редуценты» помещены в отдельный прямоугольник, чтобы частично разделить пастбищные и детритные пищевые цепи Как указано в гл. 2, «редуценты» на самом деле не составляют особого уровня, а относятся к разным энергетическим уровням.

При построении таких моделей для экосистем можно выбрать естественные границы (например, берег озера или опушка леса), условные границы (дороги и др), а то и административные границы (например, границы графства). Если речь идет о приходе и расходе, то энергетика любой области может быть отображена на диаграмме потоков энергии. Разумеется, чем меньше изучаемая площадь, тем важнее роль обмена с окружающими участками.

На фиг. 21 пастбищные и детритные пищевые цепи резко отделены друг от друга на Y-образной, или двухканальной, диаграмме потоков энергии. Она служит более удобной рабочей моделью, чем простая одноканальная схема, так как 1) соответствует основной ярусной струк-



Фиг. 21. Y-образиая, или двухканальная, днаграмма потока энергии (Ю Одум, 1963). На этой диаграмме пастбищная пищевая цепь (в толще воды или в пологе растительности) отделена от детритиой (в осадках и в почве). Оценки урожая на корию (заштрихованные прямоугольники) и потоков энергии даны для гипотетической прибрежиой морской экосистемы (вверху) и гипотетического леса (виизу). Биомасса урожая на корню выражена в ккал/м^2, а поток энергии — в ккал·м$^{-2}$·день$^{-1}$.

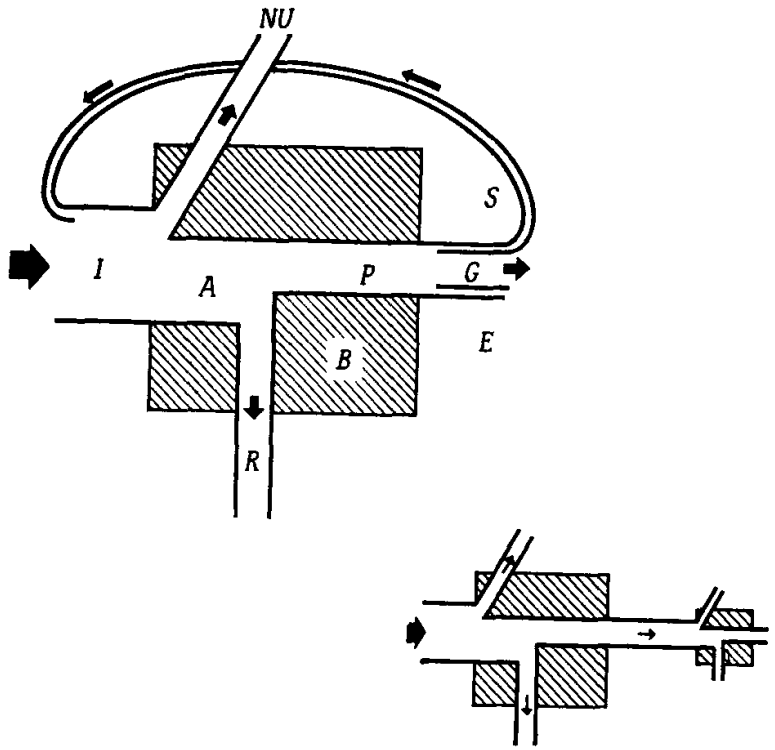
туре экосистем (стр. 18), 2) прямое потребление живых растений и использование мертвой органики обычно разделены в пространстве и времени и 3) макроконсументы (фаготрофные животные) и микроконсументы (сапрофитные бактерии и грибы) сильно различаются отношением интенсивности обмена к размерам организма и для их изучения требуются разные методы. На фиг. 21 наглядно представлены различия между биомассой и потоками энергии в море, с одной стороны, и на суше — с другой (гл. 2). В морском сообществе, как показано на диаграмме, поток энергии через пастбищную пищевую цепь больше, чем через детритную, тогда как в лесу — обратное положение; здесь 90 и более процентов чистой первичной продукции обычно используется через детритную пищевую цепь. Водные и наземные системы не всегда столь резко различаются. На интенсивно используемом пастбище или

лугу 50% и более чистой продукции может уйти в пастбищную цепь; с другой стороны, многие водные системы, особенно мелководные, функционируют, как и спелые леса, преимущественно через детритные системы. Не вся пища, съеденная пасущимися животными, усваивается: часть ее (непереваренные остатки в фекалиях) уходит в детритные цепи; поэтому степень влияния травоядных на сообщество зависит не только от скорости удаления ими живых растений, но и от процента «усвояемой» энергии пищи. Морской зоопланктон обычно выедает больше фитопланктона, чем может ассимилировать, и излишек выбрасывается в детритную пищевую цепь (Кашинг, 1964). Как указано в разделе, посвященном первичной продуктивности, прямое удаление травоядными животными или человеком более 30—50% годового прироста растительности может уменьшить способность экосистемы сопротивляться стрессу.

Достойны восхищения разнообразные природные механизмы, контролирующие или уменьшающие потребление растений травоядными. Поразительно, насколько человек в прошлом оказался неумелым и непредусмотрительным в том, что касается регуляции пастьбы разводимых им травоядных животных. Сейчас становится все очевиднее, что перевыпас скота был одной из причин гибели многих цивилизаций прошлого. Конечно, здесь надо с осторожностью выбирать слова. «Перевыпас» уже по определению разрушителен, но в чем выражается перевыпас в разных типах экосистем с точки зрения энергетики и перспективной экономики, мы начинаем понимать только сейчас. «Модель используемого пастбища», представленная в табл. 47, основана на длительных исследованиях, проведенных на Великих Равнинах. Это пример типа моделей, который надо внедрять в практику. «Недовыпас» также может оказаться вредным. Если прямое потребление живых растений совершенно отсутствует, то детрит может накапливаться быстрее, чем идет его разложение микроорганизмами. Это замедляет круговорот минеральных веществ, и, кроме того, система становится пожароопасной[1].

Следует подробнее рассмотреть основные компоненты модели потоков энергии. На фиг. 22 показана «универсальная» модель, приложимая к любому живому компоненту системы, будь то растение, животное, микроорганизм или же особь, популяция, трофическая группа. Соответственно соединенные, такие графические модели могут отразить, как уже показано, пищевые цепи или биоэнергетику целой экосистемы. На фиг. 22 заштрихованный прямоугольник, обозначенный буквой *B*, изображает живую структуру, или «биомассу», основного компонента модели. Хотя биомассу выражают обычно через какой-либо вес (живой — сырой — вес, сухой или вес обеззоленного вещества), желательно выражать биомассу в калориях, чтобы выявить связь между размерами потока энергии и одномоментной или средней биомассой. Общее поступление энергии на фиг. 22 обозначено буквой *I*. Для облигатных автотрофов — это свет, для облигатных гетеротрофов — органическая пища. Как говорилось в гл. 2, некоторые водоросли и бактерии могут использовать оба источника энергии, а многие из них нуждаются в определенном соотношении этих источников. То же относится к лишайникам и к тем беспозвоночным животным, в которых содержатся водоросли-мутуалисты. В таких случаях канал притока на схеме потоков энергии можно разделить пропорционально использованию разных источников

[1] И. К. Пачоский (1917, 1921) описал случай гибели растительного сообщества украинской ковыльной степи в Аскания Нова после его огораживания и полного прекращения выпаса и косьбы. Причины гибели — накопление мертвой органической массы, «задушившей» дериовины ковыля и типчака. — *Прим. ред.*

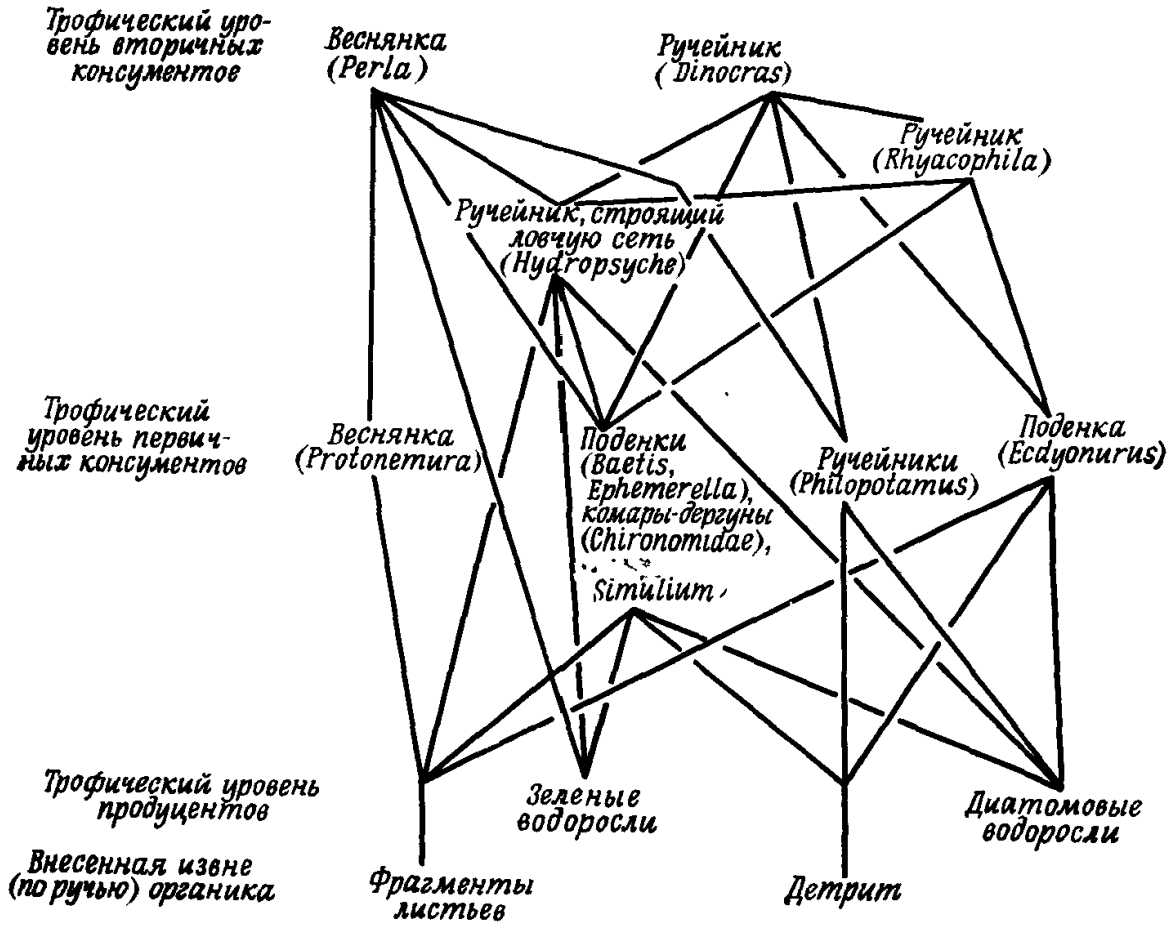


Фиг. 22. Компоненты «универсальной» модели экологического потока энергии (Ю. Одум, 1968).

I — поступившая или поглощенная энергия; *NU* — неиспользованная энергия; *A* — ассимилированная энергия, *P* — продукция; *R* — дыхание; *B* — биомасса; *G* — рост; *S* — накопленная энергия; *E* — выделенная энергия. Объяснения см. в тексте.

энергии или же можно разделить биомассу на отдельные резервуары, если вы хотите, чтобы каждый резервуар соответствовал одному энергетическому (трофическому) уровню.

Такая гибкость в использовании модели может смутить начинающего. Необходимо еще раз подчеркнуть, что *концепция трофического уровня введена не для того, чтобы классифицировать виды.* Энергия течет через сообщество по этапам в соответствии со вторым законом термодинамики, но отдельная популяция вида может быть вовлечена не в один, а в несколько этапов, или трофических уровней (и очень часто именно так и бывает). Поэтому универсальную модель потока энергии, приведенную на фиг. 22, можно использовать двояко. Она может представлять популяцию вида — в этом случае каналы притока энергии и связи с другими видами составят обычную диаграмму пищевой сети с названиями отдельных видов в ее узлах (фиг. 23), или же может изображать энергетический уровень — тогда прямоугольники биомассы и каналы потоков энергии представляют все популяции (или части их), поддерживаемые одним источником энергии. Например, лисы обычно часть своей пищи получают от растений (плоды и т. д.), а часть их пищи составляют травоядные животные (зайцы, полевые мыши и т. д.). Если мы хотим подчеркнуть аспект внутрипопуляционной энергетики, то всю популяцию лис можно изобразить одним прямоугольником. Если же мы хотим распределить метаболизм популяции лис на два трофических уровня соответственно пропорции растительной и животной пищи, то надо изобразить два или несколько прямоугольников (как это сделано на фиг. 22, внизу справа). Так мы можем включить популяцию лис в общую схему потока энергии в сообществе. При изображении целого сообщества нельзя смешивать эти два способа, кроме тех случаев, когда каждый вид занимает не более одного трофического уровня (например, сильно упрощенная экосистема «трава—корова—человек»).



Фиг. 23. Часть пищевой сети в сообществе небольшого ручья в Южном Уэльсе (Джонс, 1949).

На диаграмме показаны переплетение пищевых цепей, образующих пищевую сеть, и три трофических уровня; видно, что некоторые организмы (например, *Hydropsyche*) могут занимать промежуточное положение между осиовными трофическими уровиями. Здесь представлена «открытая» система, в которую часть осиовной пищи поступает извне.

Но достаточно о проблеме источников энергии. Не вся энергия, поступающая в биомассу, подвергается превращению. Часть ее может просто пройти через биологическую структуру; например, пища может пройти через пищеварительный тракт, не включаясь в метаболизм, а часть энергии света проходит через растительность, не усваиваясь. Эта часть энергии обозначается NU. Используемая, или ассимилируемая, часть на диаграмме обозначена буквой A. Отношение этих двух компонентов, т. е. эффективность ассимиляции, широко варьирует. Оно может быть очень мало, как в случае усвоения света растениями или ассимиляции пищи у животных-детритофагов, или же очень велико, как в случае животных или бактерий, питающихся высококалорийной пищей, например сахарами и аминокислотами. Об эффективности будет еще сказано ниже.

У автотрофов ассимилированная энергия (A) — это «валовая продукция», или «валовой фотосинтез». В прошлом термин «валовая продукция» использовался некоторыми авторами для соответствующего компонента у гетеротрофов, но, как уже говорилось, компонент A у гетеротрофов — это пища, уже «продуцированная» кем-то другим. Таким образом, термин «валовая продукция» может использоваться только применительно к первичной, или автотрофной, продукции. У высших животных величину A часто называют «метаболизированной энергией» (Клейбер и Догерти, 1934; Кендейг, 1949).

Ключевая особенность этой модели — разделение ассимилированной энергии на компоненты P и R. Та часть фиксированной энергии A, ко-

торая окисляется и теряется в форме тепла, называется дыханием (R), а та часть, которая превращается в новое или принадлежащее другому виду органическое вещество, называется продукцией (P). У растений это чистая продукция, у животных — вторичная продукция. Важно подчеркнуть, что компонент P — это энергия, доступная следующему трофическому уровню, в противоположность компоненту NU, который доступен и на данном трофнческом уровне.

Отношения P/R и B/R широко варьируют. С термодинамической точки зрения они очень важны для экологии (см. разд. 1 этой главы и гл. 2). В целом часть энергии, идущая на дыхание, т. е. на поддержание структуры, велика в популяциях крупных организмов (люди, деревья и др.) и в зрелых (климаксных) сообществах. Как уже указано, при большом стрессе R возрастает. Величина P значнтельна в активных популяциях мелких организмов, например бактерий и водорослей, на ранних стадиях экологической сукцессии, при «цветении», и в системах, получающнх дополнительную энергию извне. О важности отношения P/R при производстве пищи для человека говорилось в разд. 3 этой главы и еще раз будет отмечеио в гл. 9.

Продукция может принимать различные формы. Три ее типа указаны на фиг. 22. G — рост, или увеличение биомассы; E — ассимилированное органическое вещество, выделяемое с экскрементами или секретируемое (например, простые сахара, аминокислоты, мочевина, слизь и т. д.). Такая «утечка» органического вещества, часто в газообразной или растворенной форме, может быть значительной, но из-за трудности количественного учета ее часто игнорируют. Наконец, S — запас (например, жировые накопления, которые могут быть реассимилированы позднее). Обратный поток S, показанный на фиг. 22, можно назвать и «рабочей петлей», поскольку это та часть продукции, которая используется для обеспечения энергией в будущем (например, хищник использует энергию запасенных веществ, чтобы найти новую жертву). Как уже указано, искусственный отбор растений и животных слишком часто приводил к созданию организмов, лишенных этого «рабочего» потока, и в результате человеку приходится самому снабжать их энергией для поддержания жизнедеятельности.

На фиг. 22 приведено лишь несколько принятых в экологии подразделений потока энергии. На практике мы часто сталкиваемся с трудностями измерения, особенно в полевой работе. Основная цель нашей диаграммы — установить измеряемые компоненты, что должно стимулировать методологические исследования. Пусть пока мы не умеем измерять все потоки энергии — определение хотя бы валового прихода и расхода может дать много интересного. Нам нужно знать, какие количества энергии — этого первичного лимитирующего фактора — доступны и сколько ее используется в действительности. Тогда мы сможем оценить важность других потенциальных лимитирующих или регулирующих факторов. Имея точные данные по использованию энергии интересующими нас популяциями, мы сумели бы решить многочнсленные споры о роли пищевых ресурсов, погоды, конкуренции и биологического контроля.

Графические модели, состоящие из «резервуаров» и «каналов», легко превращаются в *блочные модели,* в которых поток энергии между блоками (отсеками) выражается коэффициентами переноса, или в *сетевые модели,* в которых каждая структура и функция обозначена символическим значком-модулем, связанным с другими в энергетическую сеть. Такие модели особенно удобны для обработки с помощью цифровых и аналоговых ЭВМ. Примеры этих моделей приводятся ниже в этой главе и в гл. 10.

Примеры

Многие представляют себе Арктику как бесплодную область, не имеющую для людей ни интереса, ни ценности. Независимо от того, каким будет результат современных попыток человека использовать Арктику, эта обширная область заслуживает большого внимания уже по одному тому, что ее экология сильно упрощена. Вследствие мощного ограничивающего воздействия температуры лишь сравнительно немногие виды смогли приспособиться к условиям Крайнего Севера. Поэтому живая часть экосистемы строится вокруг сравнительно небольшого числа основных видов. Арктические исследования помогают понять более сложные системы в других районах, ибо такие основные отношения организмов, как пищевые цепи, пищевые сети и трофические уровни, здесь упрощены и их легко осмыслить. Элтон давно понял это и в 20—30-х годах провел много времени в арктических районах, изучая их экологию. Он одним из первых четко обрисовал вышеупомянутые принципы. Итак, для начала действительно лучше всего знакомиться с пищевыми цепями, характерными для Арктики.

Зону между северной границей распространения лесов и вечным льдом обычно называют *тундрой*. Одно из важнейших растений тундры — олений лишайник («олений мох») *Cladonia*. Это симбиоз водорослей и грибов — разумеется, продуцентами здесь являются водоросли (см. фиг. 111 и 112). *Cladonia* вместе с травами, осоками и карликовой ивой составляют рацион оленя карибу в североамериканской тундре и его экологического аналога в тундре Старого Света — северного оленя[1]. Эти животные в свою очередь служат пищей волкам и человеку. Тундровые растения поедаются также леммингами — пушистыми короткохвостыми грызунами, напоминающими медведей в миниатюре, и куропатками. Всю долгую зиму и все короткое лето песцы и полярные совы питаются в основном леммингами и родственными им грызунами. Во всех этих случаях пищевые цепи сравнительно коротки, и любое существенное изменение численности организмов какого-либо из трех трофических уровней сильно отражается на других уровнях, так как возможность перейти на другую пищу практически отсутствует. Как мы увидим позже, в этом кроется одна из причин того, что некоторые группы арктических организмов подвержены резким колебаниям численности — от сверхизобилия до почти полного исчезновения. Интересно заметить, что подобное часто случалось с человеческими цивилизациями, зависевшими от одного или от нескольких немногих источников пищи (вспомним «картофельный голод» в Ирландии[2]). На Аляске человек неосторожно вызвал резкие колебания численности организмов, интродуцировав домашнего северного оленя из Лапландии. В отличие от местных карибу северный олень не мигрирует. В Лапландии оленей перегоняют с места на место, чтобы избежать перевыпаса, но индейцы и эскимосы Аляски не имеют навыков пастьбы (дикие карибу сами переходят с одного пастбища на другое). В результате северные олени истощили многие пастбища, сократив запасы пищи и для карибу. Это наглядный пример того, что случается, когда интродуцируется только часть хорошо слаженной системы. У нас еще будут случаи отметить, что интродуцированные животные часто становятся бедствием, если вместе с ними в новое местообитание не переносятся естественные или искусственные контролирующие механизмы.

---

[1] Карибу (*Rangifer tarandus arcticus* или *groenlandicus*) и северный олень Старого Света (*Rangifer tarandus tarandus*) — это подвиды одного вида. — *Прим. ред.*

[2] В 1845—1847 гг. в результате гибели посадок картофеля от фитофторы в Ирландии свирепствовал голод. — *Прим. перев.*

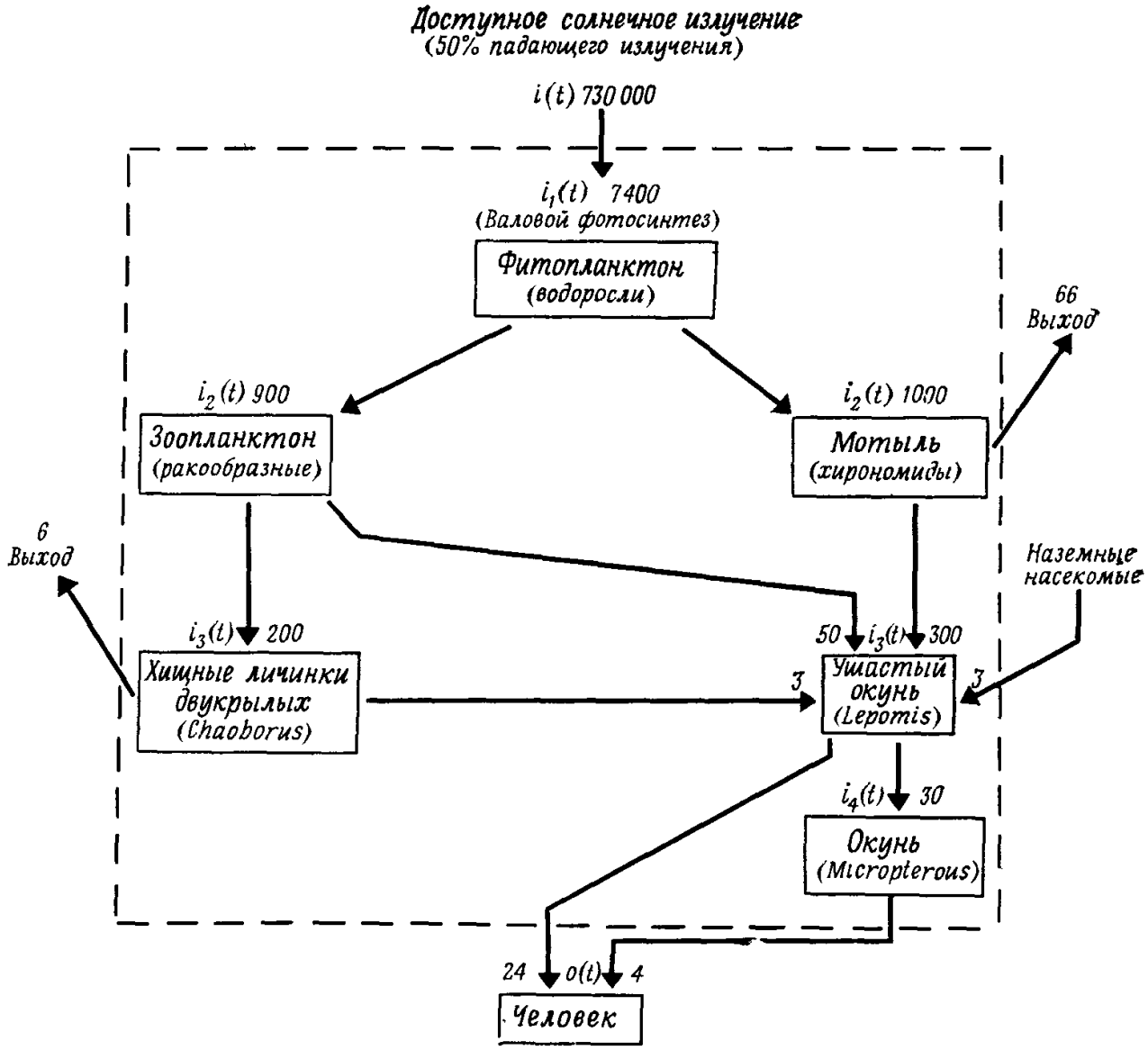
За короткое арктическое лето появляется масса насекомых, местами образуются большие скопления птиц. Пищевые цепи становятся длиннее, и развиваются четко выраженные пищевые сети, как в более южных районах. Саммерхейс и Элтон (1923) описывают интересную ситуацию на Шпицбергене, где нет леммингов. Песцы здесь питаются летом птицами, насекомыми или растениями, а зиму вынуждены проводить на льду, поедая остатки тюленей, убитых белыми медведями, и помет медведей. Таким образом, песцы включаются в пищевую сеть моря, которая в Арктике может быть более продуктивной, чем наземная.

На фиг. 23 показана пищевая сеть мелких организмов сообщества ручья. Эта схема не только иллюстрирует переплетение пищевых связей и показывает три трофических уровня, но и выявляет тот факт, что некоторые организмы занимают промежуточное положение в системе трех основных трофических уровней. Так, строящие ловчую сеть личинки ручейника питаются растениями и животными, занимая промежуточное положение между первичными и вторичными консументами.

Пруды для спортивной рыбной ловли, тысячи которых были созданы в США, дают прекрасный пример пищевых цепей в упрощенных условиях.

Поскольку назначение рыбного пруда состоит в том, чтобы давать максимальное количество рыбы определениого вида и размера, все операции по уходу за прудом направлены на превращение возможно большего количества доступной энергии в конечный продукт. Это достигается уменьшением числа пищевых цепей, для чего в пруду оставляется лишь одна группа продуцентов — плавающие водоросли, или фитопланктон (другие зеленые растения — нитчатые водоросли и высшие водные растения — подавляются). На фиг. 24 показана блочная схема пруда для спортивной рыбной ловли. Перенос энергии между звеньями указан в килокалориях на квадратный метр в год. В этой модели учтены только последовательные поступления поглощаемой с пищей энергии в зависимости от времени, $i(t)$, и не учтены потери при дыхании и ассимиляции. Как показано, фитопланктон поедается планктонными ракообразнымн, взвешенными в толще воды, а детрит, остающийся от планктона, идет в пищу разным бентосным беспозвоночным, особенно мотылю (хирономидам), которых охотно поедают ушастые окуни; те в свою очередь идут в пищу окуням. Баланс между этими последними звеньями пищевой цепи (ушастые окуни — окуни) с точки зрения человека особенно важен. Пруд с единственным видом рыбы—ушастым окунем—давал бы больше рыбы (по весу или по биомассе), чем пруд с крупным окунем и ушастым окунем, но популяция состояла бы в основном из мелких особей из-за быстрого размножения и жесткой конкуренции за пищу. Уловы на удочку или дорожку скоро стали бы плохими. Рыболовы предпочитают выуживать не мелочь размером с сардинку, а крупную рыбу, и именно конечный хищник необходим в хорошем пруду для спортивной ловли.

Рыбный пруд — удачный пример того, как вторичная продукция завнсит от: 1) длины пищевой цепи, 2) первичной продуктивности и 3) природы и величины привносимой извне энергии в систему пруда. Как показано в табл. 13, большие озера и моря дают на 1 м^2 меньше рыбы, чем небольшие продуктивные удобряемые пруды при интенсивном ведении хозяйства, и дело не только в том, что в крупных водоемах первичная продуктивность ниже и пищевые цепи длиннее, но и в том, что там человек собирает лишь часть популяции консументов. Кроме того, выход продукции выше при разведении растительноядных видов (например, карпа), чем при разведении хищных (окуней и др.); послед-



Фиг. 24. Схема основных пищевых цепей в пруду (штат Джорджия) для спортивной рыбной ловли.

Обозначения: i — оценка поступления энергии в единицу времени (t), в ккал на 1 м² в год; $i_1(t)$, $i_2(t)$, $i_3(t)$, $i_4(t)$ — потребленная энергия пищи на последовательных пищевых уровнях (потери при ассимиляции и дыхании не указаны); $o(t)$ — выход энергии из пруда (калорийность рыбы, пойманной человеком). Схема наводит на мысль, что продукцию рыбы удалось бы увеличить, устранив «побочную пищевую цепь» с *Chaoborus*. Однако не исключено, что эта побочная цепь способствует стабильности системы. Данные взяты из работы Уэлча (1967), но оценка ассимиляции энергии на уровне i_2 изменена с учетом того, что зоопланктон ассимилирует 60% энергии пищи, а хирономиды — 40%.

ним, разумеется, нужна более длинная пищевая цепь. Высокие выходы продукции, указанные в табл. 13, IV, получены благодаря внесению в экосистему пищи извне, т. е. внесению растительной или животной продукции из другой экосистемы. Поэтому при расчете продукции на единицу площади в таких случаях следовало бы включать и площадь той земли, с которой поступает дополнительная пища. Многие неправильно оценивают высокую продуктивность водоемов в странах Востока, сравнивая ее с продуктивностью рыбных прудов в США, куда обычно дополнительной пищи не поступает. Естественно, что способ ведения прудового хозяйства зависит от плотности населения в данном районе. Там, где люди живут в тесноте и голоде, в прудах выращивают растительноядную и детритоядную рыбу; так легко без дополнительной подкормки получать урожаи 1125—1750 кг/га. Там же, где люди не скучены и не голодны, они предпочитают спортивное рыболовство; пригодные для него виды рыб — обычно хищники, стоящие в конце длинной

ТАБЛИЦА 13

Вторичная продуктивность на примере продукции рыбы

Экосистема, трофнческий уровень	Сбор человеком	
	кг/(га·год)	ккал/(м²·год)
I. Неудобряемые естественные водоемы		
Различные хищники (природные популяции)		
Мировое морское рыболовство, (в среднем)[1]	1,665	0,3
Северное море[2]	29,97	5,0
Великие озера[3]	1,11—7,77	0,2—1,6
Африканские озера[4]	2,22—249,75	0,4—50
Небольшие озера США[5]	2,22—177,6	0,4—36
Разводимые хищники		
Рыбные пруды в США (спортивное рыболовство)[4]	44,4—166,5	9—34
Разводимые растительноядные		
Рыбные пруды в Германии (карп)[6]	111—388,5	22—80
II. Область поднятия холодных вод, связанная с Перуанским течением (анчоус)		
Обильный естественный приток питательных веществ[7]	1665	335
III. Искусственно удобряемые воды		
Разводимые хищники		
Рыбные пруды в США (спортивное рыболовство)[8]	222—555	45—112
Разводимые растительноядные		
Филиппинские морские пруды (ханос)[4]	555—1110	112—202
Рыбные пруды в Германии (карп)[6]	1110—1665	202—336
IV. Водоемы с внесением пищи извне		
Хищники		
Пруд площадью 0,4 га, США[6]	2220	450
Растительноядные		
Гонконг[4]	2220—4440	450—900
Южный Китай[4]	1110—14985	202—3024
Малайя[4]	3885	785

[1] Из расчета $60 \cdot 10^6$ т (Prod. Handb., 1967, FAO) на $360 \cdot 10^6$ км² общей площади океанов.
[2] Данные FAO.
[3] Роусон, 1952.
[4] Хнклннг, 1948.
[5] Раунсфелл, 1946.
[6] Виоска, 1936.
[7] Самый продуктнвный в мнре райои рыболовства, 10^7 т с $6 \cdot 10^{10}$ м² (Райтер, 1969).
[8] Суннгл н Смит, 1947.

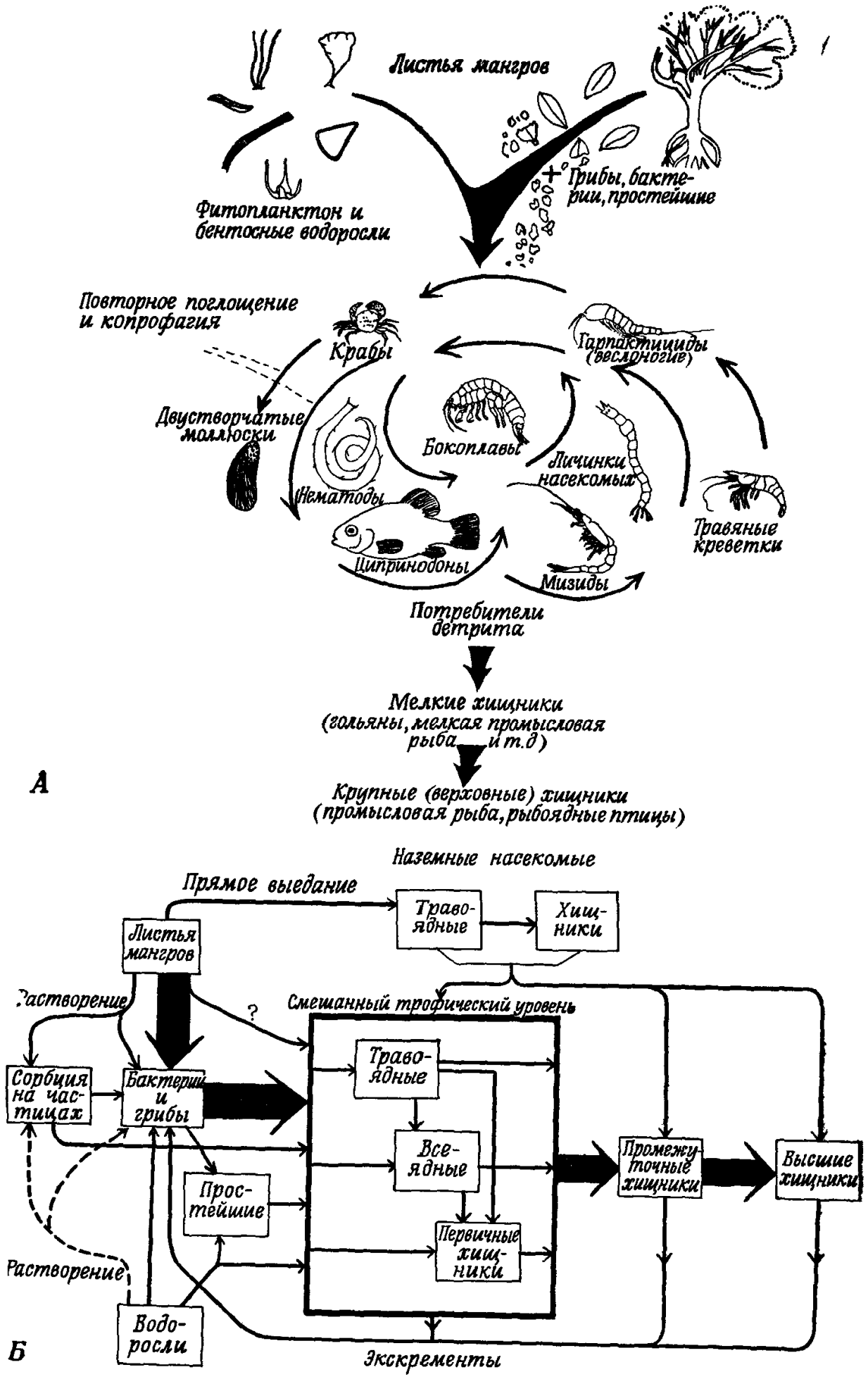
пищевой цепи, н урожаи здесь значительно ниже — 112—175 кг/га. При годовом урожае рыбы в 300 ккал на 1 м² (в самых плодородных естественных водоемах или прудах с короткими пищевыми цепями) 10% чистой первичной продукции превращается в продукцию первичных консументов (ср. данные табл. 5, *В* и 9 с данными табл. 13), что и показано на обобщенной диаграмме на фиг. 19.

Как подчеркнул Элтон (1927), в основе существования пищевых цепей лежат, помимо второго закона термодинамики, также размерные закономерности поедаемых организмов. Как правило, размеры пищи, которую могут добывать определенные животные, имеют довольно четкие верхний и нижний пределы. Соотношения размеров организмов по-разному изменяются в пищевой цепи с хищникамн и в цепи с паразитами: во втором случае организмы-консументы в каждом последующем звене не увеличиваются, а мельчают. Так, на корнях сельскохозяйственных культур паразитируют нематоды, а на них могут нападать бактерии или другие мелкие организмы. Блохи — обычные паразиты

млекопитающих и птиц — в свою очередь имеют паразитов из простейших рода *Leptomonas*. Впрочем, с энергетической точки зрения между цепями хищников и паразитов нет коренного различия, так как и паразиты и хищники являются консументами. Поэтому их не выделяют на диаграммах потоков энергии; паразит зеленого растения будет занимать на диаграмме то же положение, что и травоядное животное, а паразиты животных попадут в категорию хищников. Теоретически цепи паразитов должны быть в среднем короче цепей хищников, так как с уменьшением размеров организма, как будет показано ниже, быстро увеличивается интенсивность метаболизма, в результате чего резко сокращается та биомасса, которую можно поддерживать при данном количестве пищи.

Хороший пример детритной пищевой цепи — подробно изученная Хелдом (1969) и У. Одумом (1970) пищевая цепь, базирующаяся на листьях мангровых деревьев. В солоноватоводной прибрежной зоне на юге Флориды листья растущих здесь красных мангров (*Rhizophore mangle*) падают в неглубокие теплые воды, заросшие мангровыми деревьями, в количестве 9 т на 1 га за год (около 2,5 г, или 11 ккал на 1 м^2 в день). Оказалось, что до опадания листьев только 5% их вещества используют растительноядные насекомые, а большая часть годовой чистой продукции мангровых зарослей разносится приливно-отливными и сезонными течениями по обширной территории заливов и эстуариев. Как явствует из схемы на фиг. 25, *А*, ключевая группа мелких животных, состоящая из огромного числа особей немногих видов, потребляет большие количества детрита высших растений с развивающимися на нем микроорганизмами и меньшие количества водорослей. Размер частиц, поглощаемых потребителями детрита (детритофагами или сапрофагами), варьирует от довольно крупных фрагментов листа до мельчайших иловых частиц, на которых сорбирована органика. Эти частицы последовательно проходят через кишечники многих особей и видов (в процессе копрофагии), причем на них повторно развиваются микробные популяции, пока субстрат не будет исчерпан. Как описано выше (см. фиг. 12), по мере превращения мертвых листьев мангров в детрит происходит его обогащение белком. В ходе исследования было детально изучено содержимое желудков более ста видов рыб. Оказалось, что почти все мелкие рыбы питаются потребителями детрита, а сами в свою очередь идут в пищу более крупным промысловым рыбам (фиг. 25, *А*). Исследование показало, что мангровые заросли, обычно считавшиеся малоценными в хозяйственном отношении, на деле вносят существенный вклад в пищевую цепь, поддерживая важные для экономики Южной Флориды рыбные промыслы (Хелд и Одум, 1970). В других эстуариях рыбные промыслы поддерживаются детритом морских высших растений, растений засоленных маршей и крупных водорослей (Дарнелл, 1958, 1967; Ю. Одум и де ла Круц, 1967; Вуд и др., 1970). Тил (1962) составил детальную диаграмму потоков энергии для эстуарного засоленного марша в Джорджии, основанную на координированных исследованиях нескольких ученых. Ключевое звено, находящееся в этой экосистеме между первичной продукцией и продукцией рыбы, — группа детритофагов, живущих на водорослевом детрите. Это мелкие крабы, нематоды, полихеты, травяные креветки и брюхоногие моллюски. Как часто бывает, настоящая природа экологических взаимоотношений в этой сложной системе ускользает от поверхностного взгляда.

Итак, мы видим, что детритная пищевая цепь кончается очень сходно с пастбищной (так сказать, крупная рыба ест мелкую), но начинаются они по-разному. Как показано на более подробной модели мангро-



Фиг. 25. Детритная пищевая цепь, базирующаяся на листьях мангровых деревьев на юге Флориды (У. Одум, 1970).

Листья мангров падают в неглубокие воды эстуария. Фрагменты листьев обработанные сапрофагами и, заселенные водорослями, поедаются одними животными и после прохождения через их кишечник вновь съедаются (копрофагия) другими животными, относящимися к ключевой группе мелких потребителей детрита; эти последние в свою очередь служат основной пищей промысловой рыбы, цапель, аистов и ибисов. Иллюстрированная схема пищевой цепи показана вверху (*А*), а блоковая схема — внизу (*Б*).

вой системы (фиг. 25, *Б*), потребители детрита в отличие от пасущихся травоядных с точки зрения трофических уровней представляют смешанную группу. Детритофаги получают некоторую часть энергии прямо из растительного материала, бóльшую же часть — вторично, от микроорганизмов, и еще некоторую часть — третично, через хищников (например, съедая простейших или других мелких беспозвоночных, питающихся бактериями, усваивающими растительный материал). Так как детритофаги могут ассимилировать лишь небольшую часть огромного, химически сложного поглощаемого ими материала, рассчитать, в какой пропорции используются источники энергии на уровне особи и вида, методически трудно. Однако это не является необходимым для моделирования системы, так как можно рассматривать всю группу как «черный ящик». Насколько известно, модель, приведенную на фиг. 25, можно с одинаковым успехом использовать для леса, травянистого угодья и эстуария: считают, что ход потоков энергии везде будет одинаковым, разным будет только набор видов.

Как будет показано в последующих главах, распределение энергии не единственное явление, обусловленное пищевыми цепями. Здесь подчеркнем только, что некоторые вещества по мере продвижения по цепи не рассеиваются, а, наборот, накапливаются. Это так называемое *концентрирование в пищевой цепи* (в популярной литературе его называют *биологическим накоплением*) нагляднее всего видно на примере устойчивых радионуклидов и пестицидов. Примеры накопления радиоактивных отходов в звеньях пищевой цепи приводятся в гл. 17, а ниже дается пример подобного же накопления ДДТ. Чтобы сократить численность комаров на Лонг-Айленде, болота много лет опыляли ДДТ. Специалисты по борьбе с насекомыми благоразумно не применяли таких концентраций, которые были бы непосредственно летальны для рыбы и других животных, но они не учли экологических процессов и того факта, что ДДТ весьма стоек и остается токсичным долгое время. Вместо того чтобы, как предсказывали некоторые, смываться в море, ядовитые остатки адсорбировались на детрите, концентрировались в тканях детритофагов и мелкой рыбы и дальше концентрировались в верховных хищниках — таких, как рыбоядные птицы. Коэффициент концентрации (отношение содержания в организме к содержанию в воде) составляет для рыбоядных животных, как явствует из приведенных ниже данных, около 500 000. Изучая модель детритной пищевой цепи, подобной той, что показана на фиг. 25, можно понять, что благодаря многократному поглощению с начала детритной пищевой цепи в ней должно накапливаться любое вещество, быстро сорбирующееся на частицах детрита и почвы и растворяющееся в кишечнике. Такое накопление ДДТ на детрите подтверждено У. Одумом, Вудвеллом и Верстером (1969). У рыб и птиц накоплению способствуют значительные жировые отложения, в которых концентрируется ДДТ. Широкое применение ДДТ приводит к уничтожению целых популяций хищных птиц, например скопы, и детритофагов, например манящих крабов. Показано, что птицы особенно чувствительны к отравлению ДДТ, так как этот яд (и другие инсектициды, представляющие собой хлорированные углеводороды) препятствует образованию яичной скорлупы, влияя на механизм действия стероидных гормонов (см. Пиколл, 1967; Хики и Андерсон, 1968); тонкая скорлупа лопается еще до того, как разовьется птенец. Таким образом, очень малые дозы, неопасные для особи, оказываются летальными для популяции! Все эти научные доказательства опасности накопления ДДТ и его непредвиденных физиологических эффектов в конце концов склонили общественное мнение к тому, чтобы ограничить применение ДДТ и подобных пестицидов в системах, где высшим консументом является

человек. В гл. 16 показано, что существуют другие способы борьбы с насекомыми, не требующие отравления всей пищевой цепи для борьбы с одним вредным видом.

Пример накопления устойчивого пестицида ДДТ в пищевой цепи (Вудвелл, Верстер и Айзексон, 1967)

	Остатки ДДТ, ч на млн[1]
Вода	0,00005
Планктон	0,04
Хибогнатус	0,23
Циприподон	0,94
Щука (хищная рыба)	1,33
Рыба-игла (хищная рыба)	2.07
Цапля (питается мелкими животными)	3,57
Крачка (питается мелкими животными)	3,91
Серебристая чайка (падальщик)	6,00
Скопа, яйцо	13,8
Крохаль (утка, питающаяся рыбой)	22,8
Баклан (питается более крупной рыбой)	26,4

[1] Имеется в виду общее содержание остатков ДДТ, ДДД и ДДЭ (все они токсичны) в частях на миллион частей сырого веса целых организмов.

Принцип биологического накопления (см. обзор Вудвелла, 1967) надо учитывать при любых решениях, связанных с поступлением загрязнений в среду. Но следует подчеркнуть, что многие небиологические факторы могут уменьшать или увеличивать коэффициент концентрации. Так, человек получает меньше ДДТ, чем скопа, и частично это объясняется тем, что при обработке и варке пищи часть вещества удаляется. Рыба же находится в особенно опасном положении: она может получать ДДТ не только через пищу, но и прямо из воды через жабры и кожу.

Хотя накопление радионуклидных отходов или осадков в пищевых цепях весьма опасно, экспериментальное использование радионуклидных индикаторов оказалось очень ценным для построения подробных диаграмм сложных пищевых сетей в интактных экосистемах. Пометив источник энергии или популяцию вида и следя за переносом радиоактивного материала в целой, интактной системе, можно «проследить» или «выделить» ту часть пищевой сети, которая поддерживается этим источником. При этом функционирование системы почти не нарушается (Ю. Одум и Кюнцлер, 1963; Вигерт, Одум и Шнелль, 1968; Вигерт и Одум, 1969). Примеры таких исследований приведены в гл. 17 (особенно обратите внимание на фиг. 227).

Экологическая эффективность

Значительный интерес для эколога представляют отношения величин энергетического потока в разных точках пищевой цепи. Выраженные в процентах, эти отношения часто называют *экологической эффективностью*. Ниже приведены некоторые из этих отношений и даны их определения. По большей части эти отношения могут использоваться применительно и к популяциям, и к трофическим уровням. Часто путают разные типы эффективности, и поэтому важно точно указывать, о каком соотношении идет речь; диаграмма потоков энергии (фиг. 19—22) оказывается здесь очень полезной.

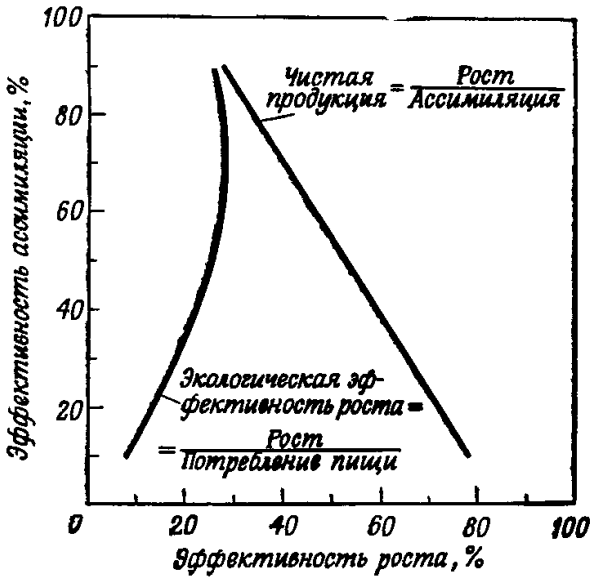
Различные типы экологической эффективности[1]

Отношение	Название и объяснение
А. Отношения между трофическими уровнями	
$\frac{I_t}{I_{t-1}}$	Эффективность поглощения энергии трофическим уровнем (или эффективность Линдемана). Для первичного уровня это $\frac{P_G}{L}$ или $\frac{P_G}{L_A}$
$\frac{A_t}{A_{t-1}}$	Эффективность ассимиляции трофического уровня. Для первичного уровня P и A могут быть выражены в L или L_A, как выше; $A_t/A_{t-1} = I_t/I_{t-1}$ для первичного, но не для вторичных уровней
$\frac{P_t}{P_{t-1}}$	Эффективность продукции трофического уровня. Для первичного уровня P и A могут быть выражены в L или L_A, как выше; $A_t/A_{t-1} = I_t/I_{t-1}$ для первичного, но не для вторичных уровней
$\frac{I_t}{P_{t-1}}$ или $\frac{A_t}{P_{t-1}}$	Эффективности использования
Б. Отношения внутри трофических уровней	
$\frac{P_t}{A_t}$	Эффективность роста тканей
$\frac{P_t}{I_t}$	Экономическая эффективность
$\frac{A_t}{I_t}$	Эффективность ассимиляции

[1] Объяснение символов (см. фиг. 19): L — свет (общий); L_A — поглощенный свет; P_G — общий фотосинтез (валовая продукция); P — продукция биомассы; I — поступление энергии; R — дыхание; A — ассимиляция; NA — поглощено, но не ассимилировано; NU — не использовано на данном трофическом уровне; t — трофический уровень; $t-1$ — предыдущий трофический уровень.

Сравнивать можно только безразмерные величины эффективности, т. е. такие, в которых и числитель и знаменатель дроби выражены в одних единицах. Игнорируя это правило, можно прийти к совершенно ошибочным выводам. Например, птицеводы могут говорить о 40%-ной эффективности превращения цыплячьего корма в цыплячье мясо (отношение P_t/I_t). Но на самом деле это отношение сырого веса цыплят (энергетическая ценность около 2 ккал/г) к сухому весу корма (более 4 ккал/г). Истинная эффективность роста в этом случае составляет около 20%. Экологические эффективности желательно выражать в «энергетической валюте» (т. е. в кал/кал).

Уже говорилось об эффективности переноса между трофическими уровнями; P_g/L обычно равно 1—5%, P_g/L_A равно 2—10%, и эффективность переноса продукции между вторичными трофическими уровнями составляет обычно 10—20%. Эффективности ассимиляции и роста (отношения внутри трофических уровней) часто имеют порядок 10—50%, но могут быть и много выше. Организмы, потребляющие очень питательную пищу, могут ассимилировать до 100% съеденного. В других случаях большой процент ассимилированной энергии может идти на рост — если организмы малы и когда условия среды не требуют больших затрат на поддержание процессов, идущих против температурного градиента. В природе у животных часто существует обратная зависимость между эффективностью роста тканей и эффективностью ассимиляции (фиг. 26; см. Ю. Одум и Э. Смолли, 1957; Уэлч, 1968).



Фиг. 26. Связь между эффективностью роста тканей, экологической эффективностью роста и эффективностью ассимиляции в популяциях животных (Уэлч, 1968).

Напротив, экологическая эффективность роста обычно остается более константной, около 20% (Слободкин, 1961, 1962). Судя по литературе, исключения из этих правил очень редки. Чтобы понять их смысл, требуются дальнейшие исследования.

Многих озадачивала очень низкая первичная эффективность, характерная для интактных природных систем, в сравнении с высокими КПД электромоторов и других двигателей. Это привело к мысли о необходимости серьезно рассмотреть возможности увеличения эффективности процессов, происходящих в природе. На самом деле долгоживущие, крупномасштабные экосистемы нельзя приравнивать в этом отношении к короткоживущим механическим системам. Во-первых, в живых системах много «горючего» уходит на «ремонт» и самоподдержание, а при расчете КПД двигателей не учитываются расходы энергии на ремонт и т. д. Иначе говоря, помимо энергии горючего, много другой энергии (человеческой или иной) тратится на поддержание работоспособности машины, на ее ремонт и замену, и без учета этих расходов двигатели нельзя сравнивать с биологическими системами. Ведь биологические системы саморемонтируются и самоподдерживаются. Во-вторых, быстрый рост может иметь большее значение для выживания, чем максимальная эффективность использования «горючего». Простая аналогия: автомобилисту может быть важнее быстро достичь пункта назначения, развив скорость 80 км/ч, чем с максимальной эффективностью использовать бензин, придерживаясь малой скорости. Инженерам важно понять, что любое повышение эффективности биологической системы обернется увеличением затрат на ее поддержание. Всегда наступает такой предел, после которого выигрыш от роста эффективности сводится на нет ростом расходов (не говоря уже о том, что система может войти в опасное колебательное состояние, грозящее разрушением). Подробное обсуждение мысли о том, что низкая эффективность необходима для максимального энергетического выхода, см. в работах Г. Одума и Пинкертона (1955) и Г. Одума (1971).

5. МЕТАБОЛИЗМ И РАЗМЕРЫ ОСОБЕЙ

Определения

Размер урожая биомассы на корню (выраженный в общем сухом весе или общей калорийности всех организмов, имеющихся в данный момент), который может поддерживаться постоянным током энергии через пищевую цепь, в значительной мере зависит от размера особей. Чем меньше организм, тем выше его удельный метаболизм (на 1 г или на 1 кал биомассы). Следовательно, чем меньше организм, тем меньше биомасса, которая может поддерживаться на данном трофическом уровне экосистемы, и, наоборот, чем крупнее организм, тем выше биомасса

на корню. Так, «урожай» бактерий, имеющихся в данный момент, будет гораздо ниже «урожая» рыбы или млекопитающих, хотя эти группы использовали одинаковое количество энергии.

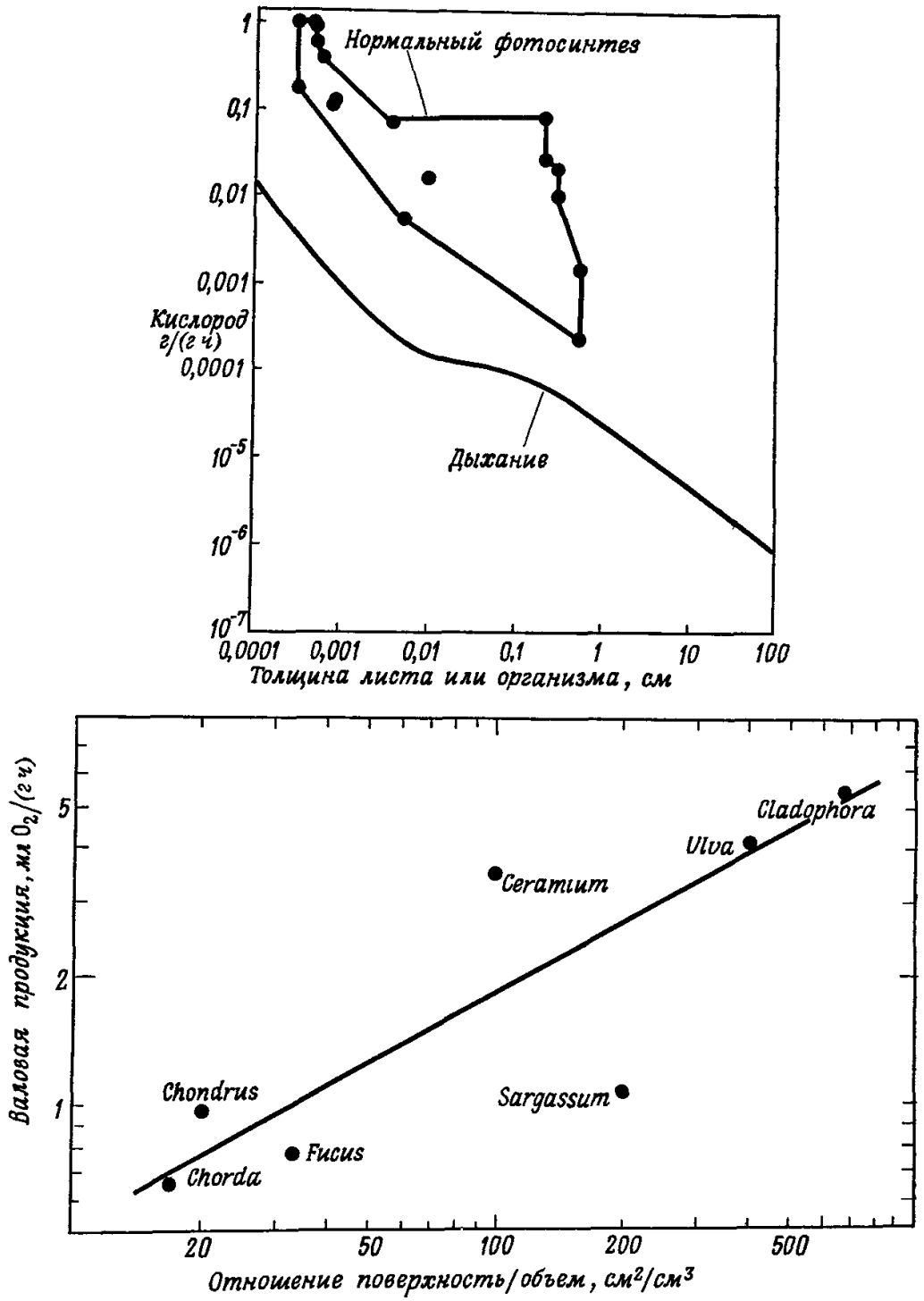
Объяснения и примеры

У мелких растений и животных — водорослей, бактерий, простейших — удельный метаболизм (на 1 г биомассы) значительно выше, чем у крупных организмов, например деревьев и позвоночных. Это относится и к фотосинтезу, и к дыханию. Во многих случаях самыми важными для метаболизма сообществами оказываются не малочисленные крупные, выделяющиеся своим размером организмы, а многочисленные мельчайшие организмы, часто неразличимые простым глазом. Так, микроскопические водоросли (фитопланктон), которых в озере в каждый данный момент наберется всего несколько килограммов на гектар, могут иметь такой же метаболизм, как намного большая биомасса деревьев в лесу или травы на лугу. Точно так же несколько килограммов мелких рачков (зоопланктон), «пасущихся» на водорослях, могут иметь общее дыхание, равное дыханию многих килограммов пасущейся на лугу коровы.

Интенсивность обмена у отдельных организмов или их ассоциаций часто оценивается по скорости потребления кислорода (или в случае фотосинтеза — по скорости его продукции). У животных наблюдается общая тенденция к увеличению интенсивности обмена в расчете на организм пропорционально степени $\frac{2}{3}$ роста объема (или веса); иначе говоря, интенсивность метаболизма на грамм биомассы растет с уменьшением длины (Цейтен, 1953; Берталанффи, 1957; Клейбер, 1961). Видимо, подобное соотношение существует и у растений, хотя различия в строении растений и животных затрудняют прямое сравнение объемов и линейных размеров. На фиг. 27 показана в общих чертах связь между размером и метаболизмом. Различные теории, объясняющие наблюдаемую тенденцию, исходят из роли процессов диффузии; действительно, у крупных организмов площадь поверхности, через которую может идти диффузия, на грамм веса меньше, чем у мелких животных. Однако общепринятого объяснения связи между размером и метаболизмом пока нет. Конечно, сравнения следует проводить при одинаковой температуре, так как интенсивность обмена при высокой температуре обычно выше (кроме случаев температурной адаптации; см. стр. 142).

Подчеркнем, что при сравнении организмов, имеющих размеры одного порядка, линейные зависимости, показанные на фиг. 27, не всегда оказываются справедливыми. Это вполне естественно, так как на интенсивность метаболизма влияют и многие другие факторы. Хорошо известно, например, что у теплокровных животных интенсивность дыхания выше, чем у холоднокровных того же размера. Но это различие относительно мало по сравнению с различием между позвоночным и бактерией. Итак, при одинаковом поступлении энергии с пищей урожай на корню холоднокровной растительноядной рыбы в пруду и урожай теплокровных травоядных млекопитающих на суше могут быть величинами одного порядка. Но, как уже указывалось в гл. 2, в воде кислорода меньше, чем в воздухе, и здесь его содержание может служить лимитирующим фактором. В общем у водных животных, по-видимому, активность дыхания на единицу веса меньше, чем у наземных животных того же размера. Такая адаптация может повлиять на трофическую структуру (Мизра и др., 1968).

При анализе связи размера с метаболизмом у растений часто нелегко решить, что́ надо считать «особью». Обычно мы считаем большое



Фиг. 27. Зависимость между метаболизмом на 1 г биомассы и размерами организма.
Кривые описывают (сверху вниз) зависимость между скоростью фотосинтеза на 1 г биомассы у разных водорослей и высших растений и длиной или толщиной листа, зависимость между дыханием на 1 г биомассы у гетеротрофных организмов (животных и бактерий) и длиной организма, зависимость между валовой продукцией нескольких крупных морских водорослей и отношением поверхности к объему Во всех случаях мелкие организмы с высоким отношением поверхности к объему имеют более высокую интенсивность метаболизма на грамм, чем крупные Верхний график взят из Г. Одума, 1956а, данные Вердуина и Цейтеи, нижний график — из Ю Одума и др., 1958.

дерево особью, но при изучении связи размера с площадью поверхности «функциональными особями» можно считать листья (вспомним понятие «индекса листовой поверхности», фиг. 15). При изучении разных видов крупных морских многоклеточных водорослей мы обнаруживаем (фиг. 27), что виды с тонкими или узкими «ветвями» (т. е. структурами с высоким отношением поверхность/объем) характеризуются более высоким уровнем продукции пищи на грамм биомассы, бóльшим дыханием и поглощением радиоактивного фосфора из воды, чем виды с толстыми

«ветвями» (Ю. Одум, Кюнцлер и Блант, 1958). В этом случае «функциональными особями» являются «ветви» или даже отдельные клетки, а не все растение, которое может состоять из множества «ветвей» (все они прикреплены к субстрату одним ризоидом).

В онтогенезе также может наблюдаться обратная зависимость между размером тела и интенсивностью метаболизма. Так, в яйцах интенсивность метаболизма на грамм веса обычно выше, чем у взрослых особей. По данным Хантера и Вернберга (1955), метаболизм на грамм веса у взрослых трематод (паразитических червей) в 10 раз ниже, чем у их мелких личинок церкарий.

Во избежание недоразумений подчеркиваем, что с увеличением размера снижается не общий метаболизм особи, а удельный, т. е. интенсивность метаболизма на единицу веса. Взрослому человеку требуется пищи больше, чем маленькому ребенку, но на килограмм своего веса взрослый потребляет меньше пищи.

6. ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПИРАМИДЫ

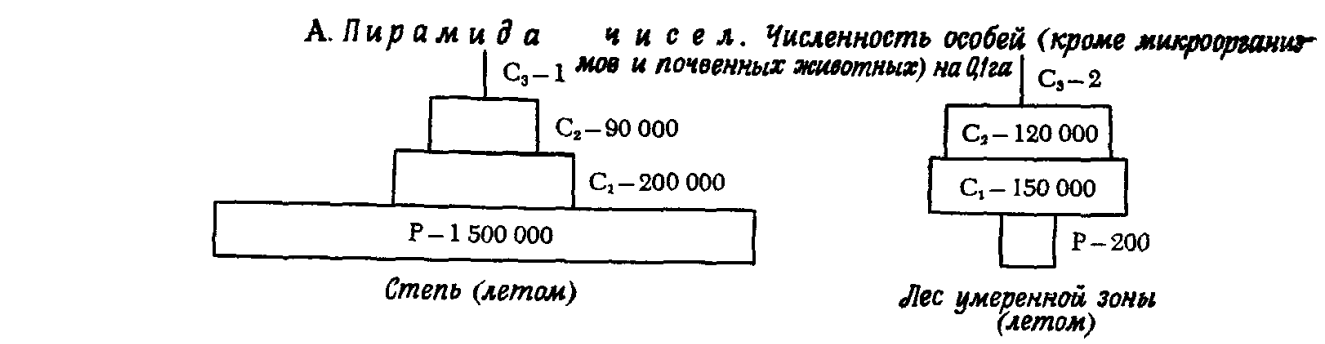
Определения

В результате взаимодействия энергетических явлений в пищевых цепях (потерь энергии при каждом переносе) и такого фактора, как зависимость метаболизма от размера особей, каждое сообщество приобретает определенную *трофическую структуру,* которая часто служит характеристикой типа экосистем (озера, леса, кораллового рифа, пастбища и т. д.). Трофическую структуру можно измерить и выразить либо урожаем на корню (на единицу площади), либо количеством энергии, фиксируемой на единице площади за единицу времени на последовательных трофических уровнях. Трофическую структуру и трофическую функцию можно изобразить графически в виде *экологической пирамиды,* основанием которой служит первый уровень (уровень продуцентов), а последующие уровни образуют этажи и вершину пирамиды. Имеется три основных типа экологических пирамид: 1) *пирамида чисел,* отражающая численность отдельных организмов; 2) *пирамида биомассы,* характеризующая общий сухой вес, калорийность или другую меру общего количества живого вещества; 3) *пирамида энергии,* показывающая величину потока энергии и (или) «продуктивность» на последовательных трофических уровнях. Пирамиды чисел и биомассы могут быть обращенными (или частично обращенными), т. е. основание может быть меньше, чем один или несколько верхних этажей. Так бывает, когда средние размеры продуцентов меньше размеров консументов. Напротив, энергетическая пирамида всегда будет сужаться кверху при условии, что будут учтены все источники пищевой энергии в системе.

Объяснения и примеры

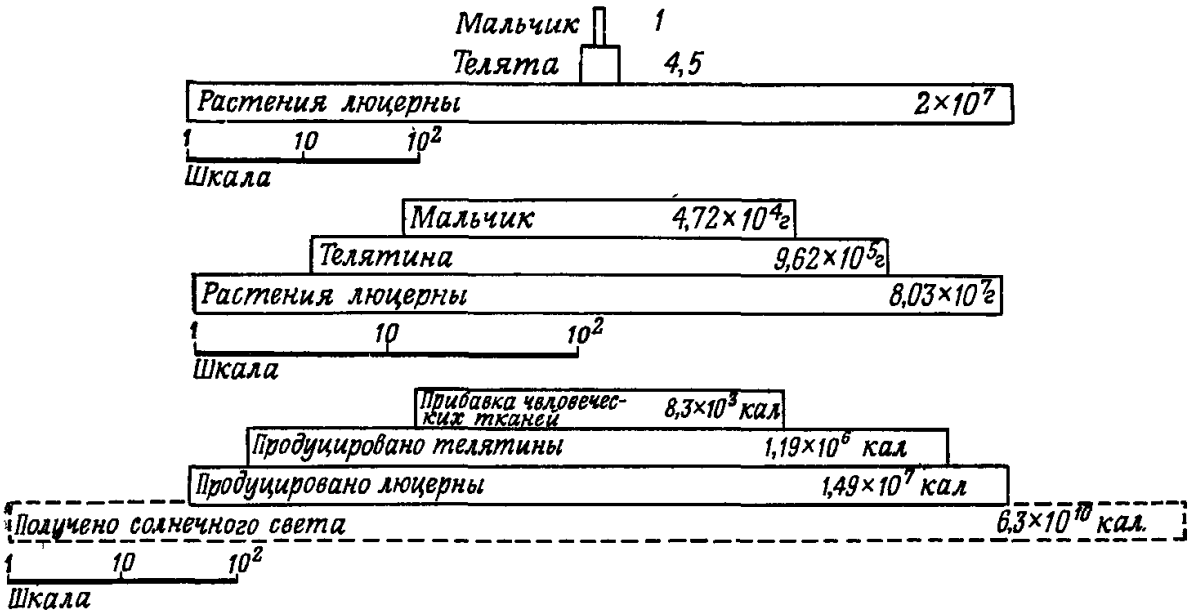
На фиг. 28 показаны примеры экологических пирамид, а на гипотетической диаграмме фиг. 29 сравниваются три вида пирамид.

Пирамида чисел есть результат совместного действия трех феноменов. Один из них — тот простой физический факт, что для уравновешивания массы одного большого тела требуется много маленьких (неважно — организмы это или строительные блоки). Если бы вес крупных организмов был равен весу мелких, число этих последних было бы гораздо больше, нежели число первых. Существование пирамиды чисел



Фиг. 28. Экологические пирамиды чисел, биомассы и энергии в разных экосистемах (от открытых вод до больших лесов).

P — продуценты, C_1 — первичные консументы, C_2 — вторичные консументы, C_3 — третичные консументы (конечные хищники), *S* — сапрофаги (бактерии и грибы), *D* — редуценты (бактерии, грибы, детритофаги) Пирамиды несколько схематизированы, но каждая основана на данных конкретных исследований *А Степь:* данные из Эванса и Кейна (1952) — по растениям; из Уолкотта (1937) — по животным, *лес умеренной зоны* по данным Элтона (1966) и Варли (1970) — для Уитхэмских лесов вблизи Оксфорда в Англии *Б. Ла-Манш* — по данным Харвея (1950); *озеро в Висконсине, Вебер-Лейк* — по данным Джудея (1942); залежь в Джорджии — по данным Ю Одума (1957); коралловый риф Эниветок — по данным Одума и Одума (1957), *лес в Панаме* — по данным Голли и Чайлд (неопубл.). *В. Силвер-Спрингс* — по данным Г Одума (1957). *Г. Озеро в Италии Лаго-Маджоре* — по данным Раверы (1969). *Д.* Почвенные членистоногие — по данным Энгельманна (1968).



Фиг. 29. Три типа экологическнх пирамид для простого примера пищевой цепи «люцерна — телепок — мальчик».

Данные рассчитаны исходя из площади 4 га и времени 1 год и отложены по логарифмической шкале Исходные данные взяты из следующих работ: Хорвитц и Остнн «Климатология» (1944); «Статистика Министерства сельского хозяйства США, 1951 г.»; «Ежегодник Министерства сельского хозяйства США за 1948 г.», Моррисон, «Пища и питание» (1947); Броуди «Биоэнергетнка и рост» (1945), Фултои «Физнология» (1950); Дирбори и Росни «Развитие ребенка» (1941).

в естественной группе организмов не обязательно означает, что крупных организмов здесь меньше по весу.

Второй феномен, обусловливающий интересующее нас соотношение (много мелких организмов и немного крупных), — это пищевая цепь. Как говорилось в разд. 2, при каждом очередном переносе энергии от одного звена цепи к другому часть полезной энергии всегда теряется, переходя в тепло. Следовательно, на высших трофических уровнях меньше доступной энергии (за исключением тех случаев, когда к ним поступает добавочное органическое вещество, см. табл. 13, IV). И наконец, третий фактор, создающий пирамиду чисел, — это обратная зависимость иптенсивности метаболизма от размера особей (см. предыдущий раздел).

На самом деле пирамида чисел как способ отображения закономерностей, характеризующих экосистемы, оказывается не слишком поучительной, поскольку в ней не выделено относительное значение «физического фактора», «фактора пищевой цепи» и «фактора размера». Форма пирамид чисел сильно различается для разных сообществ в зависимости от того, велики ли (дубы) или малы (фитопланктон, трава) в них продуценты. Кроме того, численность особей на разных уровнях столь различна, что трудно изобразить все сообщество в одном масштабе. Это не значит, что численность особей не представляет интереса, просто такие данные удобнее изложить в форме таблиц.

Пирамиды биомассы представляют более фундаментальный интерес, так как в них устранен «физический» фактор и четко показаны количественные соотношения «урожаев на корню». В целом пирамида биомассы дает приблизительную картину общего влияния отношений в пищевой цепи на экологическую группу как целое. Обозначив на соответствующих трофических уровнях общий вес особей, обычно можно получить ступенчатую пирамиду, если только организмы не слишком сильно различаются по размеру. Но если организмы низших уровней в среднем значительно меньше организмов высших уровней, то получа-

ется обращенная пирамида биомассы. Например, в системах с очень мелкими продуцентами и крупными консументами общий вес последних может быть в любой данный момент выше. В таких случаях, хотя через трофический уровень продуцентов проходит больше энергии, чем через уровни консументов (это всегда остается законом), интенсивный обмен и быстрый оборот мелких организмов-продуцентов обусловливают в результате большую продукцию, но малый урожай на корню. Примеры обращенных пирамид биомассы показаны на фиг. 28, *Б* и *Г*. В озерах и в море растения (фитопланктон) в сумме весят больше своих потребителей (зоопланктона) в периоды высокой первичной продуктивности, например в период весеннего «цветения», но зимой, например, может создаваться обратное положение, что иллюстрируется пирамидами биомассы в одном итальянском озере (фиг. 28, *Г*) (см. также Пеннак, 1955; Флеминг и Левасту, 1956).

Если принять, что примеры, показанные на фиг. 28, отражают реальные ситуации, то можно сделать следующие обобщения.

1. Для наземных и мелководных экосистем, где продуценты крупны и живут сравнительно долго, характерны относительно устойчивые пирамиды с широким основанием. В только что возникших или недавно образовавшихся сообществах отношение числа консументов к числу продуцентов обычно меньше (т. е. вершина пирамиды биомассы будет узкой). Это видно при сравнении пирамиды для заброшенного поля с пирамидой для кораллового рифа (фиг. 28, *Б*). В целом можно сказать, что консументы наземных и мелководных сообществ имеют более сложные жизненные циклы и более «изощренные» требования к местообитанию (например, им нужны особые укрытия и т. д.), чем зеленые растения. Поэтому животным популяциям может требоваться больше времени для максимального развития.

2. В открытых и в глубоких водах, где продуценты невелики по размеру и имеют короткие жизненные циклы, пирамида биомассы может быть обращенной. Общий урожай на корню (графически он выражается суммарной площадью прямоугольников пирамиды) здесь, как правило, бывает меньше, чем в наземных или мелководных сообществах, даже если количество фиксируемой за год энергии в обоих случаях одинаково.

3. В озерах и прудах, где велико значение и крупных прикрепленных растений, и микроскопических водорослей, пирамиды урожая на корню будут иметь промежуточный вид (см. фиг. 28, *Б*, пирамида для одного из Висконсинских озер).

Из трех типов экологических пирамид пирамида энергии дает наиболее полное представление о функциональной организации сообществ, так как число и вес организмов, которых может поддерживать какой-либо уровень в тех или иных условиях, зависит не от количества фиксированной энергии, имеющейся в данное время на предыдущем уровне, а от *скорости* продуцирования пищи. В противоположность пирамидам чисел и биомассы, отражающим статику системы, т. е. характеризующим количество организмов в данный момент, пирамида энергии отражает картину скоростей прохождения массы пищи через пищевую цепь. На форму этой пирамиды не влияют изменения размеров и интенсивности метаболизма особей, и если учтены все источники энергии, то пирамида всегда будет иметь «канонический» вид, как это диктуется вторым законом термодинамики.

Сравнение пирамид биомассы и энергии богатой системы ручьев Силвер-Спрингс во Флориде (фиг. 28) — этой необычайно красивой местности, посещаемой тысячами туристов, особенно интересно, так как здесь известны все компоненты сообщества, включая редуцентов. Ос-

новную часть урожая на корню продуцентов в этих проточных водоемах дают заросли стрелолиста (*Sagittaria*) и прикрепленных водорослей. Первичные консументы представлены многочисленными водными насекомыми, брюхоногими моллюсками, растительноядными рыбами и черепахами. Другие рыбы и беспозвоночные составляют меньшую биомассу вторичных консументов, а окунь и панцирная щука занимают верхний уровень в этой системе. Последний включает и животных-паразитов. Редуценты (сапрофаги) хотя и разлагают в основном растительный материал, но уничтожают также органическое вещество других уровней; им соответствует на схеме тонкая линия, опирающаяся на первичный трофический уровень и идущая до самой вершины пирамиды. Биомасса бактерий и грибов очень мала в сравнении с их ролью в энергетическом потоке в сообществе. Поэтому в пирамиде чисел значение микросапрофагов сильно преувеличено, а в пирамиде биомассы сильно преуменьшено. Ни численность, ни вес сами по себе не отражают настоящей роли микроорганизмов-редуцентов в динамике сообщества, и только использование энергии, отраженное в пирамиде энергии, показывает действительные отношения микроконсументов с макроскопическими компонентами сообщества.

ТАБЛИЦА 14

Плотность, биомасса и поток энергии в 6 популяциях первичных консументов, различающихся по размеру особей, составляющих популяцию (Ю. Одум, 1968)

	Приблизительная плотность, число особей на 1 м²	Биомасса, г/м²	Поток энергии, ккал/(м² день)
Почвенные бактерии	10^{12}	0,001	1,0
Морские веслоногие (*Acartia*)	10^{5}	2,0	2,5
Литоральные брюхоногие (*Littorina*)	200	10,0	1,0
Кузнечики засоленных маршей (*Orchelimum*)	10	1,0	0,4
Полевки (*Microtus*)	10^{-2}	0,6	0,7
Олень (*Odocoileus*)	10^{-5}	1,1	0,5

Концепция потока энергии не только позволяет сравнивать экосистемы между собой, но и дает средство для оценки относительной роли популяций в них. В табл. 14 приведены оценки плотности, биомассы и скорости потока энергии для 6 популяций, различающихся по размеру особей и по местообитанию. Численности в этом ряду варьируют на 17 порядков величины (в 10^{17} раз), биомасса — примерно на 5 порядков (в 10^{5} раз), а поток энергии — лишь примерно в 5 раз Это сравнительное единообразие потоков энергии свидетельствует о том, что все 6 популяций относятся в своих сообществах к одному трофическому уровню (первичные консументы), хотя ни по численности, ни по биомассе этого предположить нельзя. Можно сформулировать некое «экологическое правило»: *данные по численности приводят к преувеличению значения мелких организмов, а данные по биомассе — к преувеличению роли крупных организмов;* следовательно, эти критерии непригодны для сравнения функциональной роли популяций, сильно различающихся по отношению интенсивности метаболизма к размеру особей, хотя, как правило, биомасса все же более надежный критерий, нежели численность. *В то же время поток энергии (т. е. $P+R$) служит более подходящим показателем для сравнения любого компонента с другим и всех компонентов экосистемы между собой.*

Данные, приведенные в табл. 15, — еще одна иллюстрация того факта, что общая численность или биомасса (в данный момент) может почти совсем не отражать активности редуцентов и других мелких организмов. Заметим, что благодаря внесению органики рассеиваемая энергия возросла в 15 раз, а численность бактерий и грибов — всего в 2 раза. Иными словами, увеличилась активность этих мелких организмов, они начали быстрее «проворачивать» энергию, но при этом не произошло пропорционального увеличения их биомассы на корню, как бывает у крупных организмов. Простейшие крупнее бактерий, и их численность возросла заметнее.

ТАБЛИЦА 15

Сравнение общего метаболизма и плотности популяции почвенных микроорганизмов при низком и высоком содержании органических веществ в почве

	Без навоза	С внесением навоза
Рассеиваемая энергия, 10^6 ккал/(га год)	0,4	6
Средняя плотность популяции, число особей на 1 г почвы		
Бактерии ($\times 10^9$)	1,6	2,9
Мицелии грибов ($\times 10^6$)	0,85	1,01
Простейшие ($\times 10^3$)	17	72

На фиг. 29 показаны три типа пирамид для гипотетического случая пищевой цепи люцерна — теленок — мальчик. В пирамиду энергии не включено дыхание, а только продукция биомассы. Разумеется, коровы обычно живут не на одной люцерне, а мальчики — не на одном мясе, и тем не менее эти диаграммы служат правдоподобными *моделями* экосистемы, в которой человек не просто заинтересованный наблюдатель (как в случае Силвер-Спрингс), но сам составляет важную часть системы. Большая часть животных, разводимых человеком в пищу, питается растениями, а человек может довольствоваться чисто мясным рационом (особенно если он потребляет не только мышечную ткань, но и другие части животного). Он мог бы придерживаться вегетарианской диеты, занимая в системе место теленка, и тогда при той же скорости фиксации солнечной энергии можно было бы прокормить больше людей. Конечно, на самом деле человек обычно занимает промежуточное положение между хищниками и травоядными. Диаграммы, представленные на фиг. 29, также характеризуют ситуацию, создающуюся в наземных сообществах, состоящих из сравнительно крупных особей — продуцентов и консументов.

Экологические пирамиды позволяют иллюстрировать количественные отношения в отдельных, представляющих особый интерес частях экосистем, например в звеньях хищник — жертва или хозяин — паразит. Как уже сказано, в случае паразитов пирамиды чисел обычно бывают обращенными в противоположность пирамидам биомассы и энергии. К сожалению, не проводилось почти никаких измерений на целых популяциях паразитов и сверхпаразитов (паразитов, живущих на других паразитах или в них). Все же ясно, что нельзя понимать буквально хорошо известную эпиграмму Джонатана Свифта или шуточный рисунок[1] Гегнера:

[1] Из книги Роберта Гегнера "Big Fleas Have Little Fleas, or Who's Who among the Protozoa", Williams and Wilkins Co., 1938.

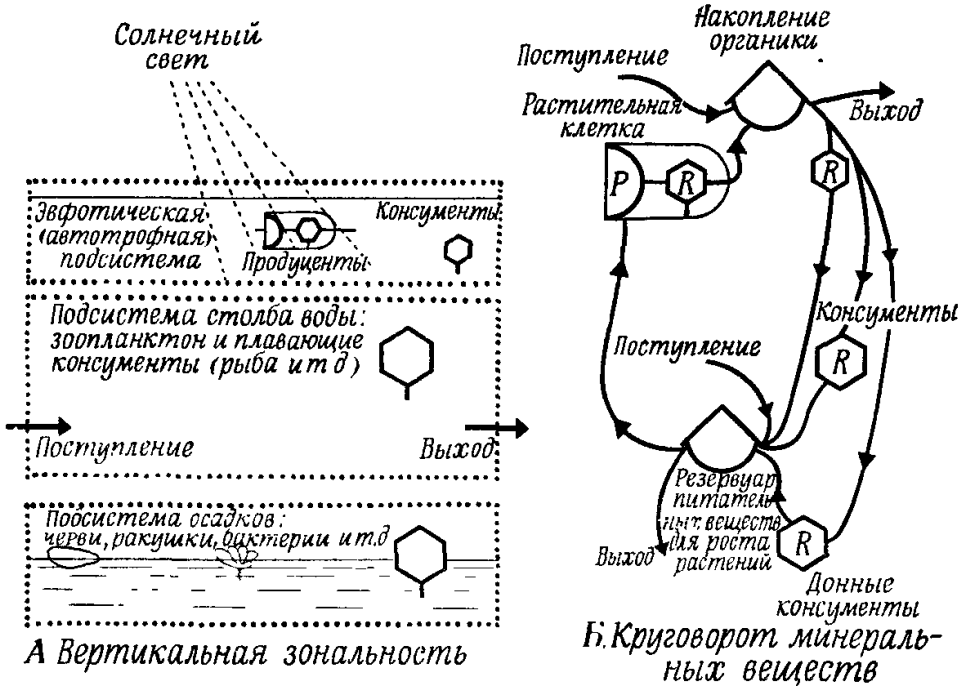
Под микроскопом он открыл, что на блохе
Живет блоху кусающая блошка;
На блошке той — блошинка-крошка,
В блошинку же вонзает зуб сердито
Блошиночка... и так ad infinitum.

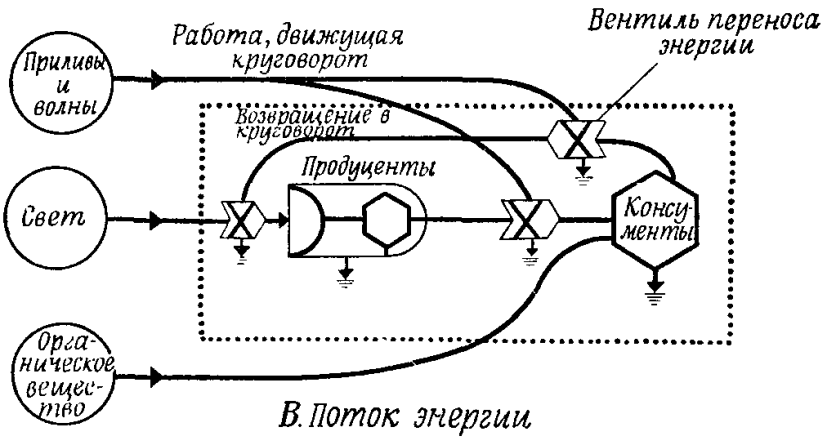


Число уровней или ступеней в цепи или пирамиде паразитов не может идти «ad infinitum» — до бесконечности; оно ограничивается и размерными соотношениями, и вторым законом термодинамики.

7. ЭНЕРГЕТИКА ЭКОСИСТЕМЫ (РЕЗЮМЕ)

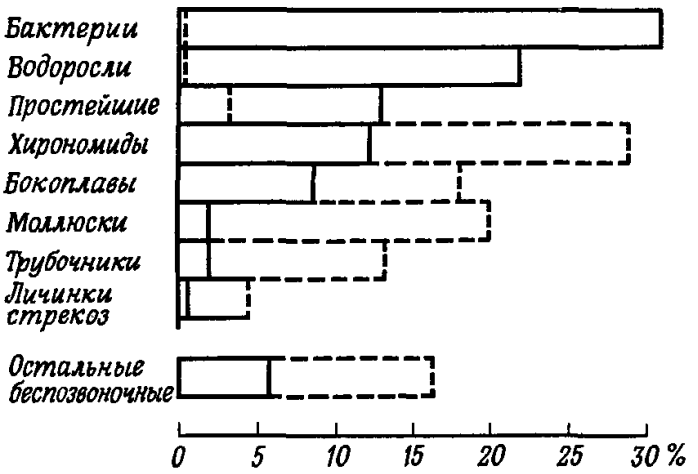
Фиг. 30 наглядно представляет главные принципы экосистемы, подробно рассмотренные в гл. 2 и 3. Диаграмма связывает вертикальную зональность (ярусность) (*А*), круговорот веществ (*Б*) и направленный





Фиг. 30. Три аспекта экосистемы эстуария (Г. Одум, 1969).

А. Вертикальная зональность: фотосинтетическая продукция (*P*) приурочена главным образом к верхним ярусам, а потребление, связанное с дыханием (*R*), — к нижним. *Б* Круговорот минеральных веществ; вверх движутся питательные вещества, используемые растениями, вниз — органическое вещество, служащее пищей животным. *В* Схема потоков энергии, показывающая три главных источника потенциальной энергии, поступающей в систему. Обозначения расшифрованы в тексте.



Фиг. 31. Распределение дыхания и биомассы (сухой вес) между различными членами бентосного сообщества в маленьком озере на западе Канады (Эффорд, 1969)

Общее дыхание сообщества (сплошные линии) in situ при 15 °С составило около 16 мл O_2 на 1 м² в 1 ч, а общая биомасса бентоса (пунктирные линии) — 4,2 мг/м².

поток энергии (*B*) в эстуарии. Как уже говорилось, эстуарии представляют тип экосистем, промежуточный между открытым морем и лесом — этими крайностями живой природы. На диаграмме использована разработанная Г. Одумом (см. фиг. 139, *A*) биоэнергетическая терминология и обозначения для различных биологических структур и специфических функций. Значки в виде пули — продуценты с их двойственным метаболизмом — *P* (продукция) и *R* (дыхание). Шестиугольниками обозначены популяции консументов, осуществляющие накопление, самоподдержание и самовоспроизведение. Полукруглые резервуары с конической крышкой изображают фонды питательных веществ, куда или откуда идут азот, фосфор и другие жизненно важные вещества. На схемах *Б* и *В* линиями изображены «невидимые провода природы», связывающие отдельные компоненты в действующую сеть. На диаграмме *В* символы «заземления», или «стрелки, идущие в тепловой сток», указывают, где энергия рассеивается, становясь недоступной для использования в пищевой цепи. Кружками обозначены три типа источников энергии экосистемы. Стрелка-указатель с крестом внутри показывает поток энергии, помогающий другому потоку пройти через энергетические барьеры. Заметим, что некоторые линии, обозначающие поток потенциальной энергии, делают петлю, «возвращаясь к истокам». Они выполняют различные функции, в том числе функцию контроля (например, сапрофаги регулируют размер фотосинтеза, поскольку от них зависит скорость перевода минеральных соединений в пригодную для растений форму). Схема демонстрирует, как энергия прилива 1) помогает переносить питательные элементы от консумента к продуценту и 2) ускоряет движение растительной пищи к консументу. Сократить приливно-отливные течения в эстуарии, построив дамбу (фиг. 176), значит сократить продуктивность точно так же, как она уменьшилась бы при ослаблении солнечного света. Различные нагрузки (стресс) на экосистему — загрязнения, сбор урожая — можно показать кружками со знаком минус, соединенными с соответствующими стоками тепла, чтобы указать, в каких точках энергия отводится от экосистемы. Как уже отмечалось, и энергетические поступления (+), и стрессовые воздействия (—) можно количественно выразить числом калорий, добавляемых или отнимаемых на единицу времени и площади. Применение диаграмм распределения энергии для математического моделирования подробно рассмотрено в гл. 10.

Важность учета зависимости интенсивности метаболизма от размеров организма при оценке биологических компонентов экосистемы иллюстрирует фиг. 31. В любой достаточно обширной самоподдерживающейся экосистеме всегда будет содержаться ряд организмов — от микробов до крупных растений и животных. Как показывает диаграмма, построенная по данным для прудового сообщества, на мелкие организмы — бактерии, водоросли и простейшие — приходится большая доля объема

дыхания сообщества, а более крупные беспозвоночные животные дают бóльшую часть биомассы. Как мы не раз подчеркивали, *любая оценка экосистемы как целого должна основываться на координированном определении структуры урожая на корню и скоростей различных функциональных процессов;* важность измерения последних возрастает с уменьшением размера организмов. Некоторые трудности работы с «микробным» компонентом экосистемы и перспективы применения усовершенствованных методик в этой области рассмотрены в гл. 19.

Глава 4 Биогеохимические круговороты. Принципы и концепции

1. СТРУКТУРА И ОСНОВНЫЕ ТИПЫ БИОГЕОХИМИЧЕСКИХ КРУГОВОРОТОВ

Определения

Химические элементы, в том числе все основные элементы протоплазмы, обычно циркулируют в биосфере по характерным путям из внешней среды в организмы и опять во внешнюю среду. Эти в большей или меньшей степени замкнутые пути называются *биогеохимическими круговоротами*. Движение необходимых для жизни элементов и неорганических соединений можно назвать *круговоротом питательных веществ*. В каждом круговороте удобно различать две части, или два «фонда»: 1) *резервный фонд* — большая масса медленно движущихся веществ, в основном не связанных с организмами, 2) *обменный фонд* — меньший, но более активный, для которого характерен быстрый обмен между организмами и их непосредственным окружением. Если иметь в виду биосферу в целом, то биогеохимические круговороты можно подразделить на два основных типа: 1) круговорот газообразных веществ с резервным фондом в атмосфере или гидросфере (океан) и 2) осадочный цикл с резервным фондом в земной коре.

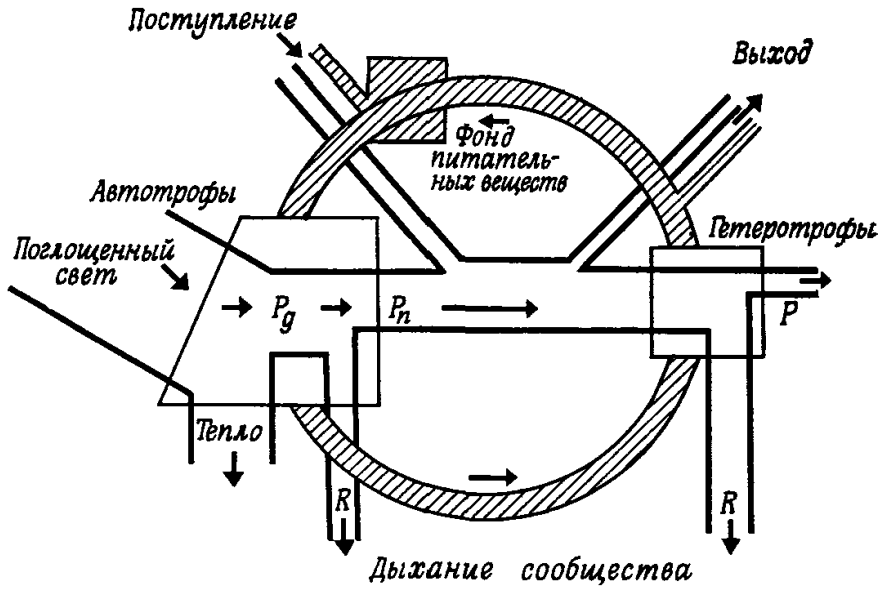
Объяснения

Как подчеркивалось в гл. 2, разд. 2, экологам следует изучать не только организмы и их связи со средой, но и основные свойства неживой среды в их связи с организмами. Известно, что из 90 с лишним элементов, встречающихся в природе, 30—40 требуются живым организмам. Некоторые элементы, такие, как углерод, водород, кислород и азот, требуются в больших количествах; другие нужны в малых или даже в минимальных количествах. Какова бы ни была потребность в них, необходимые живым организмам элементы (как, впрочем, и другие элементы) участвуют в биогеохимических круговоротах.

«Био» относится здесь к живым организмам, а «гео» — к горным породам, почве, воздуху и воде. Геохимия — важная отрасль естественных наук, изучающая химический состав Земли и миграцию элементов между различными частями земной коры и океанами, реками и другими водными массами (см. обзор Валлентайна, 1960). Таким образом, биогеохимия (термин закрепился после монографий Дж. Хатчинсона[1], опубликованных в 1944 и 1950 гг.) занимается изучением обмена веществ между живым и неживым компонентами биосферы.

На фиг. 32 схема биогеохимического круговорота дана в сочетании с упрощенной схемой потока энергии, чтобы показать, как однонаправ-

[1] Основателем биогеохимии следует считать академика В. И. Вернадского. Его книги были опубликованы много ранее: «История минералов земной коры» (1923—1936); «Биосфера» (1936); «Очерки геохимии» (1934); «Проблемы биогеохимии» (1935, 1939); «La Géochimie» (1924, Paris); «La Biosphère» (1929, Paris). — *Прим. ред.*



Фиг. 32. Биогеохимический круговорот (заштрихованное кольцо) на фоне упрощенной схемы потока энергии (Ю. Одум, 1963).

P_g — валовая продукция; P_n — чистая первичная продукция, которая может быть потреблена гетеротрофами в самой системе или же экспортирована; P — вторичная продукция; R — дыхание.

ленный поток энергии приводит в движение круговорот вещества. В природе элементы никогда или почти никогда не бывают распределены равномерно по всей экосистеме и не находятся всюду в одной и той же химической форме. На фиг. 32 резервный фонд (т. е. часть круговорота, которая физически или химически отделена от организмов) обозначен надписью «Фонд питательных веществ», а обменный фонд представлен заштрихованным кольцом, идущим от автотрофов к гетеротрофам и от них снова к автотрофам. Иногда резервный фонд называют «недоступным» фондом, а активный, обменный фонд — «доступным»; этими терминами можно пользоваться, если только не понимать их слишком буквально; атом, находящийся в резервном фонде, не обязательно все время недоступен для организмов, так как между доступным и недоступным фондами существует постоянный медленный обмен.

Благодаря наличию в атмосфере большого резервного фонда некоторые круговороты, например круговороты углерода, азота или кислорода, способны к довольно быстрой саморегуляции при различного рода местных нарушениях. Например, избыток CO_2, накопившейся в каком-либо месте в связи с усиленным окислением или горением, быстро рассеивается движущимся воздухом; кроме того, усиленное образование CO_2 компенсируется усиленным ее потреблением растениями и превращением в карбонаты. Таким образом, благодаря наличию саморегуляции по типу отрицательной обратной связи круговороты газообразных веществ в глобальном масштабе относительно совершенны (понятие обратной связи обсуждается в гл. 2, разд. 4). Однако саморегуляция имеет известные пределы: как уже было сказано, разного рода местные нарушения могут оказаться опасными для человека. Осадочные циклы, в которых участвуют такие элементы, как фосфор и железо, обычно гораздо менее совершенны и легче нарушаются в результате различного рода местных изменений, так как основная масса вещества сосредоточена в этих случаях в относительно малоактивном и малоподвижном резервном фонде в земной коре. Следовательно, если «спуск» совершается быстрее, чем обратный «подъем», какая-то часть обмениваемого материала выходит из круговорота. Как мы увидим далее, механизмы, обеспечиваю-

щие возвращение в круговорот, во многих случаях базируются главным образом на биологических процессах.

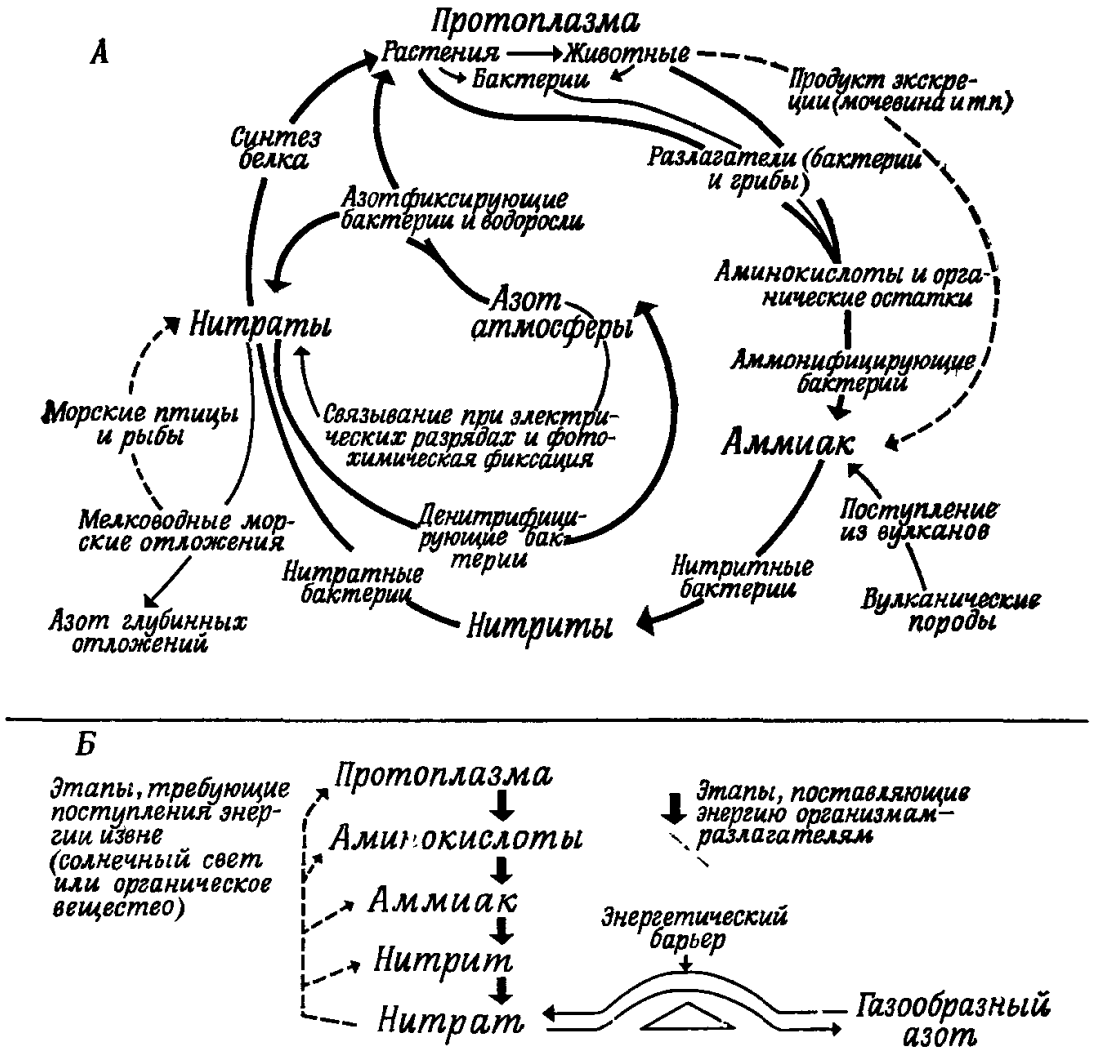
Как указывает Хатчинсон (1948а), человек уникален не только тем, что его организм нуждается в 40 различных элементах, но и тем, что в своей сложной деятельности он использует все прочие элементы, причем наряду с природными и многие искусственно созданные вещества. В результате деятельности человека движение многих веществ ускоряется настолько, что круговороты становятся несовершенными, а процессы «ациклическими», так что сам человек все больше страдает от сложившейся противоестественной ситуации: в одних местах возникает нехватка, а в других — избыток каких-то веществ. Например, мы добываем и перерабатываем фосфорсодержащие породы так неосторожно, что отходы производства создают вблизи шахт и заводов сильнейшее местное загрязнение. Кроме того, с такой же крайней близорукостью мы применяем все больше и больше фосфорных удобрений в сельском хозяйстве, никак не контролируя при этом неизбежное увеличение выноса фосфатов, который сильно вредит нашим водоемам и ухудшает качество воды, вызывая сильную эвтрофикацию (определение этого термина см. в гл. 2, разд. 1). Несомненно, что человека можно рассматривать как мощный геологический фактор.

Обобщая, можно сказать, что усилия по охране природных ресурсов в конечном счете направлены на то, чтобы превратить ациклические процессы в циклические. Основной целью в этой связи должно стать «возвращение веществ в круговорот», обеспечивающее их повторное использование. Начать можно было бы с воды, так как, если мы научимся восстанавливать и поддерживать круговорот воды, мы сумеем взять под контроль и те питательные вещества, которые движутся вместе с водой. Подробнее об этом — в гл. 16 и 21.

Примеры

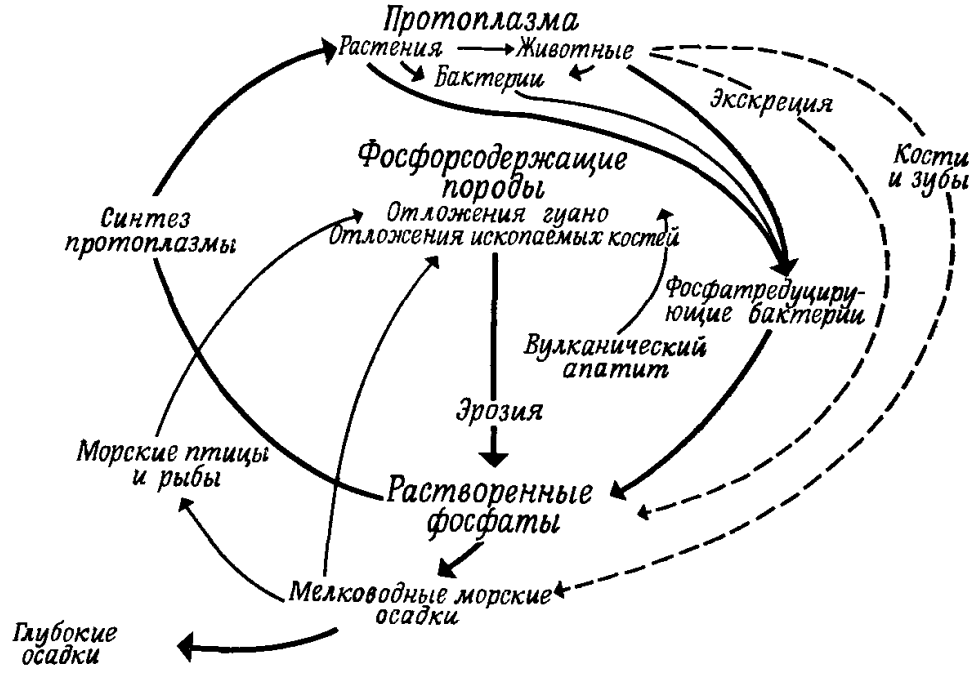
Для иллюстрации принципа круговорота достаточно трех примеров. Круговорот азота (фиг. 33) — пример очень сложного круговорота газообразных веществ; круговорот фосфора (фиг. 34) — пример более простого, возможно, менее совершенного осадочного цикла. Как будет показано в гл. 5, азот и фосфор — это два элемента, которые часто являются важными факторами, лимитирующими или контролирующими количество организмов, поэтому их много и подробно изучали. Круговорот серы (фиг. 35) — удачный пример для иллюстрации связи между воздухом, водой и земной корой. Круговороты серы и азота иллюстрируют ключевую роль микроорганизмов, а также роль нарушений, связанных с промышленным загрязнением воздуха.

Как показано на фиг. 33, *А*, азот протоплазмы переводится из органической в неорганическую форму в результате деятельности ряда бактерий-редуцентов, причем каждый вид выполняет свою часть работы. Некоторое количество этого азота переводится в конце концов в нитрат — форму, наиболее пригодную для использования зелеными растениями (хотя, как явствует из схемы, некоторые организмы могут использовать азот и в других формах); этим цикл завершается. Атмосферный воздух, на 80% состоящий из азота, представляет собой крупнейший «резервуар» и одновременно «предохранительный клапан» системы. Азот постоянно поступает в атмосферу благодаря жизнедеятельности денитрифицирующих бактерий и снова включается в круговорот в результате деятельности азотфиксирующих бактерий и водорослей и образования соединений азота при электрических разрядах (молния). На фиг. 33, *Б* показаны энергетические взаимоотношения в круговороте



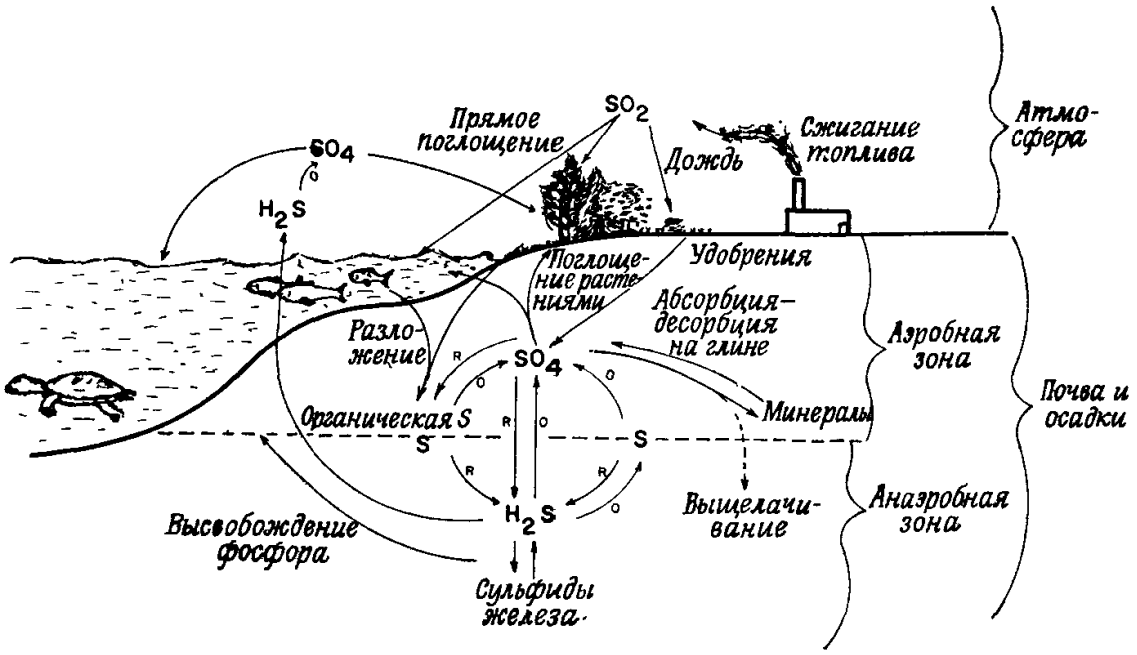
Фиг. 33. Два способа изображения биогеохимического круговорота азота.

Круговорот азота — пример относительно совершенного саморегулирующегося цикла с большим резервным фондом в атмосфере. *А*. Циркуляция азота между макроорганизмами и окружающей средой при участии микроорганизмов, ответственных за ряд ключевых этапов *Б*. Те же основные этапы, но расположенные таким образом, что соединения, богатые энергией, находятся вверху; это позволяет сразу отличить этапы, требующие затраты энергии, от процессов, протекающих с высвобождением энергии.



Фиг. 34. Круговорот фосфора.

Фосфор — элемент относительно редкий по сравнению с азотом. Отношение P:N в природных водах составляет около 1:23 (Хатчинсон, 1944а) Химическую эрозию в США оценивают величиной 34 т на 1 км^2 в год. После возделывания целинных земель Среднего Запада на протяжении 50 лет содержание в них P_2O_5 уменьшилось на 36% (Кларке, 1924). Как видно из схемы, возвращение фосфора в почву не компенсировало его потерь, связанных с отложением фосфатов в глубоководных осадках.



Фиг. 35. Круговорот серы.

«Кольцо» в центре схемы иллюстрирует процессы окисления (O) и восстановления (R), благодаря которым происходит обмен серы между фондом доступного сульфата (SO_4) и фондом сульфидов железа, находящимся глубоко в почве и в осадках. Специализированные микроорганизмы выполняют следующие реакции: $H_2S \longrightarrow S \longrightarrow SO_4$ — бесцветные, зеленые и пурпурные серобактерии; $SO_4 \longrightarrow H_2S$ — анаэробное восстановление сульфата (*Desulfovibrio*), $H_2S \longrightarrow SO_4$ — аэробное окисление сульфида (серобактерии); органическая $S \longrightarrow SO_4$ и H_2S — аэробные и анаэробные гетеротрофные микроорганизмы соответственно. Метаболизм этих различных серобактерий описан в гл. 2. Первичная продукция обеспечивает включение сульфата в органическое вещество, а экскреция животными служит путем возвращения серы в круговорот (фиг. 42). Двуокись серы (SO_2), выпускаемая в атмосферу при сжигании горючих ископаемых, особенно угля, является одним из опасных компонентов промышленных выбросов.

азота. Для круговорота необходима энергия. Ступенчатый процесс разложения белка до нитратов сам служит источником энергии для организмов, осуществляющих это разложение, а обратный процесс требует других источников энергии, таких, как органическое вещество или солнечный свет. Так, хемосинтезирующие бактерии (гл. 2, разд. 3) *Nitrosomonas*, превращающие аммиак в нитрит, и *Nitrobacter*, превращающие нитрит в нитрат, получают энергию за счет разложения, а денитрифицирующие и азотфиксирующие бактерии используют энергию из других источников. Потребность процесса фиксации азота в углеводах на примере экосистемы сои указана в табл. 8. Для круговорота азота необходим микроэлемент молибден, входящий в состав системы азотфиксирующих ферментов. В некоторых условиях молибден служит лимитирующим фактором (см. следующую главу).

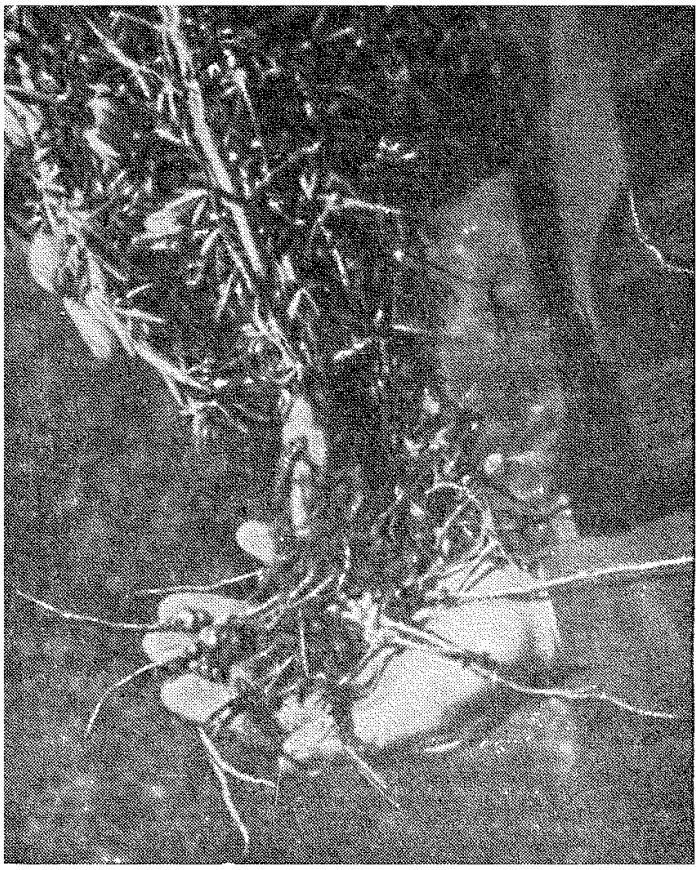
Примерно до 1950 г. считалось, что фиксировать азот способны лишь следующие немногие роды микроорганизмов (впрочем, весьма широко распространенных в природе):

Свободноживущие бактерии — *Azotobacter* (аэроб) и *Clostridium* (анаэроб).

Симбиотические клубеньковые бактерии бобовых растений — *Rhizobium* (фиг. 36).

Сине-зеленые водоросли — *Anabaena, Nostoc* и другие представители порядка Nostocales (см. обзор Фогга и Стьюарта, 1966).

Затем было обнаружено, что азот фиксируют также пурпурные бактерии *Rhodospirillum* и другие представители фотосинтезирующих бактерий (Камен и Гест, 1949; Камен, 1953) и что различные близкие к *Pseudomonas* почвенные бактерии тоже обладают этой способностью (Андерсон, 1955). Использование изотопа азота ^{15}N, а также метода восстановления ацетилена (азотфиксирующий фермент нитрогеназа вос-



Фиг. 36. Корневые клубеньки бобового растения. В них находятся азотфиксирующие бактерии Здесь показан шершавоволосый люпин — разновидность, выращиваемая на юго-востоке США.

станавливает ацетилен до этилена, на чем основан чувствительный метод выявления фиксации азота — Стьюард и др., 1967) значительно упростило ряд измерений; было показано, что способность фиксировать азот широко распространена у фотосинтезирующих, хемосинтезирующих и гетеротрофных микроорганизмов. Оказалось, что водоросли и бактерии, живущие на листьях, и эпифиты влажных тропических лесов фиксируют значительные количества атмосферного азота, часть которого используется самими деревьями. Однако высших растений, которые были бы способны самостоятельно фиксировать азот, не обнаружено. Бобовые и представители некоторых родов других сосудистых растений (например, *Alnus, Casuarina, Coriaria, Ceonothus, Myrica, Araucaria, Gingko, Elaegnus*) фиксируют азот только с помощью бактерий-симбионтов. Подобным же образом некоторые лишайники фиксируют азот с помощью симбиотических сине-зеленых водорослей.

Короче говоря, биологическая фиксация азота свободноживущими и симбиотическими микроорганизмами идет и в автотрофном, и в гетеротрофном ярусах экосистем, и в аэробной, и в анаэробной зонах почвы и подводных осадков.

В 1944 г. Хатчинсон подсчитал, что в биосфере в целом фиксация азота из воздуха составляет в среднем за год 140—700 мг/м^2. В основном это, видимо, биологическая фиксация, и лишь небольшое количество азота (в умеренных областях не более 35 мг/м^2 в год) фиксируется в результате электрических разрядов и фотохимических процессов. По новым данным (Делвич, 1965, 1970), биологическая фиксация азота на суше составляет в год не менее 1 г/м^2. Согласно Фоггу (1955), в плодородных областях биологическая фиксация может быть выше этой средней для биосферы величины, достигая 20 г/м^2. Оценка годовой фиксации в больших озерах и океанах не производилась. Дагдейл (1966) сообщает, что в фотической зоне небольших озер фиксация азота происходит со скоростью 1—50 мкг/л в день; высокая интенсивность фиксации отмечена также в некоторых слабо загрязненных озерах с множеством сине-зеленых водорослей. Хотя в океане, где вообще продуктивность ниже, интенсивность фиксации азота в расчете на 1 м^2, несомненно, меньше, чем на суше, общее количество фиксированного азота в океанах должно быть значительным и весьма важным для глобального круговорота. Существенным фактором в ускорении круговорота доступного азота служит дождь. Во влажных областях дождевая вода содержит достаточно азота (и других питательных веществ) для жизнедеятельно-

сти эпифитов, не имеющих других источников минеральных веществ, хотя большинство эпифитов способны улавливать вещества, которые выщелачиваются из листьев деревьев. Считают, что в экосистемы умеренно влажных зон с дождем ежегодно попадает 0,75 г азота на 1 м^2, а во влажных тропиках — 3,0 г (Гольдшмидт, 1954). В основном это аммиак или другие летучие вещества, высвобождаемые в результате жизнедеятельности биологических сообществ; некоторую (неустановленную) часть этого азота составляют продукты небиологической фиксации в атмосфере.

Важная роль азотфиксирующих бактерий, связанных с корневой системой бобовых (фиг. 36), общеизвестна; в современном сельском хозяйстве плодородие почвы постоянно поддерживается не только внесением азотных удобрений, но и введением севооборотов, в которые включены бобовые. Вещества, выделяемые корнями бобовых, стимулируют рост клубеньковых бактерий, а продукты жизнедеятельности бактерий вызывают деформацию корневых волосков, с которой и начинается образование клубенька (Натмен, 1956). Существуют штаммы бактерий, способные к симбиозу только с определенными видами бобовых. Использование биологической фиксации азота имеет преимущества перед массивным внесением азотных удобрений, так как позволяет сохранить структуру почвы и избежать загрязнения водоемов. К сожалению, такая естественная фиксация азота требует оставления земли под паром и введения севооборота, а это уменьшает число урожаев. Однако, как уже говорилось, есть серьезные основания считать, что, если мы хотим длительно использовать землю, ей надо время от времени давать отдых. Обнаружено, что сине-зеленые водоросли, развивающиеся в большом количестве на залитых рисовых полях, очень важны для сохранения плодородия. Внесение водорослей на рисовые поля часто приводит к повышению урожая (Тамия, 1957). Подводя итог, важно подчеркнуть, что основной механизм включения азота из атмосферного резервного фонда в цикл продуктивности — это биологическая фиксация азота бактериями и водорослями. Если человек будет лишь забирать часть пищи у этих «дружественных» микробов, не отравляя их почвенную и водную среду, они будут выполнять свою важнейшую работу абсолютно бесплатно! (Баррис, 1969.)

Благодаря саморегулирующимся механизмам обратной связи (очень упрощенно показаны стрелками на схеме фиг. 33) круговорот азота относительно совершенен, если рассматривать его в масштабе биосферы в целом. Часть азота из густозаселенных областей суши, пресных вод и мелководных морей уходит в глубоководные океанические отложения и, таким образом, выключается из круговорота, по крайней мере на время (примерно на несколько миллионов лет!). Эта потеря компенсируется поступлением азота в воздух с вулканическими газами. Стало быть, вулканические явления нельзя считать целиком вредными; какая-то польза от них все же есть! Даже если не извлечь из экологии других уроков, она учит хотя бы тому, что не стоит делать поспешных выводов о «пользе» или «вреде» тех или иных явлений или организмов. Перед тем как выносить суждение, проблему надо рассмотреть в целом, со всех сторон. Если бы технически оказалось возможным блокировать все вулканы на Земле, то при этом от голода погибло бы больше людей, чем гибнет сейчас от извержений. Ниже мы приведем много других подобных примеров. Круговорот фосфора по структуре несколько проще круговорота азота. Как явствует из фиг. 34, фосфор, этот важный и необходимый элемент протоплазмы, циркулирует, постепенно переходя в фосфаты, которые снова могут использоваться растениями. Но в отличие от азота резервуаром фосфора служит не атмосфера, а горные породы или другие отложения, образовавшиеся в прошлые геологические

эпохи. Породы эти постепенно подвергаются эрозии и высвобождают фосфаты в экосистемы; много фосфатов попадает в море, где часть их отлагается в мелководных осадках, а часть теряется в глубоководных. В настоящее время механизмы возвращения фосфора в круговорот недостаточно эффективны. В некоторых районах земного шара сейчас не происходит сколько-нибудь значительного поднятия отложений, а деятельность морских птиц и рыб (последние переносятся на сушу животными и человеком) недостаточно активна. В прошлом морские птицы, по-видимому, играли важную роль в возвращении фосфора в круговорот (вспомним знаменитые залежи гуано на побережье Перу). Этот перенос птицами фосфора и других веществ из моря на сушу продолжается и сейчас, но, видимо, не столь интенсивно, как это иногда наблюдалось в прошлом. К сожалению, деятельность человека ведет к усиленной потере фосфора, что делает его круговорот менее совершенным. Хотя человек вылавливает много морской рыбы, Хатчинсон считает, что в год этим способом на сушу возвращается всего около 60 000 т элементарного фосфора. Добывается же ежегодно 1—2 млн. т фосфорсодержащих пород; большая часть этого фосфора смывается и выключается из круговорота. По мнению агрономов, это не должно нас особенно беспокоить, так как разведанные запасы фосфорсодержащих пород достаточно велики. Существует, однако, еще одна причина для опасений— перегруженность водных путей растворенными фосфатами из-за усиленного их выноса (на схеме фиг. 34 — «эрозия»), который не может быть уравновешен «синтезом протоплазмы» и «осадкообразованием» (фиг. 34). Но в конце концов нам придется серьезно заняться возвращением фосфора в круговорот, если мы не хотим погибнуть с голоду. Конечно, кто знает, быть может, геологические поднятия в ряде районов Земли сделают это за нас, вернув на сушу «потерянные отложения»? Сейчас ведутся эксперименты по орошению наземной растительности сточными водами, вместо того чтобы прямо сбрасывать их в водные пути. Во всяком случае, рассмотрите как следует схему круговорота фосфора: в будущем его важность может сильно возрасти.

На фиг. 35 приведена подробная схема круговорота серы. Здесь хорошо видны многие основные черты биогеохимического круговорота, например обширный резервный фонд в почве и отложениях и меньший— в атмосфере; основную роль в обменном фонде серы (центральное «кольцо» на фиг. 35) играют специализированные микроорганизмы, между которыми существует разделение труда — каждый вид выполняет определенную реакцию окисления или восстановления (см. подпись к фиг. 35); на схеме обозначена также «микробная регенерация» из глубоководных отложений, в результате которой вверх движется газовая фаза (H_2S); взаимодействие геохимических и метеорологических процессов (эрозия, осадкообразование, выщелачивание, дождь, адсорбция-десорбция и т. д.) и биологические процессы (продукция биомассы и разложение); взаимосвязь воздуха, воды и почвы в регуляции круговорота в глобальном масштабе. Сульфат (SO_4) аналогично нитрату и фосфату — основная доступная форма серы, которая восстанавливается автотрофами и включается в белки (сера входит в состав ряда аминокислот). Экосистеме требуется не так много серы, как азота и фосфора, и сера реже бывает лимитирующим фактором роста растений и животных, тем не менее круговорот серы, как было указано в гл. 2, разд. 3, является ключевым в общем процессе продукции и разложения биомассы. Например, когда в осадках образуются сульфиды железа, фосфор из нерастворимой переводится в растворимую форму (стрелка «высвобождение фосфора» на фиг. 35) и становится доступным для организмов. Это прекрасный пример того, как один круговорот регулируется другим.

Уже говорилось об интересном метаболизме некоторых видов серобактерий (гл. 2, разд. 3), а на фиг. 166 (гл. 12) показана роль круговорота серы в зонировании морских осадков.

Круговороты азота и серы все больше подвергаются влиянию промышленного загрязнения воздуха. Окислы азота (NO и NO_2) и серы (SO_2) появляются в ходе этих круговоротов, но лишь в качестве промежуточных стадий и присутствуют в большинстве местообитаний в очень малых концентрациях. Сжигание ископаемого топлива сильно увеличило содержание летучих окислов в воздухе, особенно в городах; в такой концентрации они уже становятся опасными для биотических компонентов экосистем. В 1966 г. эти окислы составляли около трети общего количества (125 млн. т) промышленных выбросов в США. Основной источник SO_2 — работающие на угле тепловые электростанции, а основной источник NO_2 — автомобильные моторы. Сернистый газ нарушает процесс фотосинтеза (именно он вызывает гибель растительности вокруг медеплавильных заводов; см. фиг. 10, *А*), а окислы азота приносят вред, попадая в дыхательные пути высших животных и человека. В результате химических реакций этих газов с другими загрязняющими веществами вредное действие тех и других усугубляется (отмечается своего рода синергизм). Например, под действием ультрафиолетового излучения солнца NO_2 вступает в реакцию с продуктами неполного сгорания углеводородов (и NO_2 и углеводороды содержатся в большом количестве в выхлопных газах автомобилей), в результате возникает раздражающий глаза «фотохимический смог» (его химический состав приведен в гл. 16, разд. 7). Разработка новых типов двигателей внутреннего сгорания, очистка горючего от серы и переход от тепловых электростанций к атомным позволят устранить эти серьезные нарушения в круговоротах азота и серы. Заметим в скобках, что такие изменения в способах производства энергии человеком выдвинут другие проблемы, о которых надо подумать заранее (см. гл. 16).

2. КОЛИЧЕСТВЕННОЕ ИЗУЧЕНИЕ БИОГЕОХИМИЧЕСКИХ КРУГОВОРОТОВ

Определения

Для определения структуры и функции экосистемы иногда важнее бывает оценить скорости обмена или переноса веществ, нежели количество веществ в данное время в данном месте. Для понимания круговорота веществ и лучшего контроля его человеком необходимо изучить количественно скорость циркуляции и статику явлений. С использованием в экологии разнообразных современных методов, в том числе метода радиоактивных индикаторов, спектрофотометрии, хроматографии, автоматического управления и дистанционных измерений, появилась возможность измерять скорости циркуляции в довольно крупных экосистемах, например озерах и лесах, и приступить к самой важной задаче — получить количественные сведения о биогеохимических круговоротах в глобальном масштабе.

Примеры

Схемы типа приведенных на фиг. 33—35 дают лишь общее представление о биогеохимических круговоротах. Количественные характеристики переноса по указанным стрелками путям изучены еще недостаточно. Радиоактивные изотопы, которые стали доступны ученым с 1946 г., дали огромный толчок этим исследованиям, поскольку, используя такие

изотопы в качестве индикаторов, или «меток», легко проследить перемещение веществ. Следует подчеркнуть, что при таких исследованиях в экосистему (как и в отдельный организм) вводят изотоп в малых количествах, так что система не нарушается ни под влиянием радиоактивности, ни присутствием лишних ионов; все, что происходит с меткой (даже самые малые количества которой выявляются благодаря излучению), служит отражением того, что обычно происходит в системе с интересующим нас веществом.

Пруды и озера особенно удобны для исследований, поскольку на протяжении короткого периода времени круговороты биогенных элементов в них могут рассматриваться как независимые. Вслед за первыми опытами Коффина и др. (1949), а также Хатчинсона и Бауэна (1948, 1950) появились многочисленные сообщения о результатах использования радиоактивного фосфора ^{32}P и применения других тонких методик для изучения циркуляции фосфора в озерах. Хатчинсон (1957) и Помрой (1970) опубликовали обзоры работ по круговороту фосфора и других жизненно важных элементов.

Эти работы показали, что, как правило, движение фосфора из организма в среду и обратно не происходит равномерно и постоянно, как можно подумать, глядя на схему (фиг. 34), хотя отмечалось, что на протяжении длительных периодов времени процессы в общем уравновешены. В любой момент времени бóльшая часть фосфора находится в связанном состоянии — либо в организмах, либо в отложениях (в органическом детрите и неорганических частицах). Не более 10% фосфора присутствует в озерах в растворимой форме. Быстрое движение в обе стороны (обмен) идет постоянно, но существенный обмен между твердой и растворимой формами часто нерегулярен, идет «рывками», с периодами, когда фосфор только уходит из отложений, и периодами, когда он только усваивается организмами или поступает в отложения, что связано с сезонными изменениями температуры и активности организмов. Как правило, связывание фосфора идет быстрее, чем освобождение. Растения быстро накапливают фосфор в темноте и в других условиях, когда не могут его использовать. За период быстрого роста продуцентов (обычно это бывает весной) весь доступный фосфор может оказаться связанным в продуцентах и консументах. Тогда активность системы снижается, пока не разложатся трупы, фекалии и не высвободятся биогенные элементы. Однако концентрация фосфора в данный конкретный момент мало может сказать о продуктивности экосистемы. Низкое содержание растворенного фосфата может означать, либо что система истощена, либо что метаболизм ее весьма интенсивен; только измерив скорость потока вещества, можно понять ситуацию. Помрой (1960) так формулирует это важное положение: «Измерение концентрации растворенного фосфата в природных водоемах не дает представления о доступности фосфора. Бóльшая его часть или даже весь фосфор системы в любой момент может находиться в живых организмах, но при этом он может совершать полный «оборот» за один час, и в результате для организмов, способных поглощать фосфор из очень разбавленных растворов, его запас все время будет достаточным. Такие системы долгое время могут оставаться биологически стабильными при кажущемся отсутствии доступного фосфора. Изложенные здесь данные позволяют предположить, что быстрый поток фосфора типичен для высокопродуктивных систем и что для поддержания высокой продукции органики скорость потока важнее, чем концентрация элемента».

Понятие *оборота,* введенное в гл. 2, удобно для сравнения скоростей обмена между разными компонентами экосистемы. Если говорить об обмене после установления равновесия, то *скорость оборота* — это та часть

общего количества данного вещества в данном компоненте системы, которая высвобождается (или поглощается) за определенное время, а *время оборота* — обратная величина, т. е. время, необходимое для полной смены интересующего нас вещества в данном компоненте экосистемы (эта концепция обсуждается у Робертсона, 1957). Например, если в компоненте содержится 100 единиц вещества и в час поступает или убывает 10 единиц, то скорость оборота равна 10/100, или 0,01, т. е. 1% в 1 ч. Время оборота будет 1000/10, или 100 ч. В геохимической литературе широко используется термин *время пребывания*, это понятие близко к понятию «время оборота»; речь идет о времени, в течение которого данное количество вещества остается в данном компоненте системы. Время оборота фосфора для двух крупных компонентов — воды и отложений — в трех озерах приведено в табл. 16. В меньших озерах время оборота должно быть меньше, так как отношение поверхности донной «грязи» к объему воды больше. Как правило, в небольших и мелких озерах время оборота для воды измеряется днями или неделями, а в больших озерах — месяцами.

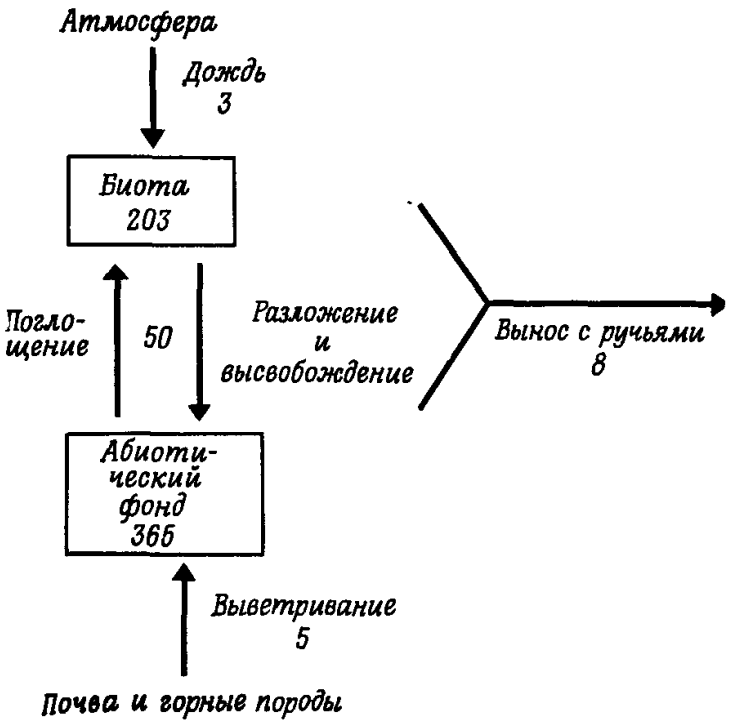
ТАБЛИЦА 16

Время оборота фосфора в трех изученных озерах (по Хатчинсону, 1957)

Озеро	Площадь, км²	Глубина, м	Время оборота, сут		Отношение подвижного Р к общему Р в воде
			в воде	в донных отложениях	
Блафф	0,4	7	5,4	39	6,4
Панч Боул	0,3	6	7,6	37	4,7
Креци	2,04	3,8	17,0	176	8,7

Исследования с применением удобрений, меченных ^{32}P, показали, что и в наземных экосистемах создается сходное положение: в любой данный момент большая часть фосфора находится в связанной форме и недоступна для растений (Комар, 1957). Очень важный для практики вывод из этих исследований состоит в том, что избыток удобрений может оказаться столь же невыгодным для человека, как и их недостаток. Если в систему вносится больше вещества, чем могут использовать активные в данный момент организмы, излишек быстро связывается почвой и отложениями или исчезает в результате выщелачивания, становясь недоступным именно в тот период, когда рост организмов мог бы происходить наиболее интенсивно. Чрезмерное удобрение таких экосистем, как рыбные пруды, не только расточительно, так как эффект не соответствует затратам, но и может создать непредвиденные нарушения в системе из-за загрязнения, распространяющегося по пути переноса веществ. Разные организмы адаптированы к разным уровням содержания питательных веществ, и систематический избыток удобрений может вызвать изменение видового состава, и при этом нужные человеку организмы могут смениться нежелательными. Возьмем пример с водорослями: *Botryococcus braunii* дает оптимальный рост при содержании фосфора 89 мг/м³, а *Nitzschia palea* лучше растет при 18 мг/м³. Если содержание фосфора в водоеме возрастет с 18 до 89, то, очевидно, *Nitzschia* будет замещена *Botryococcus* (при прочих условиях, одинаково благоприятствующих обоим видам), а это может сильно повлиять на видовой состав питающихся водорослями животных. Так, в гл. 5 описывается полная гибель устричного хозяйства из-за усиленного использования фосфорных и азотных удобрений.

Выше (гл. 2) подчеркивалось, что водоемы — не замкнутые системы; они должны рассматриваться как часть более обширных водосборных бассейнов. Как уже сказано, водосборная система — минимальная единица экосистемы, которой может практически управлять человек. На фиг. 37 показана количественная модель круговорота кальция для небольших гористых и лесистых водосборных бассейнов в Нью-Гемпшире площадью от 12 до 48 га (Борман и Лайкенс, 1967). Количество осадков (123 см в год) было измерено гидрометрическими станциями. Количество воды, поступающей в систему, измеряли у V-образной плотины (фиг. 6). Определив концентрацию минеральных веществ в поступающей и оттекающей воде, можно рассчитать бюджет минеральных веществ. Содержание кальция в биотическом и почвенном фондах было оценено по данным Овингтона (1962).

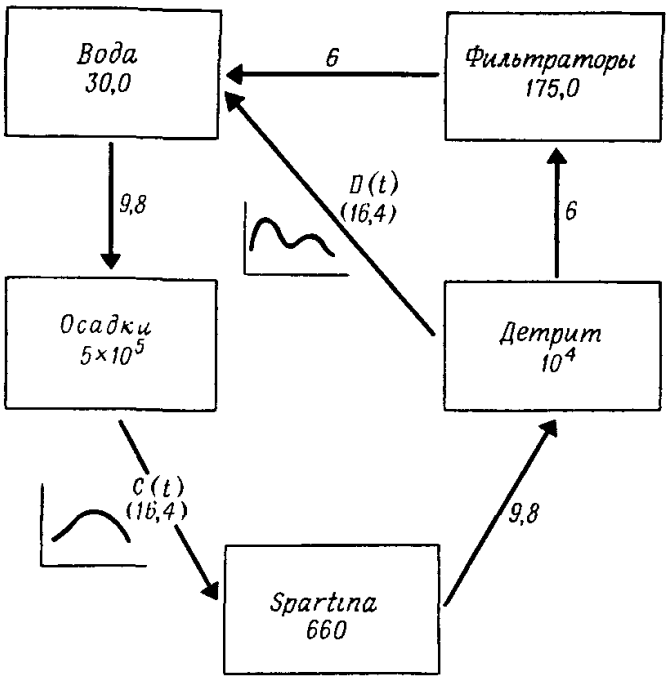


Фиг. 37. Круговорот кальция на северном облесенном участке водосборного бассейна (из Бормана и Лайкенса, 1967, и Овингтона, 1962).

Числа обозначают количество кальция (в килограммах на 1 га в год) В прямоугольниках приведены величины, характеризующие содержимое основных резервуаров, или «неподвижных фондов».

Механизмы удержания кальция и его возвращения в круговорот в ненарушенном лесу оказались столь эффективными, что, судя по полученным данным, экосистема теряла в год всего 8 кг кальция с гектара (и соответственно небольшие количества других биогенных элементов). Так как 3 кг кальция поступало в систему с дождем, то для установления равновесия достаточно было добавления 5 кг кальция на 1 га; такое количество кальция, как полагают, вполне может поступать из подстилающих пород (резервного фонда) за счет естественного выветривания. Недавняя работа Томаса (1969), в которой он для измерения скорости оборота использовал изотоп ^{45}Ca, показала, что деревья подлеска, например дёрен, работают как «кальциевые насосы», противодействующие движению кальция в глубь почвы и этим сохраняющие кальций в круговороте между организмами и активными верхними слоями подстилки и почвы.

На одном из экспериментальных водосборных бассейнов вся растительность была снята, а восстановительный рост был подавлен распылением гербицидов с воздуха. Хотя почва при этом почти не нарушалась и органические вещества не были удалены из системы, потеря минеральных питательных веществ с ручьевым стоком возросла по сравнению с нетронутыми контрольными водосборными бассейнами в 3—15 раз (Лайкенс, Борман и Джонсон, 1969). Увеличение ручьевого стока из экосистемы, где растительность была снята, в основном объясняется устранением транспирации растений; в результате увеличения стока возросло и количество уносимых им минеральных веществ. Как отмечалось в предыдущей главе (гл. 3, разд. 3), транспирация обычно рассматривается как нежелательная нагрузка на сельскохозяйственные системы, но в



Фиг. 38. Блоковая модель потоков фосфора в экосистеме засоленного марша в штате Джорджия (Помрой и др., 1967).

Показаны два крупных резервуара фосфора (осадки и детрит) и три наиболее активных блока (вода, трава *Spartina* и детритофаги) Числа внутри блоков характеризуют запасы фосфора (в мг/м²); перенос выражен в миллиграммах на 1 м² в день Это линейная модель с двумя переменными коэффициентами $D(t)$ и $C(t)$, отражающими сезонные колебания высвобождения фосфора из разлагающегося детрита и потребления фосфора травой соответственно Показаны графики этих сезонных колебаний В скобках даны интегрированные средние размеры переменных потоков.

лесу она может действовать как полезный механизм сохранения питательных веществ и как источних дополнительной энергии. Подобные количественные исследования показывают, чего будет стоить человечеству увеличение стока воды, удовлетворяющее неразумные в своей основе требования расточительного индустриального общества. Уничтожение лесов на холмах увеличит поступление воды в долины (см. Хибберт, 1967), но это произойдет за счет качества воды, а также за счет продуктивной и воздухоочистительной способности водосбора. Подробнее об этом будет сказано в следующем разделе.

Фиг. 38 представляет собой блоковую модель обмена фосфора на водосборной площади эстуарного засоленного марша в штате Джорджия. Это более открытая система, чем горные водосборы с ручьями. В этой модели учтены сезонные колебания, поскольку движение веществ неравномерно и не связано линейной зависимостью со временем. Основной пик процессов переноса на маршах обусловлен ростом болотных трав в теплый сезон, когда фосфор «выкачивается» корнями, глубоко проникающими в анаэробные слои отложений. Этот процесс извлечения был прослежен в эксперименте с введением ^{32}P в глубокие слои отложений. Процессы разложения имеют два пика, во время которых фосфор особенно активно переходит в воду: один пик в самые жаркие дни лета, другой — осенью, когда большие массы отмершей травы вымываются с марша высокими приливами. Были составлены дифференциальные уравнения, описывающие влияние содержания фосфора в одном блоке экосистемы на его содержание в соседних. При проверке модели на аналоговой ЭВМ оказалось, что некоторые величины, характеризующие перенос фосфора между блоками, следует уточнить, чтобы стабилизировать «содержимое» меньших блоков. Это пример приложения двух принципов, изложенных в гл. 1, разд. 3, а именно: 1) близкую к реальности, хотя и упрощенную, модель можно построить, располагая сравнительно немногочисленными данными полевых измерений, 2) проверив модель на ЭВМ в нескольких вариантах с разными коэффициентами переноса, можно определить, какие из них наилучшим образом приближают модель к реальности (см. также гл. 10).

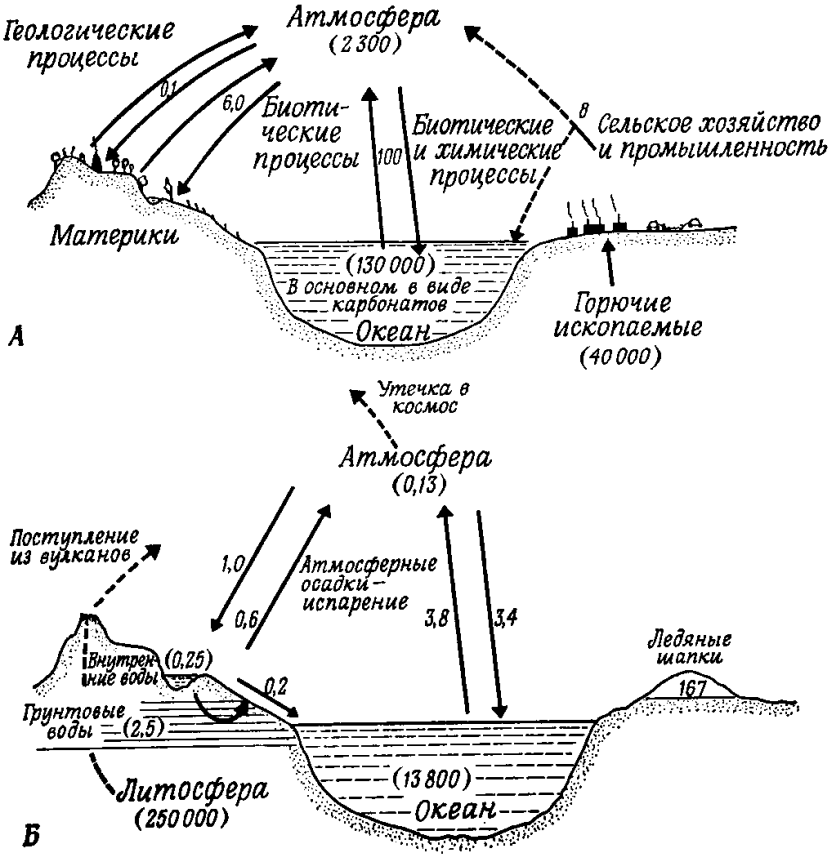
Модель подтвердила важное значение животных-фильтраторов и детритофагов для круговорота фосфора в этой эстуарной системе. Значительно раньше Кюнцлер (1961) показал, что популяция моллюсков *Modiolus demissus* «возвращает» из воды за 2,5 дня столько взвешенного

фосфора, сколько его содержится в воде в любой данный момент (т. е. время оборота взвешенного в воде фосфора составляет всего 2,5 дня). Кюнцлер (1961а) измерил также поток энергии через эту популяцию и пришел к выводу, что для экосистемы популяция моллюсков более важна как биогеохимический агент, чем как фактор трансформации энергии (т. е. как источник пищи для животных или человека). Это прекрасная иллюстрация того положения, что виды не обязательно должны входить в пищевую цепь человека, чтобы приносить ему пользу; многие виды приносят пользу косвенным путем, что остается незамеченным при поверхностном взгляде В последующих главах мы опять вернемся к часто возникающему вопросу: для чего нам нужны такие дикие виды организмов, которых человек не может ни есть, ни использовать другим способом?

Круговороты CO_2 и H_2O

Фиг. 39 иллюстрирует попытки обрисовать количественно два, по-видимому, самых важных для человека круговорота: круговорот CO_2 и круговорот воды (гидрологический цикл). Для обоих характерны небольшие, но весьма подвижные фонды в атмосфере, высокочувствительные к нарушениям, которые вносятся деятельностью человека. Эти нарушения могут оказывать влияние на погоду и климат. В наших интересах, каковы бы они ни были, идет ли речь о предупреждении стихийных бедствий или о целенаправленном изменении погоды, — создать густую сеть станций для регистрации существенных изменений в круговоротах CO_2 и H_2O, от которых в буквальном смысле слова зависит будущее человека на Земле.

Рассмотрим круговорот CO_2 (фиг. 39, *А*). В гл. 2 мы уже говорили о влиянии CO_2 на климат и указывали на отмеченное в наше время



Фиг. 39. Круговорот двуокиси углерода и воды.

А Круговорот CO_2 Числа обозначают содержание CO_2 в миллиардах тонн (Пласс, 1959) *Б.* Круговорот воды Содержание H_2O указано в геограммах (Хатчинсон, 1957).

постепенное повышение содержания CO_2 в атмосфере. Из примерно 8 млрд. т CO_2, внесенных в атмосферу в 1970 г. в результате сельскохозяйственной и промышленной деятельности человека, 6 млрд. т возникли в результате сжигания горючих ископаемых, а 2 млрд. выделены возделанными площадями. Большая часть этой двуокиси углерода (хотя и не все 8 млрд. т) быстро перешла в море и отложилась в форме карбонатов. Может показаться странным, что сельское хозяйство дает некоторый чистый выход CO_2 в атмосферу, но вспомним, что количества CO_2, поглощаемые растениями (многие из которых активны лишь часть года), не уравновешивают количеств CO_2, выделяемых из почвы, особенно при частой вспашке. Действие CO_2, обычно удерживаемой в почве, но высвобождаемой при быстром окислении гумуса, очевидно, проявляется не только известным нам образом, но и менее очевидными, только сейчас познаваемыми эффектами, например влиянием на круговорот других питательных веществ. В своем изящном исследовании, проведенном на раковинах двустворчатых моллюсков, Нельсон (1967) показал, что из-за обезлесения и распашки земель уменьшилось количество некоторых микроэлементов в почвенных водах. Нельсон обнаружил, что раковины двустворчатых моллюсков из индейских кухонных куч возрастом 1000—2000 лет содержат на 50—100% больше марганца и бария, чем раковины современных моллюсков (разность статистически достоверна). Методом исключения Нельсон пришел к выводу, что скорость вымывания марганца и бария из подстилающих пород уменьшилась из-за уменьшения потока нагруженной CO_2 кислой воды, просачивающейся глубоко в почву. Иными словами, вода в настоящее время имеет тенденцию быстро стекать по поверхности почвы, а не фильтруется через гумусные слои. Эколог скажет, что современное обращение человека с ландшафтом заметно изменило поток веществ из резервного фонда в обменный. Если мы понимаем происходящее и знаем, как исправить положение, такие изменения не должны быть разрушительными. Не случайно, по-видимому, что во многих районах агрономы пришли к выводу о необходимости добавлять к удобрениям следовые количества некоторых минеральных веществ (микроэлементы).

Здесь уместно вспомнить, как образовалась современная земная атмосфера с ее низким содержанием CO_2 и очень высоким содержанием O_2. Подробнее эволюция атмосферы описана в гл. 9. Когда два миллиарда лет назад на Земле появилась жизнь, атмосфера, подобно современной атмосфере Юпитера, состояла из вулканических газов (как сказал бы геолог, атмосфера образовалась благодаря «дегазации земной коры»). В ней было много CO_2 и мало кислорода (если вообще он был), и первые организмы были анаэробными. Как указано в гл. 2, в результате того, что P (продукция) в среднем слегка превосходила R (дыхание), за геологическое время в атмосфере накопился кислород и уменьшилось содержание CO_2. Согласно Хатчинсону (1944), накоплению кислорода в атмосфере способствовало также образование восстановленных соединений азота и образование из воды водорода с последующим рассеиванием его в космос. Возможно, о многом говорит тот факт, что сейчас для фотосинтеза лимитирующим является не только низкое содержание CO_2, но и высокое содержание O_2; при экспериментальном повышении содержания CO_2 или понижении содержания O_2 фотосинтез большинства растений усиливается. (Зеленые растения весьма чувствительны к любым изменениям окружающей среды; гл. 5, разд. 5.)

Фотосинтезирующий «зеленый пояс» Земли и карбонатная система моря весьма эффективно удаляют CO_2 из атмосферы. Тем не менее стремительно возрастающее потребление горючих ископаемых (легко представить себе, какие огромные количества CO_2 высвободились бы,

если бы был сожжен весь запас горючих ископаемых; см. фиг. 39, *А*) вместе с уменьшением поглотительной способности «зеленого пояса» начинает влиять на атмосферный фонд круговорота. Изменения потоков или расхода веществ особенно влияют на состав небольших обменных фондов. Можно думать, что в ближайшие десятилетия установится новое, но ненадежное равновесие между увеличением содержания CO_2 (не пропускающей в космос излучаемое тепло) и увеличением количества пыли или загрязняющих частиц (которые отражают поступающие лучи). Любое значительное изменение в тепловом бюджете обязательно повлияет на климат Земли. Подробнее о глобальном цикле CO_2 можно узнать из работ Ревелла и Зюсса, 1956; Пласса, 1955; Мёллера, 1963; Ревелла, 1965.

Как видно из схемы круговорота воды (фиг. 39, *Б*), фонд воды в атмосфере невелик; скорость оборота выше, а время пребывания меньше, чем для CO_2. На круговороте воды (как и в случае CO_2) начинают сказываться глобальные последствия деятельности человека. Учет осадков и речного стока во всем мире сейчас хорошо поставлен; необходимо, однако, как можно быстрее наладить более полный контроль всех основных путей движения воды в круговороте. Сейчас планируется «Международное гидрологическое десятилетие», сравнимое с Международной биологической программой.

Следует подчеркнуть два других аспекта круговорота воды.

1. Отметим, что море теряет из-за испарения больше воды, чем получает с осадками; на суше положение обратное. Другими словами, та часть осадков, которая поддерживает наземные экосистемы, включая и поставляющие пищу человеку, приходит благодаря испарению с моря. Установлено, что во многих областях, например в долине Миссисипи, 90% осадков приносится с моря (Бентон, Блекберн и Снед, 1950).

2. Согласно оценкам, вес воды пресных озер и рек — 0,25 геограмма (1 геограмм $= 10^{20}$ г), а годовой сток — 0,2 геограмма; следовательно, время оборота составляет около года. Разность между количеством осадков за год (1,0 геограмм) и стоком (0,2 геограмма) составляет 0,8; это и есть величина годового поступления воды в подпочвенные водоносные горизонты. Как уже указывалось, увеличение стока в результате деятельности человека может уменьшить очень важный для круговорота фонд грунтовых вод. Нам следовало бы возвращать больше воды в водоносные слои, не пытаясь хранить ее всю в озерах, откуда она быстрее испаряется.

С использованием атомной энергии связана опасность загрязнения окружающей среды в глобальном масштабе, что не может не сказаться на биогеохимических круговоротах (подробнее об этом — ниже в этой главе и в гл. 17). Вместе с тем создались уникальные возможности для изотопных исследований. Хорошим примером является применение трития для исследования круговорота воды. Тритий (^3H), радиоактивный изотоп водорода, в небольших количествах образуется с постоянной скоростью в верхней атмосфере под действием космических лучей и участвует в круговороте воды. Он выводится из круговорота вследствие радиоактивного распада, так как период его полураспада составляет 12,3 года (объяснение термина «период полураспада» дается в гл. 17, разд. 1). К счастью, скорость образования трития в природных условиях и уровни его в различных фондах круговорота воды были измерены до того, как в конце 50-х и начале 60-х годов в результате испытаний водородных бомб в атмосферу было внесено в 10 раз больше трития, чем образуется в природе. С тех пор как в 1964 г. был заключен договор о частичном запрещении испытаний ядерного оружия, поступление значительных количеств трития в атмосферу прекратилось. Тем временем

тритий, попавший ранее в атмосферу, успел перейти в поверхностные и грунтовые воды, в массы льда и глубокие слои океанов, что позволяет определить скорость оборота и время пребывания воды в каждом из этих резервных фондов. Проанализировав представившиеся возможности, Зюсс (1969) призывает координировать изучение этих проблем в международном масштабе. По всей видимости, тритий не оказал серьезного влияния на биоту или человека; во всяком случае, такое влияние пока не обнаружено. Частично это объясняется «мягкостью» радиоактивного излучения трития (см. гл. 17, разд. 1). Однако, поскольку использование атомной энергии расширяется, тритий вместе с некоторыми другими побочными продуктами ядерных реакций должен оставаться предметом пристального внимания. Будем надеяться, что тритий, внесенный в круговорот воды, и дальше будет служить лишь как удобная для ученых радиоактивная метка!

Подробное описание круговорота воды можно найти в монографии Хатчинсона (1957).

3. ОСАДОЧНЫЙ ЦИКЛ

Определения

Большинство элементов и соединений более «привязано» к земле, чем азот, кислород, двуокись углерода и вода, и их круговороты входят в общий осадочный цикл, циркуляция в котором идет путем эрозии, осадкообразования, горообразования и вулканической деятельности, а также биологического переноса.

Объяснения

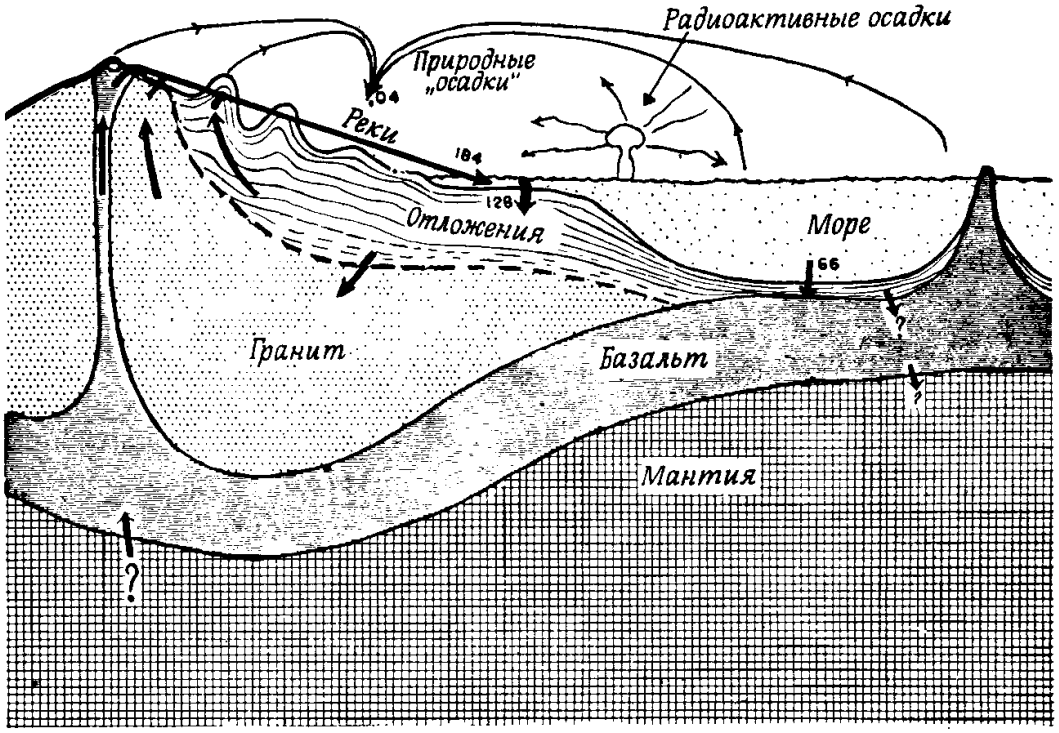
Обобщенная схема осадочного цикла показана на фиг. 40. В отдельных случаях около стрелок приведены количества веществ, участвующих в круговороте. О потоках веществ в глубине Земли известно очень мало. Твердые вещества, переносимые по воздуху в виде пыли, названы здесь «осадками». Кроме природных веществ, в состав таких «осадков» входят и вещества, образующиеся в результате деятельности человека; некоторые из них имеют определенное биологическое значение, оказывая токсическое действие или задерживая солнечные лучи

Сообществам биосферы доступны те элементы, которые благодаря своим геохимическим свойствам входят в состав пород, обнажающихся на поверхности. Элементы, обильные в мантии, на поверхности редки. Как уже отмечалось, одним из элементов, недостаток которого на поверхности Земли часто ограничивает рост растений, является фосфор

ТАБЛИЦА 17

Годовой вынос осадочного материала с материков в океаны (по Холмену, 1968)

Материк	Площадь водосбора, 10 км²	Вынос	
		т/км²	общий, 10^9
Северная Америка	20,7	634	1,96
Южная Америка	19,4	414,3	1,20
Африка	19,9	181,3	0,54
Австралия	5,2	297,5	0,23
Европа	9,3	233,0	0,32
Азия	26,9	3962,0	15,91
Всего	101,4	—	20,16



Фиг. 40. Схема осадочного цикла.

Количества веществ указаны в граммах на миллнон лет Материкн — покрытые отложениями гранитиые глыбы, плавающие, словно пробки, на слое базальта, подстилающего океаны Под черным базальтом лежнт мантня — слой толщиной 2900 км, под которым находится ядро Земли. Гранит — светлоокрашенная весьма устойчивая порода, которую часто используют для памятнков; базальт — черная порода, встречающаяся в вулканических районах.

На фиг. 40 четко видна общая направленность осадочного цикла «вниз». Величины, характеризующие годовой вынос отложений с каждого континента, приведены в табл. 17. Легко заметить, что наибольшая потеря почвы характерна для Азии — континента с самыми древними цивилизациями и наиболее сильной эксплуатацией земли. Хотя скорость процесса изменчива, в периоды минимальной геологической активности накопление растворенных минеральных питательных веществ происходит на низменностях и в океанах за счет возвышенных местностей. При этом особенно важное значение приобретают местные биологические механизмы возвращения, благодаря которым потеря веществ не превышает их поступления из подстилающих пород (об этом шла речь при рассмотрении круговорота кальция). Иными словами, чем дольше жизненно важные элементы будут оставаться в данной области, вновь и вновь используясь сменяющимися поколениями организмов, тем меньше нового материала потребуется извне. К сожалению, как мы уже заметили в разделе о фосфоре, человек часто нарушает это равновесие, обычно непреднамеренно, а просто потому, что до конца не понимает всей сложности развившегося за многие тысячелетия симбиоза между жизнью и неорганической материей. Например, сейчас предполагают (хотя это еще не доказано), что плотины, препятствующие ходу лососей в реки на нерест, приводят к сокращению численности не только лосося, но и непроходной рыбы, дичи и даже к уменьшению продукции древесины в некоторых северных областях Запада США. Когда лососи нерестятся и гибнут в глубине материка, они оставляют там запас ценных питательных веществ, возвращенный из моря. Удаление из леса больших масс древесины (причем содержащиеся в ней минеральные вещества не возвращаются в почву в отличие от того, что происходит в природе, когда упавшие деревья разлагаются), без сомнения, также обедняет нагорья, обычно в ситуациях, когда фонд питательных веществ и без того беден.

Легко представить себе, что нарушение таких биологических механизмов возвращения веществ в круговорот может обеднить целую экосистему на многие годы, пока не восполнится обменный фонд минеральных веществ. В этом случае необходимо придумать какие-то более эффективные способы возвращения лимитирующих веществ (и сохранения их на месте), нежели разведение рыбы или лесопосадки. Следует подчеркнуть также, что внезапно увеличивающийся из-за искусственно усиленной эрозии приток веществ в низины не обязательно благоприятствует низинным экосистемам, так как они могут не успевать их ассимилировать, пока питательные вещества проходят через систему к морю, где, попав в неосвещаемые слои воды, окажутся вне круговорота (хотя бы на некоторое время).

4. КРУГОВОРОТ ВТОРОСТЕПЕННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ

Определения

Второстепенные элементы, подобно жизненно важным, перемещаются из организмов в среду и обратно, и многие из них принимают участие в осадочном цикле, хотя и не представляют какой-либо известной ценности для организмов. Некоторые второстепенные элементы накапливаются в растительных и животных тканях иногда благодаря химическому сходству с теми или иными жизненно важными элементами. В настоящее время экологу приходится изучать круговорот целого ряда таких элементов, главным образом связанных с деятельностью человека.

Объяснения

Большинство второстепенных элементов в тех концентрациях, которые обычны для многих природных экосистем, почти не оказывает влияния на организмы, возможно потому, что организмы к ним адаптировались. Эти элементы не представляли бы для экологов существенного интереса, если бы не то, что отходы горнодобывающей промышленности и других производств содержат в высоких концентрациях такие элементы, как ртуть, свинец и другие потенциально ядовитые вещества, а при взрывах атомных бомб и работе атомных электростанций образуются радиоактивные изотопы некоторых элементов, попадающие затем в окружающую среду Следовательно, новому поколению экологов придется заниматься круговоротами почти всех известных элементов! Даже очень редкий элемент, если он вносится в среду в форме высокотоксичного соединения или радиоактивного изотопа, может иметь важное биологическое значение

Примеры

Стронций — хороший пример ранее почти не изученного элемента, который служит сейчас объектом особого внимания, так как радиоактивный стронций, видимо, очень опасен для человека и других позвоночных. По свойствам стронций близок к кальцию, и потому, попав в организм, радиоактивный стронций накапливается в костях; здесь он оказывается в непосредственном контакте с кроветворными тканями, а они особенно чувствительны к действию излучения Различные аспекты радиоактивности среды подробнее рассматриваются в гл. 17, здесь же мы обсудим только связь стронция с круговоротом кальция.

Кальций — один из наиболее широко распространенных элементов осадочного цикла, он выносится реками, откладывается в форме изве-

сти, поднимается в процессе горообразования и вновь выносится в море. Кальций составляет около 7% материала, переносимого реками. (Для сравнения скажем, что количество фосфора, вовлеченного в круговорот, составляет всего около 1% количества кальция.) Среди каждой 1000 атомов кальция, движущихся в море, находятся 2,4 атома стронция (как черные овечки в белом стаде). В результате испытаний ядерного оружия, а также в связи с промышленным использованием атомной энергии в биосферу поступает радиоактивный стронций — продукт расщепления урана. (Появляется еще несколько черных овечек, но это— волки в овечьей шкуре!) Теперь вместе с кальцием из почвы и воды в ткани растений и животных, служащих пищей человеку, а следовательно, в костную систему человека попадает некоторое количество радиоактивного стронция. В 1970 г. на каждый грамм кальция в человеческих костях приходилось 1—5 пикокюри радиоактивного стронция (смысл этой единицы радиоактивности объясняется в гл. 17, разд. 1). Изучая роль радиоактивного стронция в возникновении злокачественных опухолей, некоторые ученые пришли к выводу, что даже такие малые количества могут причинять вред.

5. КРУГОВОРОТ ОРГАНИЧЕСКИХ ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ

Определения

Гетеротрофам, да и многим автотрофам (например, многим видам водорослей) требуются витамины или другие органические питательные вещества, которые поступают из внешней среды. Такие вещества, подобно неорганическим, тоже циркулируют между организмами и средой; особенность их состоит в том, что они имеют главным образом биологическое происхождение.

Объяснения и примеры

Химическая природа витаминов и других стимулирующих рост органических соединений, а также потребность в них человека и домашних животных известны давно; однако исследование этих веществ на уровне экосистемы только началось. Содержание органических питательных веществ в воде или почве так мало, что их следовало бы назвать «питательными микро-микроэлементами» в отличие от «питательных макроэлементов», таких, как азот, и «питательных микроэлементов», таких, как «следовые» металлы (см. гл. 5). Нередко единственным способом измерить их содержание является *биологическая проба:* используются специальные штаммы микроорганизмов, интенсивность роста которых пропорциональна концентрации органических питательных веществ. Как подчеркивалось в предыдущем разделе, о роли того или иного вещества и скорости его потока не всегда можно судить по его концентрации. Сейчас становится ясно, что органические питательные вещества играют важную роль в метаболизме сообщества и что они могут быть лимитирующим фактором. Эта интереснейшая область исследований в ближайшее время, несомненно, привлечет к себе внимание ученых. Приводимое ниже описание круговорота витамина B_{12} (кобаламина), взятое из работы Провасоли (1963), показывает, как мало мы знаем о круговороте органических питательных веществ.

Основные продуценты витамина B_{12} — микроорганизмы, главным образом бактерии, хотя не исключено, что и автотрофные водоросли могут играть здесь роль либо как прямые продуценты витамина, либо

(после отмирания) как пища для микроорганизмов, продуцирующих витамин. Основные непосредственные консументы — бактерии и водоросли, хотя, согласно недавним исследованиям, и животные, особенно фильтраторы с хорошо развитыми жабрами, могут непосредственно поглощать растворенные витамины. Неживые частицы (глина, мицеллы органической и неорганической природы, детрит и т. д.) адсорбируют большие количества витамина B_{12} и при поглощении фаготрофами снабжают их витаминами. Насколько удаление витаминов с частиц влияет на круговорот витаминов, неизвестно; мы не знаем, прочно ли эти частицы связывают витамины или фиксируют их лишь на время, поддерживается ли благодаря частичной элюции определенная концентрация витаминов в растворе в те периоды, когда потребление витаминов фитопланктоном повышено. Элюция витаминов из глубоководных илов может повышать плодородность восходящих холодных вод (см. гл. 12, разд. 1).

Итак, факторы роста, подобные витамину B_{12}, ведут себя как и другие экологически важные переменные, но являются ли они лимитирующими факторами и в каких случаях? Очевидно, не в прибрежных водах, где их концентрация обычно значительно выше 1 нг/л; быть может, это имеет место в открытом океане, в водах которого концентрация витамина часто опускается ниже 0,1 нг/л. В Саргассовом море, где концентрация витамина B_{12} так низка, что не поддается измерению, доминируют жгутиковые, которые не нуждаются в этом витамине и которым требуется очень немного других питательных веществ (см. работу Менцеля и Шпета, 1962).

Судя по тому, что́ мы уже знаем, комбинируя химические анализы и биологические пробы с опытами по обогащению (см. гл. 5, разд. 4) и определением пищевых характеристик доминирующих видов in vitro, можно правильно понять экологию системы.

Роль органических ростовых веществ в регуляции распределения и сукцессии организмов обсуждается в гл. 5 и 9.

6. КРУГОВОРОТ ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ В ТРОПИКАХ

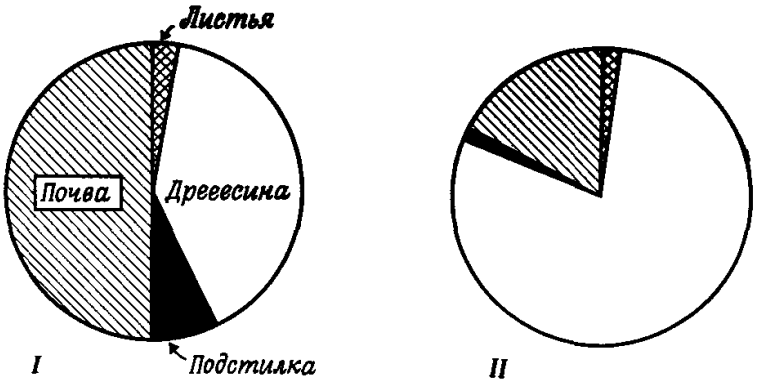
Объяснения

Характер круговорота питательных веществ в тропиках и в умеренной зоне различается по ряду важных особенностей. В холодных районах большая часть органических веществ и доступных питательных веществ находится в почве или в отложениях; в тропиках же больший процент этих веществ содержится в биомассе и циркулирует в пределах органической части экосистемы. Поэтому стратегия земледелия умеренной зоны, основанная на монокультуре однолетних растений, может быть совершенно непригодной для тропиков. Если человек хочет исправить ошибки прошлого и избежать их в будущем, ему необходимо пересмотреть с экологической точки зрения основы тропического земледелия и вообще всех видов хозяйственной деятельности, связанных с влиянием на среду.

Объяснение

На фиг. 41 сравнивается распределение органики в северном и тропическом лесах. Интересен уже тот факт, что обе экосистемы содержат примерно одинаковое количество органического углерода, но в северном лесу больше половины этого количества находится в подстилке и почве, а в тропическом более трех четвертей углерода содержится в расти-

тельности. Другое сравнение северных и тропических лесов проведено в табл. 52 (гл. 14, разд. 5). В тропическом лесу более 58% общего азота заключено в биомассе, 44% поднято над грунтом; в английском сосновом лесу эти величины соответственно равны 6 и 3%.



Фиг. 41. Распределение органического углерода, накопленного в абиотическом (почва, подстилка) и биотическом (древесина, листья) блоках экосистем северного (*I*) и тропического (*II*) леса.

В тропическом дождевом лесу гораздо больший процент общей органики находится в биомассе (Кира и Шидеи, 1967).

Когда вырубают лес умеренной зоны, в почве остаются питательные вещества, сохраняется структура, и с этой почвы в течение многих лет «обычным» способом можно получать урожай, один или несколько раз в год проводя вспашку, высевая однолетние культуры и внося неорганические удобрения. Зимой низкие температуры способствуют удержанию в почве питательных веществ и частично уничтожают вредителей и паразитов. Напротив, во влажных тропиках вырубка леса отнимает у земли способность удерживать питательные вещества (и бороться с вредителями), так как здесь круглый год сохраняются высокие температуры и повторяются периоды выщелачивающих ливней. Очень часто продуктивность культур быстро падает и земля забрасывается («залежное земледелие», о котором так много писалось). Итак, на севере и круговорот веществ и (шире) управление сообществом в большей степени зависят от «физических» процессов, а на юге — от «биологических». Конечно, в этом кратком выводе упрощены сложные ситуации, но именно этим контрастом объясняется с экологической точки зрения тот факт, что тропические и субтропические земли с их роскошными и продуктивными лесами при ведении земледелия в «северном стиле» дают такие низкие урожаи.

Разрабатывая системы ведения сельского и лесного хозяйства в теплых климатах, очевидно, надо опираться на результаты исследования природных экосистем, в которых путем эволюции развились механизмы, поддерживающие нормальный круговорот питательных веществ. Два таких высокопродуктивных типа экосистем — коралловые рифы и тропические дождевые леса. Исследования, проведенные за последние 20 лет, показали, что в обеих этих экосистемах ключом к успеху может быть тесный симбиоз между автотрофами и гетеротрофами, включая особые микроорганизмы-посредники. Для коралловых рифов это может быть уникальный симбиоз кораллов и водорослей, описанный подробнее в гл. 12, разд. 5. Интенсивное изучение пуэрториканского дождевого леса, проведенное группой ученых (результаты изложены в недавно вышедшей интересной монографии Г. Одума и Пиджина, 1970), выявило целый ряд механизмов сохранения питательных веществ (см. гл. 14). Среди них — грибная микориза, связанная с корневой системой (см. гл. 7, разд. 19) и действующая как живая «ловушка питательных веществ». Вент и Старк (1968) на основании исследований, проведенных в бассейне Амазонки, предложили следующую так называемую «теорию непосредственного использования минеральных веществ».

Теория исходит из того, что основная часть доступных минеральных веществ в тропическом дождевом лесу связана в мертвых и живых органических системах. В почве мало свободных доступных минеральных

веществ. Микориза, крайне обильная в поверхностной подстилке и тонком слое гумуса лесной почвы, по-видимому, способна переваривать мертвую органическую подстилку и проводить минеральные и пищевые вещества через свои гифы прямо к живым клеткам корня. При этом мало растворимых солей просачивается в почву, откуда они могли бы выщелачиваться.

Такая теория также может быть чрезвычайным упрощением действительности, и все же факты подсказывают необходимость предпринять выведение и испытание сельскохозяйственных культур с хорошо развитой микоризой на корневой системе. В гл. 3 уже говорилось об использовании крупных многолетних растений и об эффективности обращения питательных веществ на тропических рисовых болотах. Возможно, глубокий смысл имеет тот факт, что на Филиппинах более 1000 лет рисовые поля возделываются на одном месте (Сирс, 1957). Это рекорд, которым сегодня могут похвастаться не многие сельскохозяйственные системы! По данным Сирса, рисовые поля местами прерываются островками леса, охраняемыми религиозными табу. Чтобы избежать ситуации, которую Хатчинсон (1967а) охарактеризовал так: «Технический нажим — и в результате экологический срыв», — следует сначала выяснить, не связана ли как-то эта чересполосица леса и рисовых полей с высокой сбалансированностью системы. Не разобравшись в этом, нельзя уничтожать леса, чтобы освободить дополнительную площадь под рис.

Во всяком случае, вот что должны понять и запомнить филантропические организации северных стран, оказывающие помощь развивающимся странам: высокомеханизированные агротехнические приемы умеренной зоны нельзя без изменений переносить в тропические районы.

7. ПУТИ ВОЗВРАЩЕНИЯ ВЕЩЕСТВ В КРУГОВОРОТ

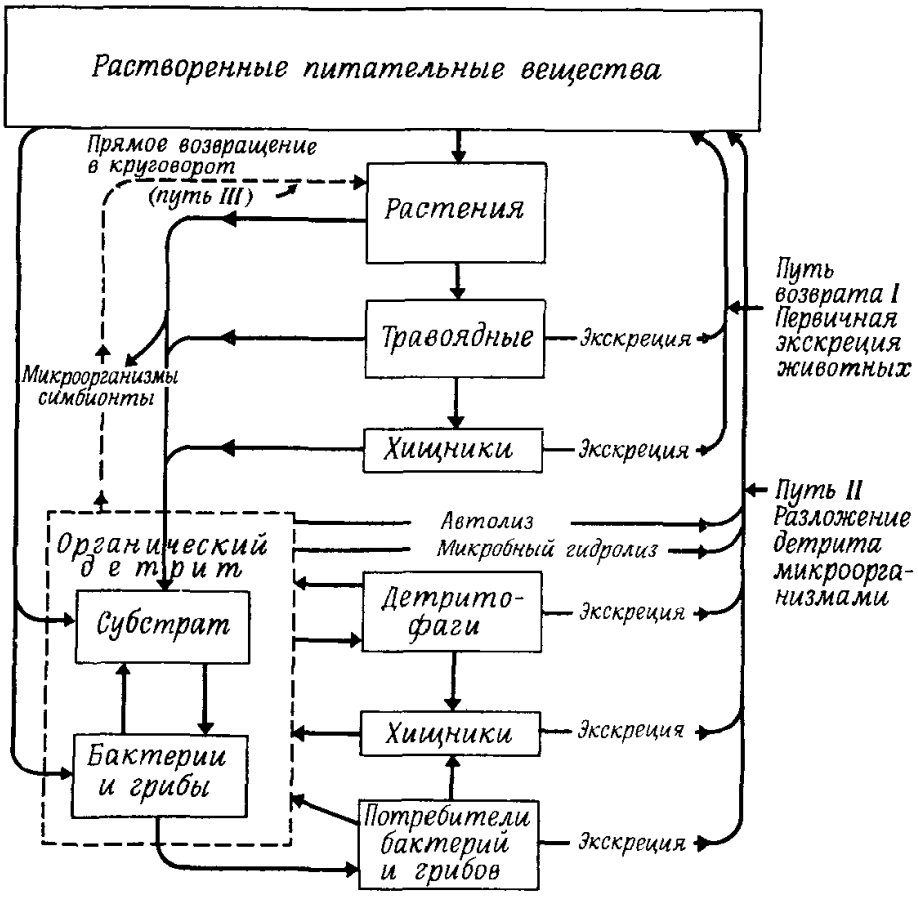
Определения

В пищевой цепи можно выделить два основных пути возвращения питательных веществ в круговорот: первичная экскреция животными (I) и разложение детрита микроорганизмами (II). Если оба способа совмещаются в одной системе, первый из них доминирует в планктоне и других сообществах, где основной поток энергии идет через пастбищную пищевую цепь. Второй путь преобладает в степях, лесах умеренной зоны и других сообществах, где основной поток энергии идет через детритную пищевую цепь. Наконец, возможен и третий путь: прямая передача от растения к растению симбиотическими микроорганизмами (III).

Объяснения

Описав общее движение питательных веществ в местном и глобальном масштабах, целесообразно закончить эту главу подробным рассмотрением круговорота питательных веществ в биологически активной части экосистемы. Вспомним, что так же была построена гл. 2, посвященная энергетике: сначала были рассмотрены общие вопросы энергетики среды, а затем — судьба той небольшой доли энергии, которая участвует в пищевой цепи. Кроме того, акцент на биологической регенерации веществ уместен еще и потому, что, как уже было сказано, возвращение различных веществ в круговорот становится одной из главных задач человеческого общества.

Основные пути возвращения показаны на фиг. 42. Эта блоковая модель построена по такому же типу, как и модели пищевых цепей, но здесь нас интересует не однонаправленный поток энергии, а круговорот



Фиг. 42. Основные пути возвращения питательных веществ в круговорот.
Пути I и II соответствуют пастбищной и детритной пищевым цепям. По мнению некоторых специалистов, существует, кроме того, более прямой путь III. Путь автолиза, показанный на схеме, можно рассматривать как путь IV (Иоханнес, 1968).

питательных веществ. Согласно классическим взглядам, основными агентами регенерации питательных веществ считались бактерии и грибы, так как в почвах умеренной зоны, которые изучены лучше всего, явно преобладает второй путь. Однако, обратившись к морю, Риттенберг (1963) и Иоханнес (1968) усомнились в этом положении. По мнению Риттенберга, роль бактерий в регенерации питательных веществ в море нельзя считать убедительно доказанной, а Иоханнес полагает, что по крайней мере регенерация азота и фосфора в толще воды происходит в основном за счет экскрементов животных (путь I). По-видимому, особенно важное значение имеет экскреция мельчайших животных (микрозоопланктон), которые настолько малы, что не задерживаются обычными планктонными сетями и потому оставались вне поля зрения первых исследователей морских сообществ (Иоханнес, 1964). Недавние измерения скорости оборота показали, что зоопланктонные организмы (растительноядные и хищники, фиг. 42) за свою жизнь выделяют в воду в несколько раз больше растворимых питательных веществ, чем содержится в их трупах, подвергающихся разложению микроорганизмами (Харрис, 1959; Риглер, 1961; Помрой и др., 1963, и многие другие). В выделениях зоопланктона содержатся растворимые неорганические и органические соединения фосфора и азота (и, конечно, CO_2), которые могут непосредственно использоваться продуцентами без предварительного разложения бактериями. Очевидно, таким же способом происходит регенерация и других жизненно важных питательных веществ, хотя количественных данных об этом пока не имеется. В общем там, где продуценты представлены только фитопланктоном в толще воды (как и в экосистемах открытого моря), обычно преобладает первый путь.

Видимо, именно поэтому микробиологи, как правило, отмечают, что численность бактериальных популяций в морской воде очень низка. Правда, надо признать, что методы подсчета бактерий и измерения их активности в природе весьма примитивны и далеко не точны. В других экосистемах роль этого пути возвращения питательных веществ в круговорот пропорциональна роли пастбищной пищевой цепи Следовательно, животные (т. е. фаготрофы) могут быть важными разлагателями и регенераторами питательных веществ; так что термин «разлагатель», который прежде относили только к бактериям-сапрофагам и грибам, следует, по-видимому, расширить (см. гл. 2).

Процессы микробного разложения настолько многообразны и сложны, что, несмотря на их интенсивное изучение, мы до сих пор не достигли полной ясности в понимании второго пути возвращения питательных веществ в круговорот. Отдельные наиболее изученные процессы рассматривались в предыдущих главах. Весь же детритный комплекс остается для нас своего рода «черным ящиком», внутренние механизмы которого нам не вполне ясны. Некоторые идеи о том, как заниматься этой проблемой в полевых исследованиях почвенных и осадочных подсистем, можно найти у Вигерта, Колмана и Ю. Одума (1970); некоторые дополнительные аспекты рассмотрены в гл. 14 и 19.

Как указано в предыдущем разделе, исследования тропических экосистем, особенно тропического дождевого леса, выявили возможность существования еще одного пути (III) — от растения снова к растению, возможно, через симбиотические грибы или другие микроорганизмы. Путь III показан на фиг. 42, но, чтобы определить, насколько он реален и в каких экосистемах он осуществляется, необходимы дальнейшие исследования.

Наконец, следует отметить, что питательные вещества могут высвобождаться из трупов растений и животных и из фекалий даже без участия микроорганизмов, что доказано помещением этих материалов в стерильные условия. Возможность такого способа возвращения показана на фиг. 42 стрелкой с надписью «Автолиз». В водных или влажных местообитаниях, особенно если трупы или неживые частицы малы (т. е. велико отношение их поверхности к объему), еще до начала разложения микроорганизмами благодаря автолизу может высвободиться от 25 до 75% питательных веществ (см. обзор литературы у Иоханнеса, 1968). Итак, автолиз вполне можно рассматривать как еще один, четвертый, путь возвращения, не требующий добавочной энергии. Как подчеркивалось уже в гл. 3 (фиг. 30, *В*), работа по возвращению веществ в круговорот, осуществляемая механическими или физическими процессами, может служить энергетическим вкладом. Разрабатывая системы очистки сточных вод, человек часто находит выгодным затратить механическую энергию для распыления органического вещества, чтобы ускорить его разложение. Крупные животные также, без сомнения, способствуют высвобождению питательных веществ из отмерших стволов, листьев и других крупных кусков детрита, осуществляя их механическое раздробление.

Глава 5 Лимитирующие факторы

1. «ЗАКОН» МИНИМУМА ЛИБИХА

Определеиия

Чтобы жить и процветать в тех или иных конкретных условиях, организм должен иметь вещества, необходимые ему для роста и размножения. Основные потребности у разных видов и в разных условиях различны. При «стационарном состоянии» лимитирующим будет то вещество, доступные количества которого наиболее близки к необходимому минимуму. Этот «закон» минимума в меньшей степени приложим к «переходным состояниям», когда быстро изменяются количества, а значит, и эффект многих составляющих.

Объяснения

Идея о том, что выносливость организма определяется самым слабым звеном в цепи его экологических потребностей, впервые была высказана в 1840 г. Ю. Либихом, который первым начал изучение влияния разнообразных факторов на рост растений. Он установил, что урожай зерна часто лимитируется не теми питательными веществами, которые требуются в больших количествах, такими, например, как двуокись углерода и вода (поскольку эти вещества обычно присутствуют в изобилии), а теми, которые требуются в малых количествах (например, бор), но которых и в почве мало. Выдвинутый Либихом принцип: «Веществом, находящимся в минимуме, управляется урожай и определяется величина и устойчивость последнего во времени», — получил известность как либиховский «закон» минимума. Многие авторы (например, Тейлор, 1934) расширили это положение, включив в него, помимо питательных веществ, и ряд других факторов, например температуру и время. Чтобы избежать путаницы, лучше, пожалуй, ограничить концепцию минимума, применяя ее, как это делал сам Либих, лишь к химическим веществам (кислороду, фосфору и т. д.), необходимым для роста и размножения организмов; другие же факторы и лимитирующий эффект максимума включить в «закон» толерантности. Обе эти концепции могут быть объединены в общий принцип лимитирующих факторов (см. ниже). Таким образом, «закон» минимума — это лишь один аспект зависимости организмов от среды.

Проведенная со времен Либиха огромная работа показала, что для успешного применения данной концепции на практике к ней надо добавить два вспомогательных принципа. Первый — ограничительный: закон Либиха строго применим только в условиях стационарного состояния, т. е. когда приток энергии и веществ балансируется оттоком. Для примера вспомним следующий отрывок из гл. 3 (стр. 77):

«Предположим, в каком-то озере главным лимитирующим фактором была двуокись углерода и продуктивность была сбалансирована со

скоростью поступления двуокиси углерода из разлагающегося органического вещества. Примем, что свет, азот, фосфор и т. д. при этом динамическом равновесии были в избытке (т. е. не служили лимитирующими факторами). Если во время бури в воде растворится дополнительное количество двуокиси углерода, то скорость образования продукции изменится и начнет зависеть также от других факторов. Пока скорость меняется, стационарного состояния нет и эффект минимума отсутствует. Результат зависит от концентрации *всех* компонентов. По мере расходования разных компонентов продуктивность будет быстро изменяться, пока один из них, возможно и на сей раз двуокись углерода, не станет лимитирующим фактором и скорость функционирования озерной системы не будет вновь регулироваться «законом» минимума».

Пример двуокиси углерода особенно интересен в свете текущих споров в литературе по поводу загрязнения воды. Споры идут о том, что служит главным лимитирующим фактором и, следовательно, основным веществом, вызывающим процесс «культурной эвтрофикации» в пресных водах, — двуокись углерода или фосфор (Кюнцель, 1969). Поскольку культурная эвтрофикация обычно создает в высшей степени неустойчивое состояние с резкими колебаниями (бурные «цветения» водорослей с последующим отмиранием, при котором высвобождаются питательные вещества, вызывающие очередное «цветение»), то нельзя выдвигать на первое место в качестве лимитирующего фактора какое-то одно из веществ. Во время таких колебаний фосфор, азот, двуокись углерода и многие другие вещества могут быстро сменять друг друга как лимитирующие факторы. Следовательно, в таких переходных условиях нет оснований для гипотезы «одного фактора». Чтобы предупредить эвтрофикацию, борьба с загрязнениями должна быть направлена не только против органических веществ (дающих CO_2 и, очевидно, стимулирующие рост другие органические вещества), но и против минеральных веществ, также необходимых для «злокачественного» увеличения продуктивности.

Второй вспомогательный принцип касается *взаимодействия* факторов. Так, высокая концентрация или доступность некоторого вещества или действие другого (не минимального) фактора может изменять потребление минимального питательного вещества. Иногда организм способен заменять, хотя бы частично, дефицитное вещество другим, химически близким Так, в местах, где много стронция, моллюски иногда частично заменяют кальций в своих раковинах стронцием. Показано, что некоторым растениям нужно меньше цинка, если они растут не на ярком солнечном свету, а в тени, в этих условиях имеющееся в почве количество цинка становится уже не лимитирующим.

2. «ЗАКОН» ТОЛЕРАНТНОСТИ ШЕЛФОРДА

Определения

Само присутствие и процветание организма в данном местообитании зависят от целого комплекса условий. Отсутствие или невозможность процветания определяется недостатком (в качественном или количественном смысле) или, наоборот, избытком любого из ряда факторов, уровень которых может оказаться близким к пределам переносимого данным организмом.

Объяснения

Как показал Либих, лимитирующим фактором может быть не только недостаток, но и избыток таких, например, факторов, как тепло, свет и вода Следовательно, организмы характеризуются экологическим ми-

нимумом и экологическим максимумом; диапазон же между этими двумя величинами составляет то, что принято называть пределами толерантности. Представление о лимитирующем влиянии максимума наравне с минимумом ввел В. Шелфорд (1913), сформулировавший «закон» толерантности. После 1910 г. по «экологии толерантности» были проведены многочисленные исследования, благодаря которым стали известны пределы существования для многих растений и животных. Особенно плодотворны так называемые «стрессовые эксперименты» в лаборатории или в поле, при которых организмы подвергаются воздействию широкого диапазона условий (Харт, 1952). Такой физиологический подход помог нам понять распределение организмов в природе; однако не все зависит от физических факторов. Известны такие ситуации, когда физические условия не выходят за пределы толерантности данного организма и все же организм не может к ним приспособиться вследствие разного рода биологических взаимоотношений. Как будет показано в приводимых ниже примерах, лабораторные опыты должны сопровождаться исследованиями интактных экосистем, поскольку в эксперименте мы имеем дело с особями, по необходимости изолированными от своих популяций и сообществ.

Можно сформулировать ряд положений, дополняющих «закон» толерантности:

1. Организмы могут иметь широкий диапазон толерантности в отношении одного фактора и узкий диапазон в отношении другого.

2. Организмы с широким диапазоном толерантности ко всем факторам обычно наиболее широко распространены.

3. Если условия по одному экологическому фактору не оптимальны для вида, то может сузиться и диапазон толерантности к другим экологическим факторам. Например, Пенмен (1956) сообщает, что при лимитирующем содержании азота снижается засухоустойчивость злаков; при низком содержании азота для предотвращения увядания требовалось больше воды, чем при высоком его содержании.

4. В природе организмы очень часто оказываются в условиях, не соответствующих оптимальному значению того или иного физического фактора, найденному в лаборатории. Более важен в таких случаях какой-то другой фактор (или факторы). Например, некоторые тропические орхидеи при охлаждении лучше растут при ярком солнечном свете (Вент, 1957); в природе же они растут только в тени, так как не могут выносить теплового действия прямого солнечного света. Как будет описано в гл. 7, пользоваться оптимальными физическими условиями среды во многих случаях организмам мешают межпопуляционные взаимоотношения (например, конкуренция, присутствие хищников, паразитов и т. д.).

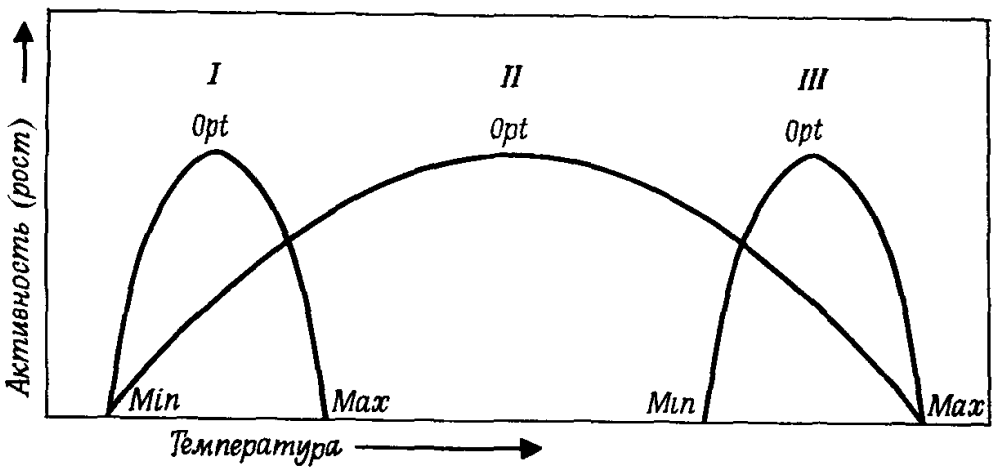
5. Период размножения является обычно критическим; в этот период многие факторы среды часто становятся лимитирующими. Пределы толерантности для размножающихся особей, семян, яиц, эмбрионов, проростков и личинок обычно уже, чем для неразмножающихся взрослых растений или животных. Так, взрослый кипарис может расти и на сухом нагорье и погруженным в воду, но размножается он только там, где есть влажная, но не заливаемая почва для развития проростков. Взрослые крабы *Portunus* и многие другие морские животные могут переносить солоноватую воду или пресную воду с высоким содержанием хлорида; поэтому эти животные часто заходят далеко в реки вверх по течению. Но личинки не могут жить в таких водах, так что вид не может размножаться в реке и не обосновывается здесь постоянно. Географическое распространение промысловых птиц часто определяется влиянием климата на яйца или птенцов, а не на взрослых особей.

Чтобы выразить относительную степень толерантности, в экологии существует ряд терминов, в которых используются приставки *стено,* что означает «узкий», и *эври* — «широкий». Итак,

стенотермный — эвритермный (в отношении температуры),
стеногидрический — эвригидрический (в отношении воды),
стеногалинный — эвригалинный (в отношении солености),
стенофагный — эврифагный (в отношении пищи),
стеноойкный — эвриойкный (в отношении выбора местообитания).

Для примера сравним условия, в которых могут успешно развиваться яйцеклетки гольца *Salvelinus* и леопардовой лягушки *Rana pipiens.* Икра гольца развивается при температурах 0—12 °С с оптимумом около 4 °С. Икра лягушки развивается при 0°—30 °С с оптимумом около 22°. Следовательно, икра гольца стенотермна, а икра лягушки по сравнению с ней эвритермна. Лососи вообще (и взрослые и икра) сравнительно стенотермны, но некоторые более эвритермны, чем голец. Конечно, и виды лягушек не одинаковы. Рассмотренные концепции и использование терминов, описывающих отношение к температуре, иллюстрированы на фиг. 43. Появление в эволюции узких диапазонов толерантности можно рассматривать как форму специализации (см. главу об экосистеме), в результате которой бо́льшая эффективность достигается в ущерб адаптивности и в сообществе увеличивается разнообразие (см. гл. 6, разд. 4 и 5).

Антарктическая рыба *Trematomus bernacchii* и карпозубая рыба *Cyprinodon macularis,* обитающая в водоемах пустыни, представляют экстремальные формы в отношении пределов толерантности. Это связано с очень резкими различиями в их местообитаниях. Диапазон переносимых температур для антарктической рыбы составляет менее 4 °С (от —2° до +2°); она, таким образом, крайне стенотермна и адаптирована к холоду. С повышением температуры до 0° интенсивность метаболизма у этой рыбы возрастает, однако при дальнейшем повышении температуры интенсивность метаболизма падает и при +1,9° рыба утрачивает способность к движению, впадая в тепловое оцепенение (Вольшлаг, 1960). Рыба, обитающая в водоемах пустыни, напротив, эвритермна и к тому же эвригалинна, выдерживая температуры от 10 до 40 °С и широкий диапазон солености (от пресных вод до более соленых, чем морская).



Фиг. 43. Сравнение относительных пределов толерантности стенотермных (*I* и *III*) и эвритермных (*II*) (Рутнер, 1953) организмов.

У стенотермного вида минимум, оптимум и максимум сближены, так что небольшие изменения температуры, которые мало сказываются на эвритермном виде, для стенотермного часто критичны. Заметим, что стенотермные организмы могут быть толерантными к низким температурам (олиготермными, *I*), к высоким температурам (политермными, *III*) или могут обладать промежуточными свойствами.

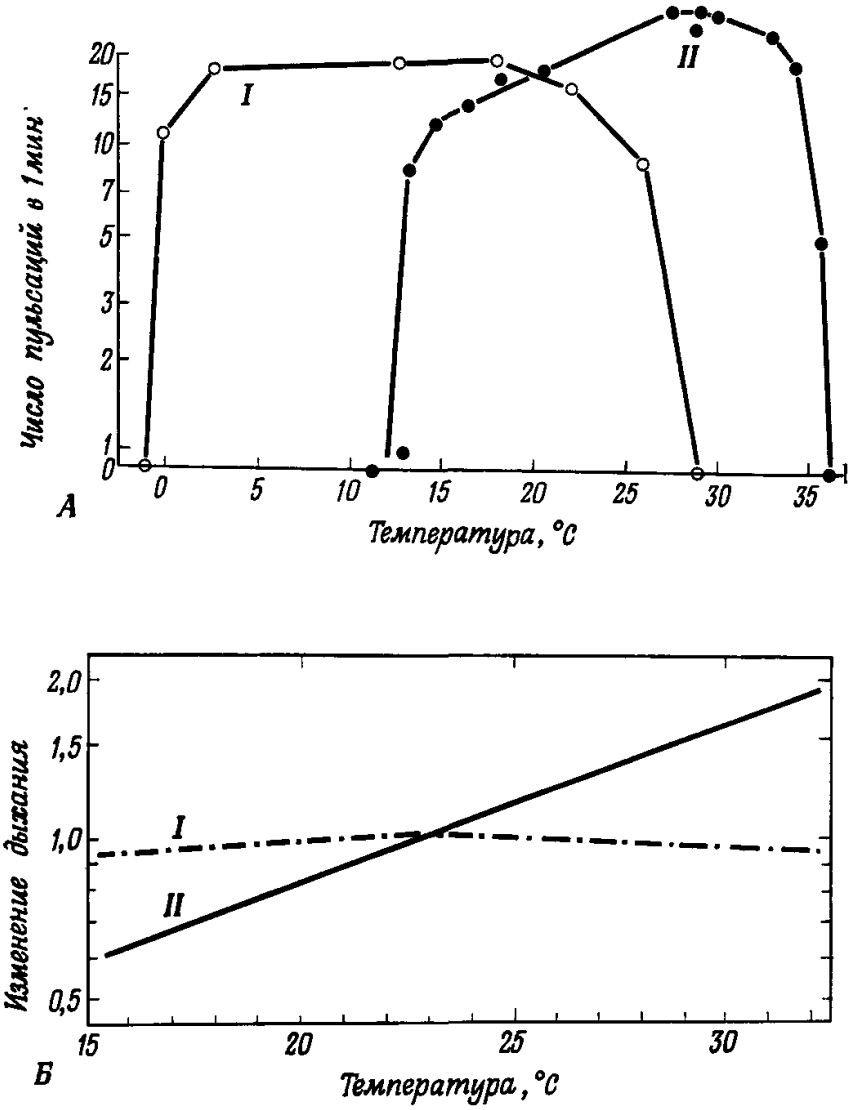
Конечно, экологическая эффективность не одинакова по всему диапазону; например, усвоение пищи максимально при температуре 20° и солености 15‰ (Лоув и Хит, 1969).

Компенсация факторов и экотипы

Как уже много раз подчеркивалось, организмы не являются рабами физических условий среды; они приспосабливаются сами и изменяют условия среды так, чтобы ослабить лимитирующее влияние температуры, света, воды и других физических факторов. Такая *компенсация факторов* особенно эффективна на уровне сообщества, но возможна и на уровне вида. Виды с широким географическим распространением почти всегда образуют адаптированные к местным условиям популяции, называемые *экотипами*. Их оптимумы и пределы толерантности соответствуют местным условиям. Компенсация в отношении разных участков градиента температуры, света и других факторов может сопровождаться появлением генетических рас (с морфологическими проявлениями или без них) или может быть просто физиологической акклимацией. Удобным методом для проверки того, сопровождается ли появление экотипов генетическим закреплением, служит метод реципрокных пересадок. Мак-Миллан (1956), например, обнаружил, что злаки, принадлежащие к одному виду и идентичные по всем внешним признакам, при пересадке на экспериментальные участки из разных районов географического ареала по-разному реагировали на свет. В каждом случае они сохраняли приспособленную к исходному району сезонную цикличность (время роста и размножения). В прикладной экологии часто оставляли без внимания возможность генетического закрепления особенностей местных линий, в результате чего интродукция животных и растений часто оканчивалась неудачей, так как вместо приспособленных к местным условиям линий использовались особи из отдаленных областей. Компенсация факторов в местном или сезонном градиенте также может сопровождаться появлением генетических рас, но часто осуществляется за счет физиологической адаптации органов или сдвигов взаимоотношений «фермент—субстрат» на клеточном уровне. Сомеро (1969), например, указывает, что кратковременная температурная компенсация основана на обратной зависимости сродства фермента к субстрату от температуры, а длительная эволюционная адаптация скорее изменяет само это сродство. У животных, особенно у крупных, с хорошо развитой локомоторной способностью, компенсация факторов возможна благодаря адаптивному поведению — они избегают крайностей местного градиента условий. Примеры такой поведенческой регуляции, которая может быть не менее эффективна, чем внутренняя, физиологическая, приведены в гл. 8, разд. 8.

На уровне сообщества компенсация факторов чаще всего осуществляется сменой видов по градиенту условий. Много примеров такой смены дано во второй части книги; здесь же мы приведем лишь один из них. В зоопланктоне прибрежных вод часто доминируют веслоногие рачки рода *Acartia*. Как правило, виды, присутствующие зимой, летом заменяются другими, более приспособленными к теплой воде (Хеджпет, 1966).

Фиг. 44 иллюстрирует два примера температурной компенсации — один на уровне вида, другой на уровне сообщества. Как показано на фиг. 44, *А*, медуза, живущая в северных районах, может активно плавать при таких низких температурах, которые полностью подавили бы особей из южных популяций. Обе популяции адаптированы к плаванию примерно с одной скоростью и обе в значительной степени способны сохранять эту скорость при изменении температуры в своих местообита-



Фиг. 44. Температурная компенсация на уровне вида и сообщества.

А. Влнянне температуры на плавательную актнвность у северных (Галифакс, *I*) н южных (Тортугас, *II*) особей одного внда медузы (*Aurelia aurita*). Температуры в местах обитания были 14 и 29 °С соответственно. Заметим, что каждая популяция акклиматизнрована к плаванию с максимальной скоростью при температуре своего местообитания. Форма, адаптнрованная к низким температурам, отлнчается наиболее выраженной зависимостью от температуры (из Баллока, 1955, по Майеру). *Б.* Влияние температуры на дыхание сбалансированного лабораторного микрокосма (*I*) и одного вида, входящего в состав этого мнкрокосма, — *Daphnia* (*II*). Относительное изменение дыхания (продукцнн CO_2) отложено на графике по отношенню к этому же показателю при 23° — температуре, к которой микрокосм был адаптнроваи (по Бейерсу, 1962).

ниях. На фиг. 44, *Б* видно, что интенсивность дыхания всего сообщества в сбалансированном микрокосме в меньшей степени зависит от температуры, чем интенсивность дыхания одного вида (*Daphnia*). Виды сообщества обладают разными оптимумами и температурными требованиями. У них развиваются противоположно направленные адаптации и различные акклимации, что позволяет сообществу в целом компенсировать резкие колебания температуры. В показанном здесь случае (фиг. 44, *Б*) изменения температуры на 8—10° от той, к которой данный микрокосм был акклиматизирован, вызывают лишь слабое снижение интенсивности дыхания, незначительное по сравнению с изменением дыхания *Daphnia* (более чем вдвое).

Итак, *кривые зависимости метаболизма от температуры для экосистем в целом более пологи, чем для отдельных видов;* это, конечно, еще один пример гомеостаза на уровне сообщества.

Обзоры работ, касающихся физиологических основ компенсации факторов, опубликовали Баллок (1955), Фрай (1958) и Проссер (1967).

3. ОБОБЩЕННАЯ КОНЦЕПЦИЯ ЛИМИТИРУЮЩИХ ФАКТОРОВ

Определения

Само присутствие и процветание организма или группы организмов в данном местообитании зависят от целого комплекса условий. Всякое условие, которое приближается к пределам толерантности или выходит за эти пределы, называется лимитирующим условием или лимитирующим фактором.

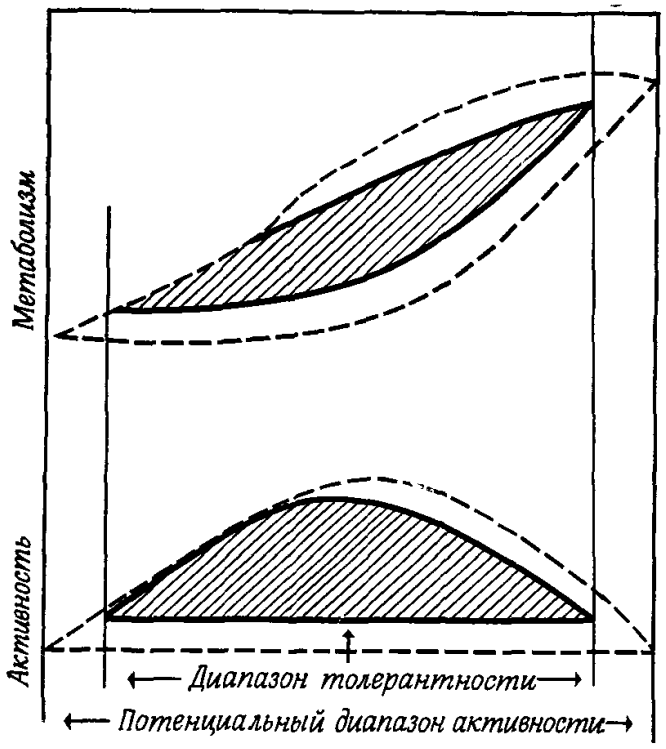
Объяснения

Объединив идею минимума и концепцию пределов толерантности, мы получим более общую и полезную концепцию лимитирующих факторов. Итак, в природе организмы зависят от: 1) содержания необходимых веществ и состояния критических физических факторов, а также 2) от диапазона толерантности самих организмов к этим и другим компонентам среды.

Главная ценность концепции лимитирующих факторов состоит в том, что она дает экологу отправную точку при исследовании сложных ситуаций. Взаимоотношения между организмами и средой могут быть очень сложными, но, к счастью, не все возможные факторы среды одинаково важны в каждой данной ситуации или для данного организма. Веревка, на которой природа «ведет» организм, в некоторых местах «тоньше», чем в других; эколог обычно может выделить эти «тонкие» места и начать с изучения тех условий среды, которые с наибольшей вероятностью могут оказаться критическими, или «лимитирующими». Если для организма характерен широкий диапазон толерантности к фактору, который отличается относительным постоянством и присутствует в среде в умеренных количествах, вряд ли такой фактор может оказаться лимитирующим. И, наоборот, если известно, что тот или иной организм обладает узким диапазоном толерантности к какому-то изменчивому фактору, то именно этот фактор и заслуживает изучения как лимитирующий. Так, кислород, который содержится в атмосфере в большом количестве и легко доступен для наземных организмов, редко служит для них лимитирующим фактором (исключение составляют лишь паразиты, почвенные животные и обитатели высокогорных районов). В воде же кислорода сравнительно мало и его содержание колеблется; для водных организмов, особенно животных, он часто является важным лимитирующим фактором. Поэтому эколог-гидробиолог должен систематически измерять содержание кислорода, особенно изучая незнакомые экосистемы. Экологу, изучающему наземные системы, не приходится прибегать к таким измерениям, хотя кислород так же необходим наземным животным, как и водным.

Главное внимание следует уделять тем факторам, которые «функционально важны» для организма на основных этапах его жизненного цикла. Начинающий эколог должен понять, что цель анализа среды не в том, чтобы составить длинный некритический перечень возможных «факторов»; его задача гораздо важнее: обнаружить средствами наблюдения, анализа и эксперимента «функционально важные» факторы и выяснить, как эти факторы влияют на особей, популяции или сообщества. Пример модели, основанной на отборе нескольких функционально важных факторов, показан на фиг. 157.

На фиг. 45 представлена графическая модель, иллюстрирующая общий принцип лимитирующих факторов. Схема отчетливо показывает, что



Фиг. 45. Модель, обобщающая принципы лимитирующих факторов (Фрай, 1947).

Пунктиром показаны потенциальные верхний и нижний (основной) уровни метаболизма и потенциальный диапазон активности. Истинные диапазоны метаболизма и активности показаны сплошными линиями, ограничивающими заштрихованные области, что отражает уменьшенные пределы толерантности. Это уменьшение произошло из-за затрат на физиологическую регуляцию, повысивших минимальный (основной) обмен, и из-за дополнительных факторов среды, которые снижают верхний уровень метаболизма, особенно вблизи верхних пределов толерантности.

действительный диапазон толерантности в природе (сплошная линия) почти всегда уже потенциального диапазона активности (пунктир), найденного, например, путем учета в лаборатории кратковременных поведенческих реакций. Обычно добавочные факторы (упомянутые выше биологические взаимоотношения) и «метаболические» затраты на физиологическую регуляцию при экстремальных условиях сужают диапазон толерантности. Как показано на фиг. 45, в результате взаимодействий могут быть уменьшены и размах (горизонтальное измерение) и диапазон (вертикальное измерение) метаболической активности. Может также сместиться оптимум (в нашем случае влево). Итак, пределы толерантности рыбы к тепловому загрязнению не могут быть оценены простыми опытами по определению выживания в бассейне. Если рыбе придется тратить всю энергию метаболизма на физиологическую адаптацию, ей не хватит энергии на добывание пищи и на деятельность, связанную с размножением и сохранением вида в природе. При приближении к экстремальным условиям возрастает энергетическая «цена» адаптации. Любой способ уменьшения этой цены высвобождает энергию для роста, или размножения, или увеличения других видов активности (о концепции энергии как «субсидии» или как стресса см. гл. 3 и 16).

Примеры

Приведем несколько примеров, иллюстрирующих и важность концепции ограничивающих факторов, и ограниченность самой концепции.

1. Двигаясь по широким автострадам США от Миссисипи к отрогам Скалистых гор в штате Колорадо, видишь, как по мере продвижения к западу уменьшается количество осадков. Вода становится всеобщим лимитирующим фактором для растений, животных и человека. С уменьшением количества доступной воды деревья уступают место травянистым угодьям, так как количество воды падает ниже порога толерантности для леса. С дальнейшим ростом аридности высокие травы сменяются низкими (гл. 14, разд. 7). Так, годовое количество осадков, равное 400 мм, оказывается ниже уровня, необходимого для веничного бородача (*Andropogon scoparius*), но достаточно для грамовой травы (*Bouteloua gracilis*). Все же при некоторых особенностях почвы, благодаря которым повышается доступность воды растению, бородач местами способен жить и выдерживать конкуренцию даже при указанном количестве осадков (Рюбель, 1935).

2. Экосистемы, развивающиеся на необычных геологических образованиях, часто могут служить прекрасным объектом для анализа лимитирующих факторов, так как здесь может наблюдаться необычная редкость или обилие одного или нескольких важных химических элементов. Такая ситуация существует на серпентинитовых почвах, образовавшихся из магниево-железосиликатных пород, где мало главных биогенных элементов (Ca, P, N) и много магния, хрома и никеля, причем концентрация двух последних приближается к токсичной для организмов. Растительность таких почв имеет характерный угнетенный вид, резко контрастируя с растительностью на прилегающих обычных почвах, и в ней много эндемичных видов и экотипов (см. Труды симпозиума по этой теме, изданные Уиттэкером, 1954). Пытаясь выделить важные лимитирующие факторы, Тадрос (1957) экспериментировал с двумя видами кустарников рода *Emmeranthe;* один из них приурочен к серпентинитовым почвам на Западе США, другой никогда не встречался на таких почвах. Оказалось, что «несерпентинитовый» вид не может расти на серпентинитовых почвах, но «серпентинитовый» вид хорошо растет на нормальной садовой почве, если она сначала простерилизована; это показывает, что приуроченность к особым почвам связана с неспособностью вида к биотической конкуренции.

Сравнение функционирования экосистемы на серпентинитовых и обычных почвах проводится у Мак-Нафтона (1968) (см. также гл. 10, разд. 6). Роль почвенных факторов в развитии сообщества рассматривается в гл. 9, разд. 2 (фиг. 126 и 127).

3. Большая южная бухта в проливе Лонг-Айленд близ Нью-Йорка — наглядный пример того, как даже и полезный фактор, если он оказывается в избытке, может полностью изменить экосистему, в данном случае во вред человеку («слишком много хорошего», как известно, тоже плохо). Речь идет об эпизоде, который можно было бы назвать «Утки против устриц»; он хорошо документирован, и связь причины и следствия подтверждена опытами (Райтер, 1954). Создание больших утиных ферм вдоль рек, впадающих в залив, привело к сильному удобрению вод утиным пометом, из-за чего значительно увеличилась численность фитопланктона. Циркуляция воды в заливе незначительна, поэтому питательные вещества не вымываются в море, а накапливаются. Такое увеличение первичной продуктивности было бы полезным, если бы не тот факт, что органическая форма внесенных веществ и низкое отношение N/P в них вызвали полную смену типа продуцентов: обычный смешанный фитопланктон этих вод, состоящий из диатомовых и динофлагеллят, оказался почти полностью замещенным мелкими, малоизученными зелеными жгутиковыми, относящимися к родам *Nannochloris* и *Stichococcus* (самый обильный вид оказался новым для специалистов по морской ботанике). Знаменитые «голубые» устрицы, годами процветавшие на рационе из обычного фитоплактона и бывшие предметом выгодного водного хозяйства, не смогли использовать в пищу пришельцев и постепенно исчезли; находили погибших от голода устриц, кишечник которых был забит непереваренными зелеными жгутиковыми. Исчезли и другие моллюски. Попытки восстановить их популяции путем завоза из других районов не увенчались успехом. Эксперименты с культурами показали, что указанные зеленые жгутиковые хорошо растут в присутствии азота в форме мочевины, мочевой кислоты и аммиака, а диатомовая водоросль *Nitzschia,* «обычный» фитопланктер, требует неорганического азота (нитрата). Стало ясно, что эти жгутиковые могут вызвать «короткое замыкание» в круговороте азота, так как им не нужно ждать, пока органическое вещество восстановится до нитрата (см. гл. 4, разд. 7, фиг. 42). Этот случай — хороший пример того, как специализированный

вид, редкий в обычных местообитаниях, в которых условия постоянно изменяются, «берет верх», когда устанавливаются необычные условия.

Как хорошо известно биологам (см. гл. 19), виды, обычные в тех местах, в которых отсутствуют загрязнения, часто бывает трудно разводить в лаборатории, в условиях постоянной температуры и обогащенной питательной среды, так как эти виды адаптированы к противоположным условиям — низкому содержанию питательных веществ и колебаниям внешних факторов. Напротив, «сорные» виды, которые в природе редки или лишь преходящи, легко переводятся в культуру, так как они стенотрофны и хорошо растут в обогащенных (т. е. «загрязненных») средах. Хороший пример такого сорного вида — *Chlorella,* водоросль, которая усиленно предлагается для использования в космических полетах и для разрешения мировой продовольственной проблемы (см. гл. 20, разд. 1).

4. Примером эвригалинного организма, который в природе не живет в водах с оптимальной для его роста соленостью, может служить *Cordylophora caspa.* Кинне (1956) детально изучил этот вид морского гидроида в лабораторных условиях контролируемой солености и температуры. Он обнаружил, что соленость в 16‰ лучше всего способствует росту, но в природе организм всегда встречается не при такой, а при гораздо меньшей солености; причина этого до сих пор неясна.

Здесь уместно сказать несколько слов о том, как важно сочетать полевые наблюдения и анализ с лабораторными экспериментами, ценность которых особенно явствует из последних трех примеров. Так, в исследовании серпентинитовых почв, некоторые возможные лимитирующие факторы были открыты при детальном полевом анализе, но экспериментальная работа выявила дополнительные факты, которые нельзя было обнаружить при простых наблюдениях в поле. В примере с утками и устрицами лабораторные опыты подтвердили то, что было найдено при полевом исследовании; получить такое подтверждение без опытов было бы невозможно. В случае с гидроидами экспериментальный подход позволил выявить степень толерантности, которую нельзя было установить на основании полевых наблюдений. В этом случае ясно, что для понимания ситуации в природе после наблюдений в поле необходимо провести лабораторные опыты. В самом деле, взаимоотношения в природе вряд ли могут быть поняты на основании одних лишь наблюдений или одних экспериментов — у каждого из этих подходов свои ограничения.

К сожалению, в последние 40 лет в обучении биологов наблюдался отрыв лабораторной работы от работы в поле; одних биологов обучали в основном лабораторному подходу, из-за чего у них возникло пренебрежительное отношение к полевым исследованиям, другие получали столь же одностороннее образование, изучая лишь полевые методы. Без сомнения, современная экология потому так процветает сейчас, что она ломает этот искусственный барьер и создает основу для контактов между биохимиками и физиками, с одной стороны, и лесоводами, полеводами и т. д. — с другой.

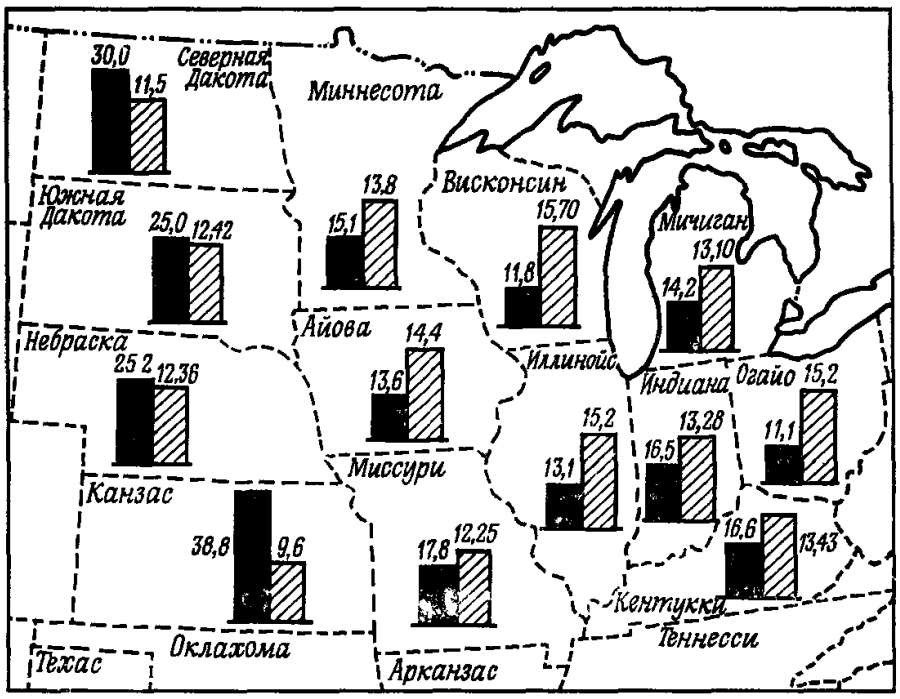
Изучение нескольких ситуаций, в которых факторы среды варьируют вдоль градиента, — хороший способ выделить настоящие лимитирующие факторы (гл. 6, разд. 3 и 5). Поверхностные наблюдения, сделанные в условиях одной конкретной ситуации, могут легко ввести в заблуждение или привести к преждевременным выводам. Охотники, рыболовы, натуралисты-любители и вообще те, кто интересуется природой, часто оказываются внимательными наблюдателями, но склонны делать слишком поспешные выводы о лимитирующих факторах. Так, охотник, видя, как скопá ловит рыбу, а сокол бьет куропаток, делает вывод, что

главный лимитирующий фактор для популяций рыбы и куропаток — хищники. Но после внимательного изучения ситуации, как правило, на первый план выдвигаются другие, более «глубинные» и менее заметные влияния. К сожалению, много времени и денег тратится на сокращение численности хищников, а настоящие лимитирующие факторы так и остаются невыясненными и численность животных, охраняемых от хищников, не увеличивается.

5. Часто хорошим способом выявления лимитирующих факторов служит изучение распределения и поведения организмов на периферии их ареала. Если согласиться с утверждением Андреварты и Бирча (1954), что распределение и обилие контролируются одними факторами, то изучение периферии ареала должно быть вдвойне полезным. Однако многие экологи считают, что численность в центре ареала и распределение на его периферии могут управляться совершенно разными факторами, тем более что, как обнаружено генетиками, особи периферических популяций могут отличаться от особей центральных популяций на уровне генотипа (Карсон, 1958). Во всяком случае, биогеографический подход приобретает особенно важное значение, если один или несколько факторов среды внезапно или существенно изменяются, как бы создавая в природе экспериментальные условия. Такой «эксперимент» часто предоставляет лучшие возможности для исследования, чем эксперимент в лаборатории, так как все факторы, кроме изучаемого, продолжают меняться обычным образом, а не поддерживаются искусственно на одном уровне. За последние 50—100 лет отмечено расширение ареалов размножения некоторых птиц. Это еще один природный эксперимент, который помогает выявить лимитирующие факторы. Например, когда ареал таких певчих птиц, как странствующий дрозд *Turdus migratorius,* американский певчий воробей *Melospiza melodia* и крапивник домовый *Troglodites aedon,* расширился к югу, то анализ показал, что причиной было вызванное человеком изменение растительности и, следовательно, температура (или другой климатический фактор) перестала служить лимитирующим фактором при установлении южной границы прежнего ареала (Одум и Берлей, 1946; Одум и Джонстон, 1951). В большинстве случаев занятие новой территории заметно отстает по времени от наступления обширных изменений факторов, так как для увеличения популяции требуется время. Но раз начавшееся вторжение может стать очень быстрым, почти взрывным (Элтон, 1958). Исследования местообитаний с крайними условиями, например в Антарктиде или в горячих источниках, позволят не только выявить пределы физиологической адаптации, но и найти, какую роль организация сообщества может играть в снижении толерантности к физическим факторам. Например, личинки некоторых мух из горячих источников, не очень хорошо адаптированные к высоким температурам, живут в более прохладном микроклимате, создаваемом слоем толерантных водорослей (гл. 11, разд. 3).

Количественное выражение лимитирующих факторов

Утвердиться в науке и оказаться полезным на практике может лишь тот принцип, который поддается не только качественному, но и количественному анализу. Клейгс (1942) разработал простой метод определения оптимальных районов выращивания сельскохозяйственных культур. В этом методе учитывается не только средний урожай за несколько лет, но и коэффициенты вариации урожаев. Район с самым высоким средним урожаем и самым низким коэффициентом вариации (т. е. такой, в котором неурожаи редки) и является оптимальным. Как показано на фиг. 46, Висконсин и Огайо выделены с помощью этого метода как опти-



Фиг. 46. Метод определения оптимальных районов возделывания сельскохозяйственных культур путем сравнения средних урожаев и изменчивости урожаев из года в год.

Заштрихованные столбики — средние урожаи (в центнерах на 1 га), черные столбики — коэффициенты варнации урожаев ячменя в штатах бассейна верхней Миссисипи (Клейгс, 1942)

мальные районы для выращивания ячменя. Далее на запад его урожаи высоки, но из-за значительных изменений годового количества осадков там гораздо выше коэффициент вариации урожая.

Уже со времени Либиха наиболее распространенным способом определения лимитирующих факторов стали так называемые «эксперименты с искусственным обогащением». В эту широкую категорию входят и совершенно неколичественные опыты начального периода агрономии, когда методом «проб и ошибок» подбирались удобрения, и незапланированная культурная эвтрофикация, о которой мы уже говорили, и более продуманные опыты. Как было указано в разд. 1 этой главы, недостаток любого эксперимента по обогащению в том, что он создает временное переходное (нестационарное) состояние, а этим затрудняется интерпретация результатов. Тем не менее если мы достаточно хорошо изучили исходное состояние данной экосистемы и если учитываются добавочные факторы, то этот подход может быть полезным и количественным. В качестве примера приведем эксперименты Менцеля и Райтера (1961) и Менцеля, Халберта и Райтера (1963). Исследователи поставили себе целью найти, какие питательные вещества ограничивают продуктивность фитопланктона в Саргассовом море, которое называют иногда «морской пустыней». Эксперименты показали большое значение временно́го фактора. Опыты, длившиеся 1 ч, 24 ч и несколько дней, давали часто разные результаты, так как в длительных экспериментах видовой состав сообщества иногда меняется, реагируя на обогащение. Был сделан вывод, что длительность таких опытов не должна значительно превышать время генерации организмов. Вместе с тем результаты слишком кратковременных экспериментов также могут вводить в заблуждение. Например, обогащение железом вызывает у фитопланктона в первые 24 ч повышение усвоения углерода, но чтобы поддерживать такую повышенную продуктивность в течение нескольких дней, оказалось необходимым вносить также азот и фосфор. По мнению Менцеля и его сотрудников,

основная ценность экспериментов по обогащению состоит в том, что они позволяют определить, какие популяции могли бы стать более продуктивными, если бы в воде было больше питательных веществ.

Как уже отмечалось в этой главе, в высшей степени желательно проводить эксперименты в поле (описанные выше опыты проводились на борту океанографического судна). Голдмен (1962) описал метод изучения питательных лимитирующих факторов in situ в столбе воды, изолированном полиэтиленовой пленкой. О важности такого рода полевых экспериментальных камер уже говорилось в гл. 2.

4. УСЛОВИЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ КАК РЕГУЛИРУЮЩИЕ ФАКТОРЫ

Определение

На суше экологически важными факторами среды являются свет, температура и вода (осадки); в море «большая тройка» — свет, температура и соленость. В любой среде большое значение имеют химическая природа и скорость оборота основных минеральных питательных веществ. Все эти физические условия существования могут быть не только лимитирующими, но и регулирующими факторами, влияющими благотворно. Адаптированные организмы так реагируют на эти факторы, что обеспечивается наиболее устойчивый в данных условиях гомеостаз всего сообщества.

Объяснения и примеры

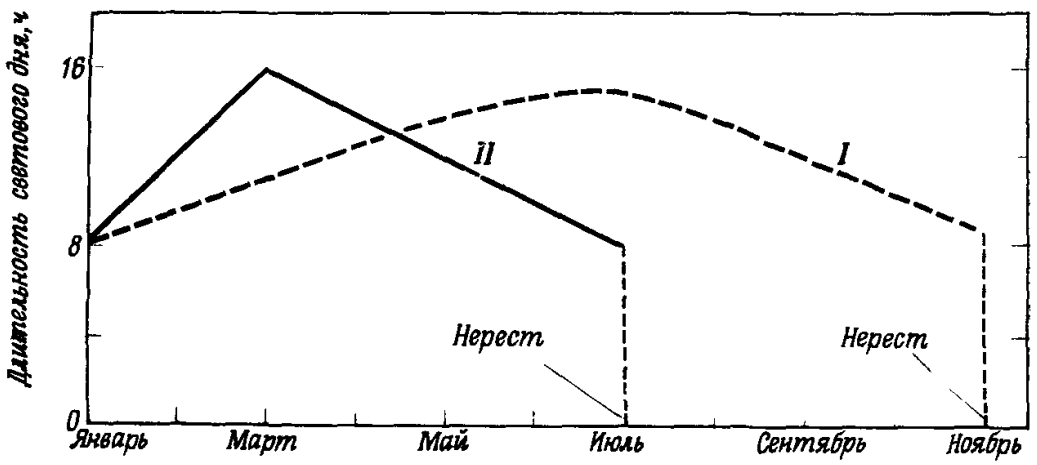
Организмы не только приспосабливаются к физическим факторам среды в том смысле, что терпят их, но и «используют» естественную периодичность изменений среды для распределения своих функций во времени и «программирования» своих жизненных циклов таким образом, чтобы использовать самые благоприятные условия. Учитывая взаимодействия между организмами и взаимный естественный отбор (сопряженная эволюция, см. гл. 9, разд. 4), все сообщество становится запрограммированным для реакции на сезонные и другие ритмы. В биологической литературе можно найти множество примеров адаптивных реакций. Обычно они собраны по систематическому принципу (Эванс, 1963) или по местообитаниям (Лент, 1969). Здесь мы не можем подробно рассматривать регуляторные адаптации, но приведем два примера, чтобы выделить моменты, особо интересные с экологической точки зрения.

Один из самых надежных сигналов, по которым организмы умеренной зоны упорядочивают во времени свою активность, это длина дня, или *фотопериод*. В отличие от большинства других сезонных факторов длина дня в данное время года в данном месте всегда одинакова. Амплитуда ее сезонных изменений возрастает с географической широтой, что позволяет организмам учитывать не только время года, но и широту местности. В Виннипеге (Канада) максимальный фотопериод — 16,5 ч (июнь), а минимальный — 8 ч (конец декабря). В Майами (Флорида, США) размах колебаний всего от 13,5 до 10,5 ч. Показано, что фотопериод представляет собой некое «реле времени», или пусковой механизм, включающий последовательность физиологических процессов, приводящих к росту и цветению многих растений, линьке и накоплению жира, миграции и размножению у птиц и млекопитающих и к наступлению диапаузы (стадии покоя) у насекомых. Фотопериодичность связана с широко известным механизмом *биологических часов,* образуя легко

приспособляемый механизм регулирования функций во времени. В гл. 8, разд. 6 рассмотрены две противоположные теории о механизме этой связи. Длина дня действует через чувствительные рецепторы, такие, как глаза у животных или специальный пигмент в листьях растений, а рецептор в свою очередь активирует одну или несколько цепей гормонов или ферментов, вызывающих физиологическую или поведенческую реакцию. Еще не известно точно, какой компонент этой последовательности измеряет время. Хотя высшие растения и животные резко различаются морфологически, связь с фотопериодичностью среды у них весьма сходна.

Некоторые высшие растения цветут при увеличении длины дня, их называют растениями длинного дня, другие зацветают при сокращении дня (когда он продолжается менее 12 ч) и называются растениями короткого дня. Животные также могут реагировать на длину дня. У многих (но далеко не у всех) организмов, чувствительных к фотопериоду, настройку биологических часов можно изменить экспериментальным изменением фотопериода. Как видно на фиг. 47, искусственно изменив световой режим, можно вызвать нерест гольца на 4 мес раньше, чем в природе. Цветоводам часто удается вызывать внесезонное цветение растений, изменяя фотопериод. Перелетные птицы в течение нескольких месяцев после осеннего перелета нечувствительны к фотопериоду. Видимо, короткие осенние дни необходимы для того, чтобы «перевести» биологические часы и подготовить эндокринную систему к реакции на длинные дни. Если после конца декабря искусственно увеличить длину дня, это вызовет последовательность явлений, обычно происходящих весной, — линьку, накопление жира, перелетное беспокойство и увеличение гонад. Физиология этой реакции у птиц сейчас довольно хорошо изучена (см. обзоры Фарнера, 1964, 1965а), но неясно, наступает ли осенняя миграция непосредственно под влиянием короткого дня или же здесь играют роль биологические часы, «заведенные» длинным весенним фотопериодом.

Любопытно, что у некоторых насекомых на фотопериодизме основан своего рода контроль рождаемости. Длинные дни в конце весны и в начале лета вызывают в мозге (точнее, в ганглии нервной цепочки) образование нейрогормона, под влиянием которого возникают диапаузные, или покоящиеся, яйца, дающие личинок только следующей весной, несмотря на большое количество доступной пищи, благоприятные темпера-



Фиг. 47. Управление сроками размножения гольца путем изменении фотопериода (из Хэзарда и Эддн, 1950).

Голец обычно размножается осенью (*I*), но искусственное увеличение дня весной и уменьшение его затем летом как бы симулирует осенние условия, вызывая нерест в июле (*II*).

турные и другие условия (Бек, 1960). Таким образом, рост популяции сдерживается еще до того, как исчезнут запасы пищи, а не после этого.

Было показано, что количество подземных азотфиксирующих клубеньков у бобовых (гл. 4, разд. 1, фиг. 36) регулируется фотопериодом, действующим через листья растения. Азотфиксирующие бактерии в клубеньках нуждаются в энергии пищи для своего функционирования, а пища производится листьями растения. Чем больше света и хлорофилла, тем больше пищи могут получить бактерии; таким образом, фотопериод способствует максимальной координации между активностью растения и его партнера — микроорганизма.

В отличие от длины дня количество осадков в пустыне совершенно непредсказуемо, тем не менее однолетние растения, обычно составляющие большую часть флоры пустынь (гл. 14, разд. 7), используют этот фактор в качестве регулятора. Семена многих таких видов содержат ингибитор прорастания; этот ингибитор должен быть вымыт каким-то минимальным количеством осадков (например, сантиметр или больше), которого будет достаточно для завершения жизненного цикла от семени до семени. При помещении таких семян в теплицу во влажную почву они не прорастают, однако после орошения искусственным «дождем» нужной силы быстро начинают прорастать (Вент, 1955). Оставаясь в почве, семена могут сохранять жизнеспособность в течение многих лет, как бы «ожидая» подходящего дождя; вот почему вскоре после сильного дождя пустыня буквально расцветает.

Обзоры, посвященные фотопериодизму, опубликовали Эванс, 1963; Солсбери, 1963, и Сирл, 1965 (у растений), и Уитрау, 1959 (у животных).

5. КРАТКИЙ ОБЗОР ЛИМИТИРУЮЩИХ ФИЗИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

Как уже неоднократно подчеркивалось, в своем широком варианте концепция лимитирующих факторов не ограничивается физическими факторами, поскольку биологические взаимоотношения («взаимодействия», или «биологические факторы», среды) не менее важны как регуляторы распределения и численности организмов в природе. Однако биологические факторы удобнее будет рассмотреть в последующих главах, трактующих о популяциях и сообществах; здесь же мы рассмотрим физические и химические аспекты среды. Чтобы изложить все известное по этому вопросу, потребовалась бы целая книга, а это не входит в задачу нашего обзора экологических принципов. Кроме того, рассмотрение подробностей отвлекло бы нас от основной цели — получить общую картину предмета экологии. Поэтому мы лишь кратко перечислим основные моменты, заслуживающие изучения с точки зрения экологов.

1. Температура. Диапазон существующих во вселенной температур равен тысячам градусов, и по сравнению с ним пределы, в которых может существовать известная нам жизнь, очень узки — примерно 300 °С, от —200° до +100 °С. На самом же деле большинство видов и большая часть активности приурочены к еще более узкому диапазону температур. Некоторые организмы, особенно в стадии покоя, могут существовать, по крайней мере некоторое время, при очень низких температурах; отдельные виды микроорганизмов, главным образом бактерий и водорослей, способны жить и размножаться в горячих источниках при температуре, близкой к точке кипения (см. гл. 11, разд. 9). Как правило, верхние предельные значения фактора оказываются более критическими, чем нижние, хотя многие организмы, видимо, вблизи верхних пределов диапазона

толерантности функционируют более эффективно. Диапазон колебаний температуры в воде обычно меньше, чем на суше, и диапазон толерантности к температуре у водных организмов обычно у́же, чем у соответствующих наземных животных. Таким образом, температура представляет собой важный и очень часто лимитирующий фактор. Температурные, световые, приливно-отливные ритмы и ритмы изменения влажности в значительной степени контролируют сезонную и суточную активность растений и животных. Температура часто создает зональность и стратификацию как в воде, так и в сухопутных местообитаниях (подробно об этом будет сказано во второй части книги). Кроме того, температура относится к тем факторам среды, которые легко поддаются измерению. Ртутный термометр, один из первых и наиболее распространенных точных научных приборов, недавно вытеснен электронными датчиками, такими, как платиновые термометры сопротивления, термопары (спай двух разных металлов) и термисторы (резисторы из окислов металлов), с сопротивлением, сильно зависящим от температуры, которые позволяют не только производить измерения в труднодоступных местах, но и вести постоянную автоматическую регистрацию измерений. Кроме того, успехи в технике телеметрии позволяют передавать по радио данные о температуре тела, например ящерицы, сидящей глубоко в своей норе, или перелетной птицы, находящейся высоко в воздухе (см. гл. 18).

Степень изменчивости температуры крайне важна для экологии. Температура, колеблющаяся от 10 до 20 °С со средней 15°, не обязательно действует на организмы так же, как постоянная температура 15 °С. Обнаружено, что *организмы, которые обычно в природе подвергаются воздействию переменных температур* (что имеет место в большинстве умеренных районов), как правило, хуже переносят постоянную температуру. Так, в своем первом исследовании в данной области Шелфорд (1929) обнаружил, что яйца и личинки или куколки яблонной плодожорки в условиях колеблющейся температуры развиваются на 7 или 8% быстрее, чем при постоянной температуре, равной средней температуре в опыте. В другом эксперименте (Паркер, 1930) с помощью переменной температуры удалось ускорить развитие яиц кузнечика в среднем на 38,6%, а нимф — на 12% по сравнению с развитием при близкой постоянной температуре.

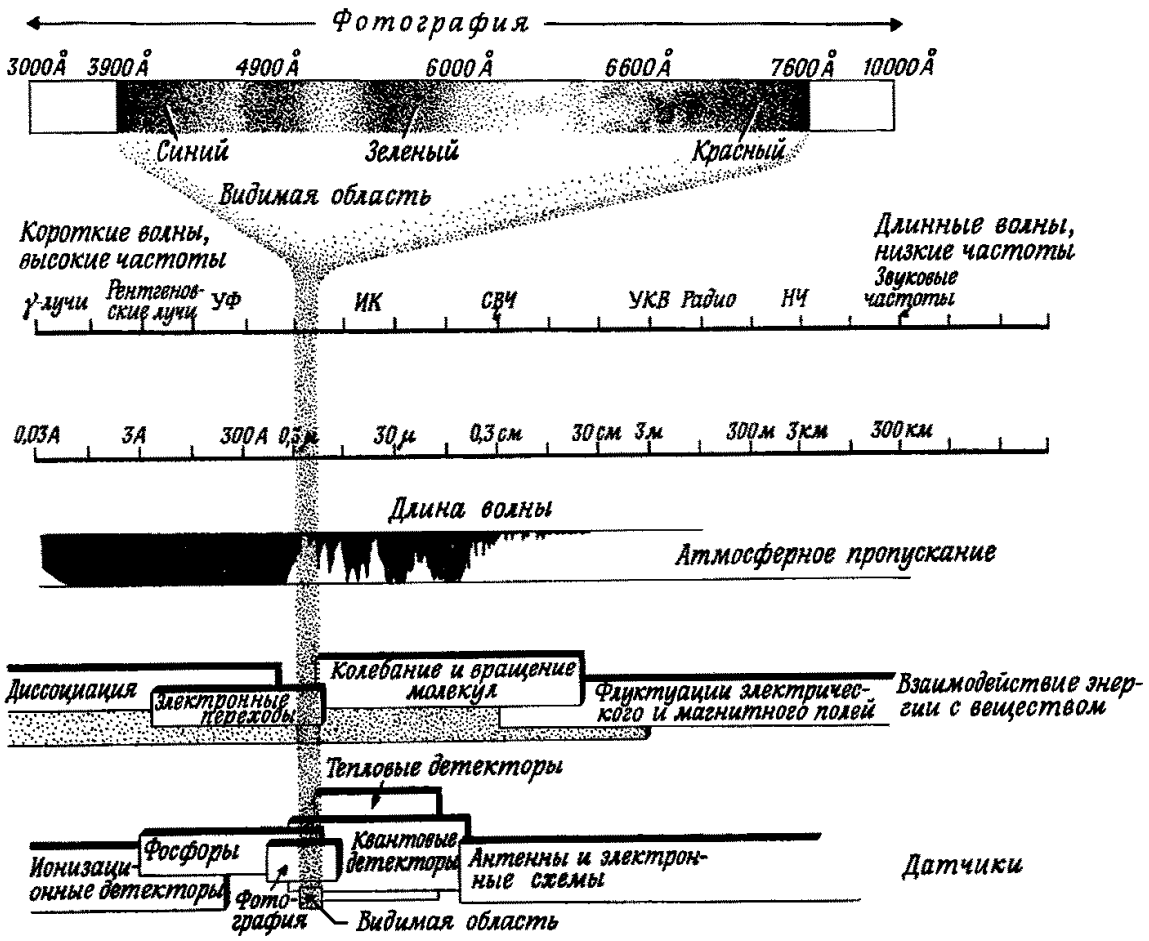
Не ясно, связан ли этот ускоряющий эффект с самими колебаниями температуры или с усиленным ростом вследствие временного повышения температуры. Во всяком случае, стимулирующий эффект переменных температур, по крайней мере в умеренной зоне, можно считать четко установленным, и это необходимо подчеркнуть, поскольку лабораторные эксперименты проводятся обычно при постоянной температуре.

Так как организмы чувствительны к изменениям температуры и так как температуру легко измерять, ее роль как лимитирующего фактора иногда переоценивают. Подобных выводов надо остерегаться; иногда другие, не измеренные факторы могут быть важнее. О распространенной способности растений, животных и особенно сообществ компенсировать температуру или акклимироваться к ней упоминалось выше. Начинающему экологу можно посоветовать следующее: при изучении конкретного организма или проблемы непременно учитывайте температуру, но не останавливайтесь на этом.

2. Излучение: свет. Пирс (1939) удачно заметил, что в отношении света организмы стоят перед дилеммой: с одной стороны, прямое воздействие света на протоплазму смертельно для организма, с другой — свет служит первичным источником энергии, без которого невозможна жизнь. Поэтому многие морфологические и поведенческие характеристики организмов связаны с разрешением этой проблемы. В самом деле, эволюция

биосферы в целом была направлена главным образом на «укрощение» поступающей солнечной радиации, использование ее полезных составляющих и ослабление вредных или защиту от них (подробнее об этом — в гл. 9). Таким образом, свет не только жизненный фактор, но и лимитирующий, причем и на максимальном, и на минимальном уровнях. Для экологов это самый интересный фактор.

Общая характеристика излучения, воздействующая на организмы, а также главенствующая роль солнечного излучения в энергетике экосистем были описаны в гл. 3. Поэтому здесь мы рассмотрим свет лишь как лимитирующий и регулирующий фактор. Излучение представляет собой электромагнитные волны самой различной длины. Как показано на фиг. 48, два диапазона длин волн легко проходят через атмосферу Земли. Это видимый свет и соседние с ним области, а также радиоволны длиной более 1 см. Неизвестно, имеют ли экологическое значение длинные радиоволны, хотя, по мнению некоторых исследователей, эти волны оказывают благоприятное влияние на перелетных птиц и другие организмы. Как показано на фиг. 14, солнечное излучение, проходящее через верхнюю атмосферу и достигающее земной поверхности, состоит из электромагнитных волн длиной примерно от 0,3 до 10 мкм; это соответствует 300—10 000 нм или 3000—100 000 Å. Видимая, т. е. воспринимаемая человеческим глазом, часть спектра охватывает диапазон волн 390—760 нм (фиг. 48). На фиг. 48 отмечено также взаимодействие излучения с веществом для различных диапазонов и виды датчиков для выявления и измерения этого излучения (подробности см. в гл. 18). Роль ультрафиолетового (с длинами волн менее 390 нм) и инфракрасного



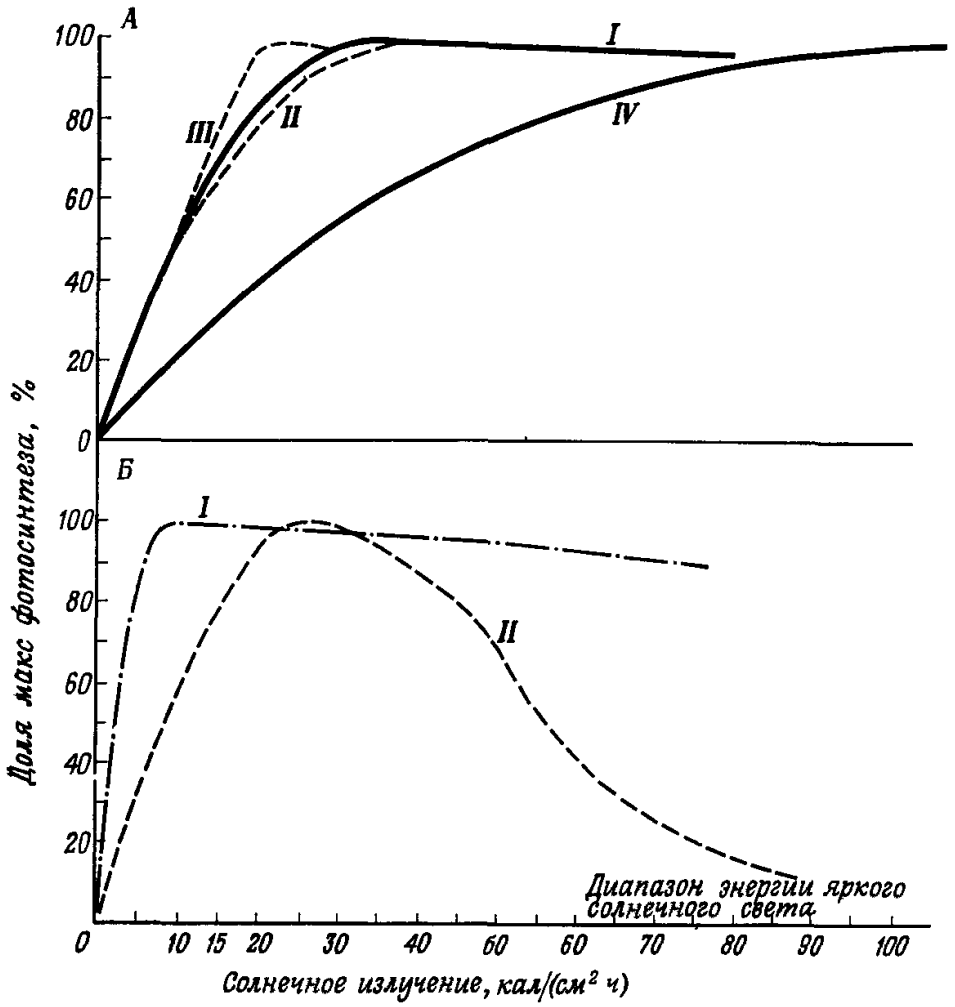
Фиг. 48. Электромагнитный спектр и его видимая область (из Колуэлла и др., 1963)
Показаны атмосферное пропускание, энергетические процессы, связанные с поглощением и испусканием электромагнитных волн, и методы обнаружения волн разной длины

(длины волн больше 760 нм) излучения была рассмотрена в гл. 3. Роль высокоэнергетических, очень коротковолновых γ-лучей и других типов ионизирующего излучения как экологического лимитирующего фактора в наш атомный век связана со многими сложными и специальными соображениями, которые будут рассмотрены в гл. 17.

Для экологии важны качественные признаки света (длина волны или цвет), интенсивность (действующая энергия в калориях или фут-канделах) и продолжительность воздействия (длина дня). Известно, что и животные, и растения реагируют на изменения длины волны света. Цветовое зрение распространено в разных таксономических группах животных «пятнисто»; оно, по-видимому, хорошо развито у некоторых видов членистоногих, рыб, птиц и млекопитающих, но у других видов тех же групп оно может отсутствовать (например, из млекопитающих цветовое зрение хорошо развито только у приматов). Интенсивность фотосинтеза несколько варьирует с изменением длины волны света. В наземных экосистемах качественные характеристики солнечного света не настолько изменчивы, чтобы это сильно влияло на интенсивность фотосинтеза, но при прохождении света через воду красная и синяя части спектра отфильтровываются и получающийся зеленоватый свет слабо поглощается хлорофиллом. Однако красные водоросли имеют дополнительные пигменты (фикоэритрины), позволяющие им использовать эту энергию и жить на большей глубине, чем смогли бы зеленые водоросли (см. гл. 12, разд. 5).

Как показано в гл. 3, интенсивность света (т. е. поступление энергии), падающего на автотрофный ярус, управляет всей экосистемой, влияя на первичную продуктивность. И у наземных и водных растений фотосинтез связан с интенсивностью света линейной зависимостью до оптимального уровня светового насыщения, за которым во многих случаях следует падение фотосинтеза при очень сильных интенсивностях света (Рабинович, 1951; Томас, 1955). На фиг. 49 показаны кривые зависимости фотосинтеза от интенсивности света у нескольких популяций и сообществ. Как и следовало ожидать, компенсация факторов затемняет картину, так как отдельные растения и целые сообщества приспосабливаются к разным интенсивностям света, становясь «адаптированными к тени» (т. е. достигают насыщения при низкой интенсивности) или «адаптированными к солнечному свету» (гл. 3, фиг. 18). Крайние значения светового насыщения показаны на фиг. 49. Диатомовые, живущие в песке пляжей или на илистой литорали, интересны тем, что максимальный фотосинтез достигается у них при интенсивности света менее 5% интенсивности прямого солнечного света и чистая продукция образуется при интенсивности света менее 1% полной (Тейлор, 1964). Однако при высокой интенсивности света продукция у этих диатомовых подавляется лишь незначительно. Морской фитопланктон также адаптирован к низкой интенсивности света; свет высокой интенсивности очень сильно его подавляет, и в результате максимум продукции в океане приходится обычно не на поверхностный слой, а на слой, лежащий несколько ниже. На другом полюсе — солнцелюбивые хлебные злаки, для которых световое насыщение достигается только при ярком солнечном свете (фиг. 49).

Не все согласны с тем, что нормальный яркий солнечный свет также может лимитировать развитие организмов. При высокой интенсивности света фотоокисление ферментов, видимо, ослабляет синтез, а активное дыхание ведет к расходованию продукта фотосинтеза. Особенно ослабляется синтез белка, так что при ярком освещении в продукте повышается процент углеводов. Именно поэтому в тропиках трудно получить высокие урожаи культур, богатых белком.



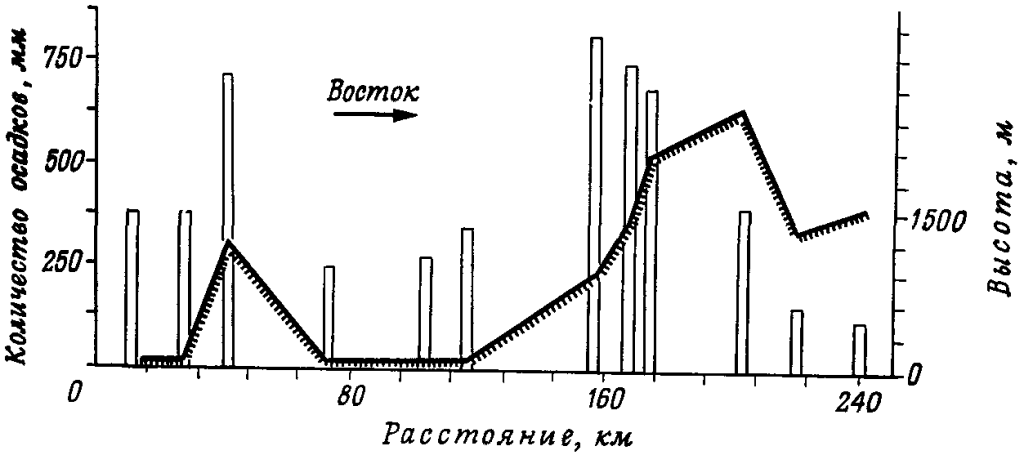
Фиг. 49. Зависимость фотосинтеза от световой энергии у разных растительных популяций.

Показан широкий диапазон реакций в отношении светового насыщения (т. е. той световой энергии, при которой интенсивность фотосинтеза максимальна). *А.* По данным Хескета и Бейкера (1967); *I* — деревья в лесу; *II* — листья, освещенные солнцем; *III* — затененные листья; *IV* — кукуруза. *Б* По данным Тейлора (1964) и Райтера (1956); *I* — литоральные диатомовые; *II* — морской фитопланктон.

Роль продолжительности освещения, или фотопериода, была рассмотрена выше (гл. 5, разд. 4).

3. Вода. Вода физиологически необходима для любой протоплазмы. С экологической точки зрения она служит лимитирующим фактором как в наземных местообитаниях, так и в водных, где ее количество подвержено сильным колебаниям, или там, где высокая соленость способствует потере организмом воды путем осмоса (фиг. 143). Количество осадков, влажность, иссушающие свойства воздуха и доступная площадь водного запаса — основные величины, измеряемые при изучении этого фактора. Рассмотрим кратко каждый из этих аспектов.

Количество осадков зависит в основном от путей и характера больших перемещений воздушных масс, или так называемых «погодных систем». Сравнительно простой пример показан на фиг. 50. Ветры, дующие с океана, оставляют большую часть своей влаги на обращенных к океану склонах, в результате за горами создается «дождевая тень», способствующая формированию пустыни; как правило, чем выше горы, тем сильнее иссушается воздух. Двигаясь в глубь суши, воздух аккумулирует некоторое количество влаги, и количество осадков опять несколько увеличивается. Итак, пустыни обычно расположены за высокими горными хребтами или вдоль тех берегов, где ветры дуют из обширных внутренних сухих районов, а не с океана, что наблюдается, например, на



Фиг. 50. Годовое количество осадков (вертикальные столбики) в зависимости от высоты местности (бахромчатая линия) по измерениям на ряде станций, тянущихся от Пало-Альто на тихоокеанское побережье к востоку через Береговые хребты и хребет Сьерра-Невада до Оазис-Рэнч в пустыне Невада (по Добенмайру, 1947).

Схема показывает· влнянне прнблнжения к западному краю Сьерра-Невады, зону максимальных осадков на ее западном склоне и дождевую тень за двумя горными хребтамн на контнненте

тихоокеанском побережье США (фиг. 50). Распределение осадков по временам года — крайне важный лимитирующий фактор для организмов. Условия, создающиеся в результате равномерного распределения осадков по временам года при общем их количестве 900 мм, совершенно иные, чем при выпадении того же количества осадков за один сезон. В последнем случае растениям и животным приходится переносить длительные периоды засухи. Как правило, неравномерное распределение осадков по временам года встречается в тропиках и субтропиках, где нередко хорошо выражены влажный и сухой сезоны. В тропиках этот сезонный ритм влажности регулирует сезонную активность организмов (особенно размножение) примерно таким же образом, как сезонный ритм температуры и света регулирует активность организмов умеренной зоны. В умеренных климатах осадки обычно распределены по сезонам более равномерно (хотя есть много исключений). В следующей небольшой таблице приблизительно указаны типы климаксных биотических сообществ (см. гл. 14, разд. 7), которых можно ожидать при разном годовом количестве осадков (в миллиметрах), равномерно распределенном по временам года, в умеренных широтах.

0 — 250	Пустыня
250 — 750	Степь, саванна[1] или редколесье
759 — 1250	Сухой лес
Более 1250	Влажный лес

В действительности тип биоты определяется не одним количеством осадков, но равновесием между осадками и потенциальной эвапотранспирацией (потерей воды сообществом через испарение, о чем подробнее рассказывается далее).

Влажность — это параметр, характеризующий содержание водяного пара в воздухе. *Абсолютная влажность* — количество водяного пара, содержащееся в воздухе и выраженное массой воды на единицу массы воздуха (например, в граммах на килограмм воздуха). Поскольку количество пара, удерживаемое воздухом (при насыщении), зависит от температуры и давления, введено понятие *относительной влажности* — это количество имеющегося в воздухе пара в сравнении с насыщающим ко-

[1] Саванна — степь с редкими деревьями или группами деревьев; это тнп сообщества, промежуточный между степью и лесом (см. фиг. 190). (У нас переходную полосу между лесной и степной зонами называют «лесостепью», а между тайгой и тундрой — «лесотундрой». — *Прим. ред.*)

личеством пара при данных условиях температуры и давления. Относительную влажность измеряют обычно прибором, который называется психрометром; сравнивают температуру на двух термометрах — с влажным и сухим шариком. Если оба термометра показывают одинаковую температуру, относительная влажность равна 100%; если «влажный» термометр показывает меньше, чем «сухой» (что обычно и бывает), относительная влажность менее 100%; точную величину получают из специальных справочных таблиц. Для измерения относительной влажности удобен также гигрограф, ведущий непрерывную запись. В этом приборе используется свойство человеческого волоса (особенно выраженное у длинных светлых волос) удлиняться и сокращаться в зависимости от относительной влажности. Прядь таких волос приводит в движение рычаг, записывающий влажность на вращающемся барабане. Как и при измерении температуры, здесь широко используются различные электрические датчики. Один из них основан на изменении электрического сопротивления пленки из хлористого лития при изменении относительной влажности. .Ведутся эксперименты с другими гигроскопичными веществами.

В общем в экологических исследованиях относительная влажность измеряется очень часто; правда, нередко взамен ее в качестве меры влажности пользуются обратной величиной дефицита давления пара (различие между парциальным давлением водяного пара при насыщении и действительно измеренным давлением пара), так как испарение обычно пропорционально дефициту давления пара, а не относительной влажности.

Поскольку в природе, как правило, существует суточный ритм влажности (она повышается ночью и снижается днем), а также колебания влажности по вертикали и горизонтали, она наряду со светом и температурой играет важную роль в регулировании активности организмов и их распространения. Как будет отмечено в следующем разделе, влажность особенно важна тем, что изменяет эффекты температуры.

Иссушающее действие воздуха — важный экологический фактор, особенно для наземных растений. Его определяют обычно с помощью эвапориметра (измеряя испарение со специальных пластин) или атмометра (измеряя испарение с поверхности пористой груши, наполненной водой). Животные часто сами регулируют свое поведение так, чтобы избежать дегидратации, переходя в защищенные места или перенося свою активность на ночное время (гл. 8, разд. 8); растениям же приходится оставаться на месте, принимая на себя все удары судьбы. Вода, поступающая в растения из почвы, почти полностью (97—99%) испаряется через листья — так называемая *транспирация*. Явление это, как упомянуто в гл 2, — уникальная черта энергетики наземных экосистем. Если вода и питательные элементы не являются лимитирующими, то рост наземных растений, как уже отмечалось, пропорционален общему поступлению энергии на поверхность Земли. Так как бóльшая часть энергии поступает в форме тепла и поскольку та ее доля, которая составляет скрытую теплоту транспирации, почти постоянна, рост пропорционален транспирации (Пенмен, 1956). Связь между эвапотранспирацией и первичной продуктивностью выражена соотношением, приведенным в гл 14, разд 6 Отношение роста (чистой продукции) к количеству транспирированной воды называется *эффективностью транспирации* и выражается обычно в граммах сухого вещества на 1000 г транспирированной воды. Для большинства видов сельскохозяйственных культур и целого ряда «диких» видов эффективность транспирации равна 2 и менее, т е. на каждый грамм произведенного сухого вещества тратится 500 г воды или более (Бриггс и Шанц, 1914; Норман, 1957). Засухо-

устойчивые культуры, такие, как сорго и просо, могут иметь эффективность, равную 4. Оказалось, что у растений пустыни эта эффективность лишь ненамного выше; их единственная в своем роде адаптация выражается не в способности расти без транспирации, а в способности прекращать рост в отсутствие воды (непустынные растения в этих условиях завяли бы и погибли). Высокая эффективность транспирации достигается у растений пустыни тем, что в сухой сезон они сбрасывают свои листья и подставляют солнцу только почки и стебли (Ланге и др., 1969), но, конечно, в таких условиях продуцируется мало биомассы (вспомним, что высокая эффективность использования света также связана с низким выходом; см. гл. 3, разд. 3). Надо подчеркнуть, что растения пустыни, как и все организмы, имеют и нижний и верхний пределы толерантности, причем у разных видов диапазоны толерантности различны. Если в аридной области сильно возрастает влажность (например, благодаря ирригации), то первичная продуктивность экосистемы в целом повышается, но бóльшая часть видов растений при этом гибнет и замещается другими видами, лучше адаптированными к высокой влажности. (Опять «слишком много хорошего»!)

Доступный запас поверхностной воды, конечно, зависит от количества атмосферных осадков в данном районе, но эти величины не всегда совпадают. Так, пользуясь подземными источниками, куда вода поступает из других районов, животные и растения могут получать больше воды, чем ее поступает с осадками. И наоборот, дождевая вода иногда сразу же становится недоступной для организмов. Уэллс (1928) назвал песчаные холмы Северной Каролины «пустынями под дождем», поскольку обильные в этом районе осадки так быстро просачиваются сквозь пористую почву, что в поверхностном слое остается очень мало воды, доступной для растений. Растения и мелкие животные таких областей напоминают флору и фауну более сухих районов. Другие почвы на западных равнинах США так хорошо удерживают воду, что урожай можно вырастить, даже если за весь вегетационный период не упадет ни единой капли дождя; растения при этом используют воду, накопленную за время зимних дождей.

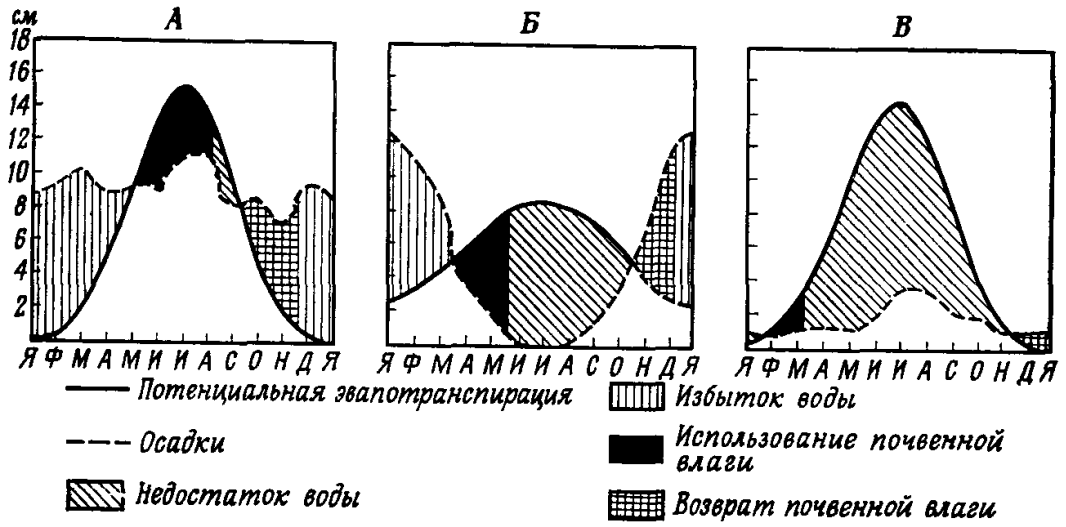
Круговорот воды подробно рассматривался в гл. 4, в которой шла речь о важной и все еще недостаточно хорошо понятой взаимосвязи между поверхностными и грунтовыми водами, а также между дождями и атмосферными и океанскими резервуарами воды. Экологи придерживаются единого мнения о том, что нам необходимо знать больше о водных запасах и научиться лучше ими управлять, прежде чем всерьез обсуждать возможности управления осадками. Взявшись управлять поверхностными водами и осадками, мы можем оказаться в неприятном положении. И без того чрезмерное удаление растительного покрова и порочная практика землепользования вызвали разрушение почвенной структуры и усиление эрозии, в результате чего сток во многих местах так возрос, что в областях с достаточным количеством осадков возникли местные пустыни. Правда, ирригационные сооружения помогли увеличить местные запасы воды. Однако, сколь бы полезны ни были эти сооружения, они никогда не заменят разумного земледелия и лесоводства, благодаря которым вода улавливается вблизи ее источников, чем достигается ее наиболее полное использование растениями, животными и человеком. Экологическая точка зрения, согласно которой вода представляет собой обращающийся в целой экосистеме неотъемлемый ее компонент, имеет чрезвычайно важное значение. Тот, кто думает, что все наши проблемы с наводнениями, эрозией почв и использованием воды можно разрешить лишь строительством больших плотин или других ирригационных сооружений, очевидно, правильно оценивает успехи

инженерного искусства, но ему необходимо освежить свои знания по экологии. В гл. 2 впервые была высказана мысль о том, что водосборный бассейн представляет собой как бы элементарную экосистему, которую следует рассматривать как целое при правильном ведении хозяйства; далее в книге приведены примеры важных исследований, основанных на изучении водосборных бассейнов в целом. Исследования на экспериментальных водосборных бассейнах (на фиг. 6 показан такой экспериментальный участок) дали весьма ценную информацию, которая позволила бы сохранить природу и сэкономить много средств, если бы только разного рода политические деятели и предприниматели, от которых многое зависит, захотели принять ее к сведению! Например, лесовозные дороги часто больше вредят облесенным водосборным бассейнам, чем сами лесоразработки. Если лесовозные дороги правильно спланированы и построены (фиг. 209), то вред от эрозии уменьшается и ускоряется восстановление, да и эксплуатация этих дорог оказывается дешевле Другие эксперименты показали, как важно не нарушать активное взаимодействие растений, животных и микроорганизмов, создающих из поверхности грунта «живую губку», способную удерживать воду и отдавать ее постепенно, без большой потери ценных веществ. Естественную растительность можно изменять разным образом, чтобы она давала различные продукты или служила другим целям человека, не разрушая при этом «здоровья» биотического сообщества, что необходимо для будущей продуктивности.

Роса нередко представляет собой значительный, а в областях с малым количеством осадков и очень важный вклад в общий водный баланс. Роса и приземный туман играют существенную роль не только в лесах побережий, где осадки выпадают именно в этой форме, а не в виде дождя (гл. 14, разд. 7), но и в пустынях. Недавно появившиеся усовершенствованные приборы, в том числе лизиметры с автоматическим взвешиванием, позволили значительно повысить точность измерений. Во многих случаях годовое потребление воды растениями и их способность использовать воду оказались больше, чем считалось ранее

4. Совместное действие температуры и влажности. Начав обсуждение экологических концепций с рассмотрения концепции экосистемы, мы стремились к тому, чтобы у читателя не сложилось впечатления, будто факторы среды действуют независимо друг от друга. В этой главе мы стараемся показать, что рассмотрение отдельных факторов — это не конечная цель экологического исследования, а способ подойти к сложным экологическим проблемам. Его задача — оценить сравнительную важность различных факторов, действующих совместно в реальных экосистемах. Температура и влажность имеют такое всеобщее значение в наземных местообитаниях и так тесно взаимосвязаны, что их обычно считают самыми важными климатическими факторами.

Взаимодействие температуры и влажности, как и взаимодействие большинства других факторов, зависит не только от *относительной,* но и от *абсолютной* величины обоих факторов. Так, температура оказывает более выраженное лимитирующее влияние на организмы, если условия влажности близки к критическим, т е если влажность очень высока или очень низка. Точно так же влажность играет более критическую роль, если температура близка к предельным значениям. Таков еще один аспект рассмотренного выше принципа взаимодействия факторов. Например, хлопковый долгоносик переносит более высокие температуры при низкой и умеренной влажности, чем при очень высокои. Сухая жаркая погода в хлопководческих районах — сигнал для хлопкоробов приготовить опрыскиватели и следить, не возрастет ли численность долгоносика. Жаркая влажная погода менее благоприятна для долгоносика, но, к



Фиг. 51. Соотношение между осадками и потенциальной эвапотранспирацией (испарение из почвы + транспирация растений) в трех местообитаниях, соответствующих трем резко различным экологическим областям (Торитуайт, 1955).

Участки с косой штриховкой («недостаток воды») соответствуют сезону, в течение которого вода служит лимитирующим фактором; вертикальная протяженность этих участков служит показателем относительной силы этого лимитирующего эффекта.
А Листопадный лес умеренной зоны (Сибрук, Нью-Йорк). *Б* Чапарраль — область с зимними дождями (Беркли, Калифорния) *В*. Пустыня (Альбукерке, Нью-Мексико).

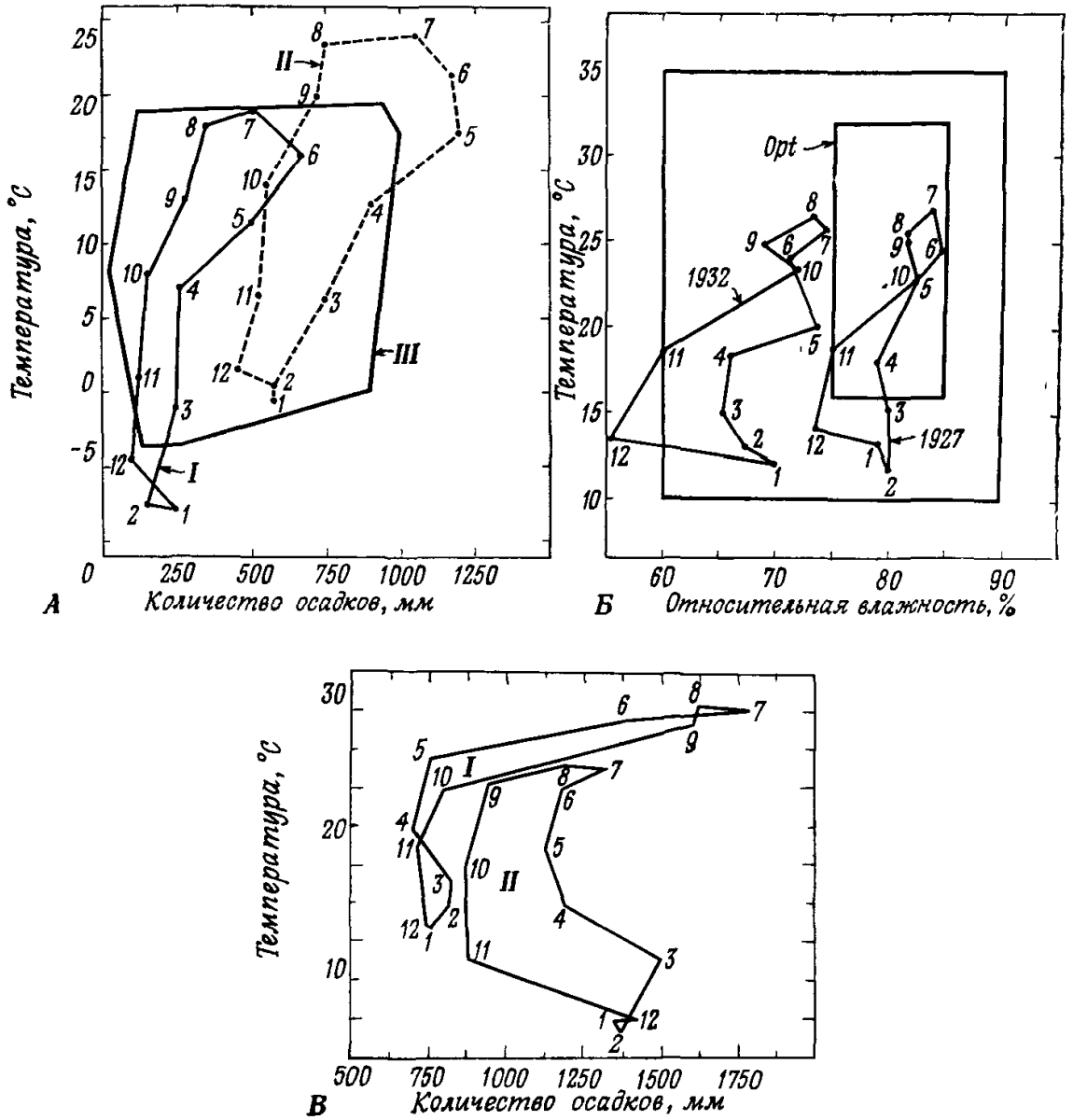
сожалению, она не так хороша и для хлопчатника! Крупные водоемы значительно смягчают климат суши, поскольку для воды характерна большая скрытая теплота парообразования и таяния (гл. 11, разд. 1). Действительно, мы можем выделить два основных типа климата, а именно континентальный, характеризующийся крайними значениями температуры и влажности, и морской, которому свойственны менее резкие колебания, что объясняется смягчающим влиянием крупных водоемов (поэтому вблизи больших озер создаются местные «морские климаты»).

Современные классификации климата, такие, как классификации Кёппена или Торнтуайта (1931; 1948), основаны главным образом на измерениях температуры и влажности и учитывают эффективность атмосферных осадков и температуры (проявляющуюся в длительности вегетационного периода), а также их распределение по временам года и средние значения. Сравнение количества осадков с потенциальной эвапотранспирацией (зависящей от температуры) дает особенно четкую картину климата. На фиг. 51 сравниваются климаты трех явно различных биомов (карты географического распространения этих биомов даны на фиг. 183 и 184). «Период использования почвенной влаги» — это основной период производства первичной продукции для сообщества в целом. Им определяется размер доступного запаса пищи для консументов и редуцентов на весь годовой цикл. Заметим, что в зоне листопадных лесов, особенно в ее южной части, вода служит лимитирующим фактором лишь в конце лета. Дикая растительность адаптирована к периодическим летним засухам, но некоторые сельскохозяйственные культуры, выращиваемые в этой зоне, не адаптированы к засухам. Фермеры на юге США, которые приобрели горький опыт после неоднократной гибели урожая осенью, начинают наконец переходить на орошение в конце лета. В зоне зимних дождей основной продуктивный сезон — конец зимы и весна; в пустыне эффективный вегетационный период сильно сокращен.

В общем классификация типов климата, основанная на комбинации температуры и влажности, хорошо коррелирует с сельскохозяйственными зонами (Клейгс, 1942) и зонами растительности. Однако типы клима-

та, выделяемые климатологами, нередко оказываются понятиями слишком широкими для эколога в конкретной местной ситуации, так что часто приходится вводить подтипы в зависимости от биотических сообществ (Добенмайр, 1959).

Удобным способом графического изображения взаимосвязи температуры и влажности служит построение климаграмм. При построении климаграмм «температура — осадки» или «температура — влажность» откладывают по оси ординат средние месячные величины температуры, а по оси абсцисс — средние месячные величины количества осадков или влажности (фиг. 52). Месяцы обозначены цифрами. Получающийся двенадцатиугольник дает представление об условиях температуры и влажности и позволяет графически сравнивать одну совокупность условий с другой. Климаграммы полезны для сравнения разных районов



Фиг. 52. Климаграммы «температура — влажность».

А. Средние месячные температуры и количество осадков в Хавре, штат Монтана (*I*), где успешно размножилась интродуцированная серая куропатка, и в Колумбин, штат Миссури (*II*), где не удалось добиться ее акклиматизации; для сравнения показана климаграмма для ареала размножения этой птицы в Европе (*III*) (по Туми, 1936). *Б.* Условия температуры и влажности в Тель-Авиве в разные годы по сравнению с оптимальными и благоприятными (внешний прямоугольник) условиями для плодовой мушки. В 1927 г. вред, нанесенный апельсинам, был значительно больше (Боденхаймер, 1938). *В* Климаграммы «температура — осадки» для прибрежных районов штата Джорджия (*I*) на уровне моря и северной Джорджии (*II*) на высоте 600—900 м. В первом случае выражены влажный и сухой сезоны, что характерно для субтропического климата, а во втором сезонные различия в количестве осадков не так выражены, как различия в температуре. Растительность климатического климакса в прибрежном местообитании — широколиственный вечнозеленый лес, а в более северной области — листопадный лес умеренной зоны.

(фиг. 52, *В*); они позволяют устанавливать роль комбинаций температуры и влажности как лимитирующих факторов. Графики других пар факторов, например графики температуры и солености в морских местообитаниях, также могут говорить о многом (фиг. 155).

Другой полезный подход к изучению комбинаций физических факторов — применение климатических камер. Существуют разнообразные модели — от простых камер с регулируемой влажностью и температурой, какие есть во многих лабораториях, до больших оранжерей с управляемыми условиями, наподобие «фитотрона», в котором можно поддерживать любую желаемую комбинацию температуры, влажности и света. Эти камеры часто применяются для создания контролируемых условий при изучении генетики и физиологии культурных растений или подопытных животных. Однако такие камеры можно использовать и для экологических исследований, особенно если конструкция позволяет воспроизводить естественные ритмы температуры и влажности. Как уже подчеркивалось, подобные эксперименты позволяют выделить «функционально важные факторы», однако следует учесть, что многие существенные аспекты экосистемы нельзя воспроизвести в лаборатории; их изучение и опыты с ними надо проводить в поле.

5. Атмосферные газы. На протяжении большей части биосферы состав атмосферы поразительно постоянен, если не считать резких колебаний содержания водяных паров, о которых говорилось выше. Интересно, что концентрации двуокиси углерода (0,03% по объему) и кислорода (21% по объему) в современной атмосфере являются до какой-то степени лимитирующими для многих высших растений. Общеизвестно, что у многих растений удается повысить интенсивность фотосинтеза, повысив концентрацию CO_2, однако мало кто знает, что снижение концентрации кислорода также может приводить к увеличению фотосинтеза. В опытах на бобовых и многих других растениях Бьеркмен и др. (1966) показали, что понижение содержания кислорода в воздухе до 5% повышает интенсивность фотосинтеза на 50%. По-видимому, при повышении концентрации O_2 реакция между промежуточным продуктом фотосинтеза с высокой степенью восстановленности и молекулярным кислородом сдвигается в обратном направлении; этим и объясняют ингибирующее действие O_2 на фотосинтез. У некоторых злаков, возделываемых в тропических районах, в том числе у кукурузы и сахарного тростника, подобного подавляющего действия кислорода на фотосинтез не отмечается; возможно, они используют какой-то иной способ фиксации двуокиси углерода. Быть может, это объясняется тем, что широколиственные растения появились и развились в то время, когда концентрация CO_2 в атмосфере была выше, а концентрация O_2 — ниже, чем сейчас (гл. 9, разд. 4).

В более глубоких слоях почвы и отложений (а также в тканях и органах крупных животных, например в рубце жвачных, где существуют анаэробные условия) увеличивается содержание CO_2, а кислород становится лимитирующим фактором для аэробов. В результате замедляется процесс разложения, о значении которого подробно говорилось в гл. 2 (см. также фиг. 129 и 166). (Роль человека в круговороте CO_2 подробно рассматривалась в гл. 4.)

В водных местообитаниях количество кислорода, двуокиси углерода и других атмосферных газов, растворенных в воде и потому доступных организмам, сильно варьирует во времени и в пространстве. В озерах и в водоемах с высоким содержанием органических веществ кислород является лимитирующим фактором первостепенной важности. Хотя кислород лучше растворяется в воде, чем азот, даже в самом благоприятном случае в воде содержится значительно меньше кислорода, чем

в атмосферном воздухе. Поскольку на долю кислорода в воздухе приходится 21% (по объему), в 1 л воздуха содержится 210 $см^3$ кислорода, в воде же содержание кислорода не превышает 10 $см^3$ на 1 л. Количество растворенных солей и температура сильно влияют на способность воды удерживать кислород: растворимость кислорода повышается с понижением температуры и снижается с повышением солености. Запас кислорода в воде пополняется главным образом из двух источников: путем диффузии из воздуха и благодаря фотосинтезу водных растений. Кислород диффундирует в воду очень медленно; диффузии способствует ветер и движение воды; важнейшим фактором, обеспечивающим фотосинтетическую продукцию кислорода, является свет, проникающий в толщу воды. Поэтому содержание кислорода в водных биотопах сильно меняется в зависимости от времени суток, времени года и местоположения. Подробнее о распределении кислорода и его роли в водных сообществах рассказывается во второй части.

Содержание двуокиси углерода в воде также сильно варьирует, но по своему «поведению» она сильно отличается от кислорода, а ее экологическая роль не так хорошо изучена. Поэтому трудно сделать какие-то обобщения, касающиеся роли CO_2 как лимитирующего фактора. Хотя в воздухе содержание двуокиси углерода невелико, она прекрасно растворяется в воде; кроме того, в воду поступает двуокись углерода, освобождающаяся при дыхании и разложении, а также из почвы или подземных источников. Поэтому «минимальный предел» содержания CO_2 не имеет такого значения, как в случае O_2. Кроме того, в отличие от кислорода двуокись углерода реагирует с водой, образуя H_2CO_3, которая в свою очередь вступает в реакцию с известью, образуя карбонаты ($—CO_3$) и бикарбонаты ($—HCO_3$). Как показано на фиг. 39, *А*, основным резервуаром CO_2 в биосфере является карбонатная система океанов. Эти соединения служат не только источником питательных веществ, но и буфером, поддерживающим концентрацию водородных ионов в водных средах на уровне, близком к нейтральному значению. Небольшое повышение содержания CO_2 в воде повышает интенсивность фотосинтеза и стимулирует процессы развития многих организмов. Мы уже упоминали о том, что обогащение CO_2 может быть основной причиной культурной эвтрофикации (см. гл. 5, разд. 1, а также Ланге, 1967, и Кюнцель, 1969). Высокие концентрации CO_2 определенно могут быть лимитирующим фактором для животных, особенно потому, что высокое содержание двуокиси углерода обычно связано с низким содержанием кислорода. Рыбы весьма чувствительны к повышению концентрации CO_2: при слишком высоком содержании свободного CO_2 в воде многие рыбы погибают.

Концентрация водородных ионов (pH) во многом зависит от карбонатной системы; pH сравнительно легко измерить (см. стр. 81), поэтому он был установлен для многих водных местообитаний. Когда в начале XX в. оживился интерес к многоплановым экологическим исследованиям, pH считали важным лимитирующим фактором и, следовательно, перспективным всеобъемлющим показателем общего экологического состояния водных биотопов. Нередко эколог отправлялся в путь, вооруженный лишь прибором для измерения pH. Физиолог, глядя на него из окна своей лаборатории, должно быть, понимающе улыбался, так как интерес экологов к pH был связан с его, физиолога, открытием, что pH очень важен для регуляции дыхания и ферментных систем организма и что даже весьма незначительные колебания pH могут оказаться для организма критическими. В экологии дело обстоит несколько по-иному. Если величина pH не приближается к крайней, сообщества способны компенсировать изменения этого фактора с помощью описанных выше

механизмов. Толерантность сообществ к диапазону pH, встречающемуся в природе, весьма значительна. Однако, поскольку изменение pH пропорционально изменению количества CO_2, pH может служить полезным индикатором скорости (или скоростей) общего метаболизма сообщества (фотосинтеза и дыхания), о чем сказано в гл. 3, разд. 3. В почвах и водах с низким pH (т. е. в кислых) часто мало питательных веществ и их продуктивность мала.

6. Биогенные соли: макроэлементы и микроэлементы. Растворенные соли, жизненно необходимые организмам, можно назвать *биогенными солями*. Мы уже привели несколько примеров их важности как лимитирующих факторов в почве и воде. Действительно, впервые формулируя свой «закон минимума», Либих имел в виду главным образом лимитирующее действие жизненно важных веществ, присутствующих в среде в небольших и непостоянных количествах. Как уже указывалось, первостепенное значение имеют соли фосфора и азота, и эколог должен всегда учитывать их в первую очередь. Хатчинсон (1957) так говорит о роли фосфора как лимитирующего фактора: «Из всех элементов, присутствующих в живых организмах, фосфор, очевидно, имеет наибольшее экологическое значение, так как отношение его количества к количеству других элементов в организмах обычно гораздо выше, чем соответствующее отношение в тех источниках, откуда организмы черпают необходимые им элементы. Таким образом, недостаток фосфора в большей степени ограничивает продуктивность в том или ином районе, чем недостаток любого вещества, за исключением воды».

Значение калия, кальция, серы и магния немногим меньше значения азота и фосфора. Кальций потребляется в особенно больших количествах моллюсками и позвоночными, а магний — необходимая часть молекулы хлорофилла растений, без которого не может существовать никакая экосистема. Элементы и их соединения, требующиеся организмам в сравнительно больших количествах, часто называют *макроэлементами* (макротрофными биогенными веществами).

В последние годы внимание исследователей все больше привлекают те элементы (и их соединения), которые, хотя и необходимы для жизнедеятельности биологических систем, требуются в крайне малых количествах, но часто входят в состав жизненно важных ферментов. Эти элементы называют обычно *следовыми* или *микроэлементами* (микротрофными биогенными веществами). Так как при небольшой потребности в микроэлементах их обычно столь же мало (или даже меньше) содержится в среде, микроэлементы нередко бывают лимитирующими факторами. Развитие современных методов исследования — химического микроанализа, спектрографии, рентгеноструктурного анализа и биологических проб — значительно расширило наши возможности в смысле измерения даже мельчайших количеств элементов. Изотопные методы явились важным стимулом экспериментальных исследований в данной области.

Болезни, связанные с недостаточностью тех или иных следовых элементов, по крайней мере внешние проявления этих болезней, известны людям издавна. Соответствующие патологические симптомы наблюдались у лабораторных, домашних и диких животных и у растений. В природных условиях такие симптомы недостаточности иногда связаны с необычной геологической историей местности, а иногда с теми или иными нарушениями в окружающей среде, часто в результате необдуманной деятельности человека. Пример необычного геологического прошлого можно найти на юге Флориды. Богатые органическим веществом почвы этой области только тогда смогли давать пищу большому числу сельскохозяйственных растений и животных, когда выяснилось,

что в этом бассейне осадконакопления недоставало меди и кобальта, обычно присутствующих в большинстве районов. Случай недостаточности микроэлементов, возможно связанной с неправильным землепользованием, описан в гл. 4, разд. 2.

Эйстер (1964) перечисляет следующие 10 микроэлементов, заведомо необходимых для растений: железо, марганец, медь, цинк, бор, кремний, молибден, хлор, ванадий и кобальт. С физиологической точки зрения их можно разделить на три группы: 1) необходимые для фотосинтеза — Mn, Fe, Cl, Zn, V; 2) необходимые для азотистого обмена — Mo, B, Co, Fe; 3) необходимые для других метаболических функций — Mn, B, Co, Cu и Si. Большинство из них требуется также животным; некоторые другие элементы нужны лишь определенным животным, например иод необходим позвоночным. Само собой разумеется, что между макро- и микроэлементами нельзя провести резкую границу; мало того, в потребностях разных групп организмов имеются весьма существенные различия. Например, натрия и хлора позвоночным требуется значительно больше, чем растениям; натрий часто вносят в список микроэлементов для растений. Многие из микроэлементов сходны с витаминами; подобно витаминам, они действуют как катализаторы. Следовые металлы часто входят в состав органических соединений; так, кобальт — необходимая составная часть витамина B_{12}. Голдмен (1965) описал экосистему, в которой лимитирующим фактором служит молибден. Добавка молибдена в количестве 100 ч. на 1 млрд. к воде горного озера приводила к увеличению численности фитопланктона. Как и в случае макроэлементов, излишек микроэлементов тоже может оказать лимитирующее действие.

7. Течения и давление. В атмосфере и гидросфере никогда не бывает полного покоя. В воде течения не только сильно влияют на концентрацию газов и питательных веществ, но и прямо действуют как лимитирующие факторы. Различия между сообществами реки и маленького пруда (см. гл. 11, разд. 7) во многом можно объяснить фактором течения. Многие речные растения и животные морфологически и физиологически особым образом приспособлены к сохранению своего положения в потоке: у них есть вполне определенные пределы толерантности к фактору течения. На суше аналогичное лимитирующее действие на активность и даже на распределение организмов оказывает ветер. Например, в ветреные дни птицы не покидают своих укрытий (следовательно, для эколога нет смысла проводить учет популяции птиц в ветреный день). Ветер способен вызвать изменение морфологии растений, особенно при наличии других лимитирующих факторов, как, например, в альпийских зонах. Уайтхед (1956) экспериментально показал, что в защищенных горных местообитаниях ветер ограничивает рост растений; защитив растительность от ветра, удалось добиться усиления роста. Большое значение имеют бури, хотя их действие сугубо локально. Ураганы (как и обычные ветры) способны переносить животных и растения на большие расстояния и таким образом изменять на много лет состав лесных сообществ. Энтомологи заметили, что в тех областях, где, казалось бы, возможности расселения вида по всем направлениям одинаковы, насекомые быстрее расселяются в направлении преобладающих ветров. В сухих районах ветер является важным лимитирующим фактором для растений, так как он увеличивает потери воды за счет транспирации. Необходимо провести подробное исследование влияния ветра. Занявшись температурой и влажностью, экологи пренебрегли этим важным фактором.

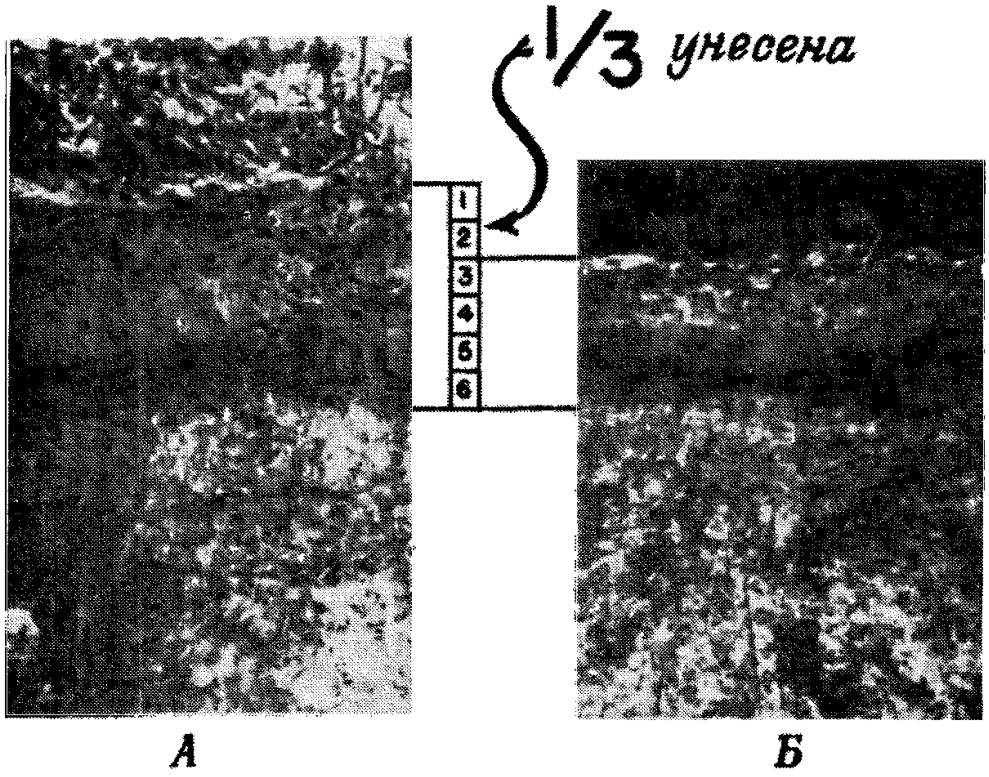
Барометрическое давление, по-видимому, не является лимитирующим фактором непосредственного действия, хотя некоторые животные, несомненно, реагируют на его изменение; однако барометрическое дав-

ление имеет прямое отношение к погоде и климату, которые оказывают непосредственное лимитирующее действие на организм. В океане гидростатическое давление имеет большое значение. С погружением в воду на 10 м давление возрастает на 1 атм. В самой глубокой части океана давление достигает 1000 атм. Многие животные способны переносить резкие колебания давления, особенно если в их теле нет свободного воздуха или газа. В противном случае возможно развитие газовой эмболии. Высокие давления, характерные для больших глубин, как правило, угнетают процессы жизнедеятельности.

8. **Почва.** В некоторых случаях целесообразно подразделять биосферу на атмосферу, гидросферу и педосферу, или почву. Свойства каждой из них во многом определяются экологическими реакциями и взаимодействием между организмами, а также взаимодействием экосистем с основными круговоротами. Все слои биосферы состоят из живого и неживого компонентов, которые, впрочем, легче разграничиваются в теории, чем на практике. Особенно тесно эти компоненты связаны в почве, которая, по определению, состоит из выветрелого слоя породы с живыми организмами и продуктами их разложения. Если бы на Земле не было жизни, то воздух, вода и особенно «почва» радикально отличались бы от тех, что существуют сейчас. Таким образом, почва — не только «фактор» среды, окружающей организмы, но вместе с тем продукт их жизнедеятельности (почвенные организмы и метаболические процессы в почве рассматриваются в гл. 14, разд. 4). В общем можно считать, что почва возникла в результате совместного действия климатических факторов и организмов, особенно растений, на материнскую породу. Итак, почва состоит из исходного материала — подстилающего минерального субстрата — и органической «добавки», в которой организмы и продукты их жизнедеятельности перемешаны с мелкими частицами измененного исходного материала. Пространство между частицами заполнено газами и водой. Структура и пористость почвы — чрезвычайно важные ее характеристики; они во многом определяют доступность питательных веществ растениям и почвенным животным.

Рассматривая крутой откос речного берега или стенку траншеи (фиг. 53), мы видим, что почва состоит из хорошо выраженных слоев, часто различающихся по цвету. Эти слои называются *почвенными горизонтами*, а последовательность горизонтов от поверхности вглубь называется *почвенным профилем*. Верхний горизонт, или горизонт А (гумусовый), состоит из отмерших растений и животных, превратившихся в мелкодисперсный органический материал благодаря процессу *гумификации* (гл. 2, разд. 3), который подробнее описан в гл. 14, разд. 4. В зрелой почве этот горизонт обычно разделен на четко выраженные слои, находящиеся на разных стадиях гумификации. Перечислим эти слои, начиная от поверхности (фиг. 53 и 54). подстилка (A_0), гумус (A_1) и выщелоченная (светлоокрашенная) зона (A_2). Слой A_0 иногда делят на А-1 (собственно подстилка), А-2 (грубый гумус) и А-3 (перегной).

Подстилка (A_0) представляет собой детритный компонент и как своеобразная экологическая подсистема рассматривается в гл. 14, разд. 4. Следующий крупный горизонт, горизонт В, состоит из минеральной почвы, органические соединения в которой переработаны редуцентами в процессе *минерализации* и хорошо перемешаны с мелкозернистой материнской породой. Растворимые вещества горизонта В часто образуются в горизонте А и вымываются водой во второй горизонт. Темная полоса на фиг. 54 — верхняя часть горизонта В, где накапливаются эти вещества. Третий горизонт, или горизонт С, представляет собой более или менее неизмененную материнскую породу. Это может быть коренная порода, распавшаяся на обломки на месте, или порода, перенесенная

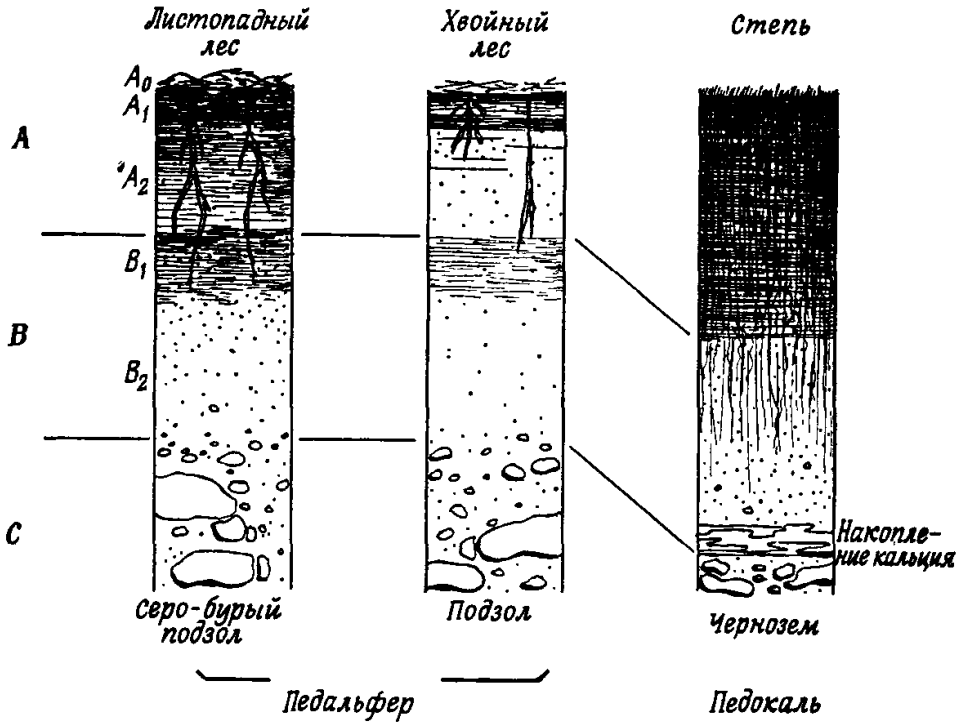


Фиг. 53. Почвенный профиль целины (*А*) по сравнению с профилем эродированной почвы (*Б*) в листопадном лесу.
1—2 — горизонт A_1; 3—4 — горизонт A_2; 5—6 — горизонт B_1 (накопление вымываемого материала).

в данное место силой тяжести (коллювий), водой (аллювий), ледниками (ледниковые отложения) и ветром (эоловые отложения, или лёсс). Перенесенные почвы часто крайне плодородны (вспомним мощные лёссовые почвы Айовы и богатые почвы в дельтах больших рек).

Почвенный профиль и относительная толщина горизонтов, как правило, характерны для данной климатической зоны и рельефа данной местности (фиг. 54 и 55). Так, степные почвы отличаются от лесных тем, что гумификация здесь идет быстро, а минерализация замедлена. Поскольку травы и их корневая система недолговечны, ежегодно в почву поступает много органического вещества, которое быстро разлагается; сохраняется лишь небольшая часть подстилки или грубого гумуса; все остальное переходит в гумус. В лесу подстилка и корни разлагаются медленно и, поскольку минерализация идет быстро, слой гумуса остается тонким (фиг. 54). Так, степные почвы содержат в среднем около 12 000 т гумуса на 1 га, а лесные — около 100 т на 1 га (Добенмайр, 1947). В переходной зоне от леса к степи (фиг. 55) в Иллинойсе по цвету почвы легко отличить, какое поле было раньше прерией, а какое — лесом: почва прерии гораздо темнее из-за высокого содержания гумуса. Не случайно «житницы мира» расположены в степных районах с достаточным количеством осадков.

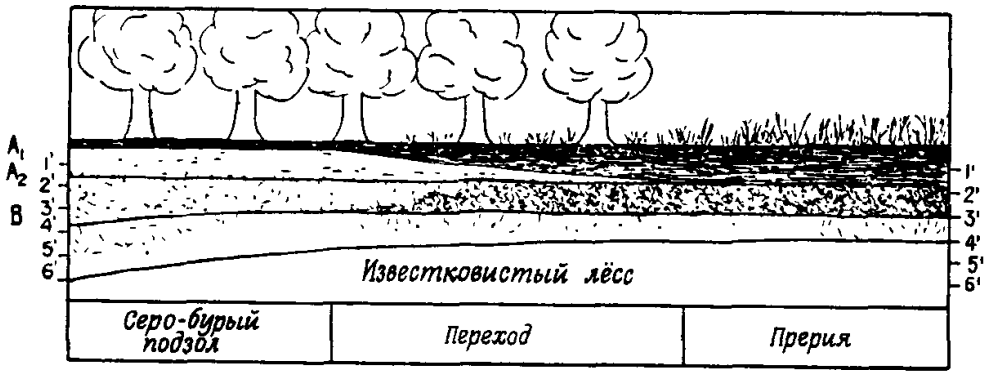
Рельеф местности сильно влияет на характер почвенного профиля в данной климатической области: холмистая или хорошо дренируемая местность, особенно если человек неправильно ее использует, часто теряет тонкие горизонты А и В из-за эрозии (фиг. 54). На равнине вещества, вымываемые из верхних горизонтов, быстро проникают в более глубокие горизонты, образуя иногда сцементированный почвенный слой, непроницаемый для корней растений, животных и воды. На фиг. 127 показан экстремальный случай развития такого горизонта и влияние его на растительность. В случае плохого дренажа, например на болотах,



Фиг. 54. Упрощенные схемы трех основных типов почвы, характерных для трех биотических зон.

См. подпись к фиг. 56.

условия благоприятствуют накоплению гумуса, так как слабая аэрация замедляет разложение. Недостаток кислорода и накопление двуокиси углерода и других токсичных веществ становятся жесткими лимитирующими факторами. Почвы, развившиеся на плохо дренированных местах, если их дренировать, могут стать очень плодородными; вспомним уже упомянутые богатые перегноем почвы Флориды, которые считаются одними из самых плодородных почв в мире при уходе за ними. Все дело в том, что «правильная обработка» связана со сложными экологическими и инженерными проблемами, поскольку возделывание таких почв значительно усиливает окисление накопленных органических веществ и со временем исчезают некоторые существенные структурные особенности, которые и делали почву столь плодородной. Вопрос о том, как предотвратить истощение таких почв, не привлек должного внимания,



Фиг. 55. Взаимоотношения почвы и растительности в переходной зоне между прерией и лесом.

Из одной материнской породы развиваются резко различные почвы под действием разной растительности и климата. Материнская порода в данном случае — известковистый лёсс, или перенесенный ветром горизонт С. Основные черты, отличающие лесную почву от почвы прерий, — меньшее количество органики, развитие подзолистого горизонта А (с тонким гумусовым слоем) и усиление структурированности горизонта В (Крокер, 1952).

потому что земледельцев часто интересуют лишь урожаи, которые можно получить в ближайшем будущем. Об особенностях тропических почв и необходимости нового подхода к их использованию уже говорилось в гл. 4, разд. 6.

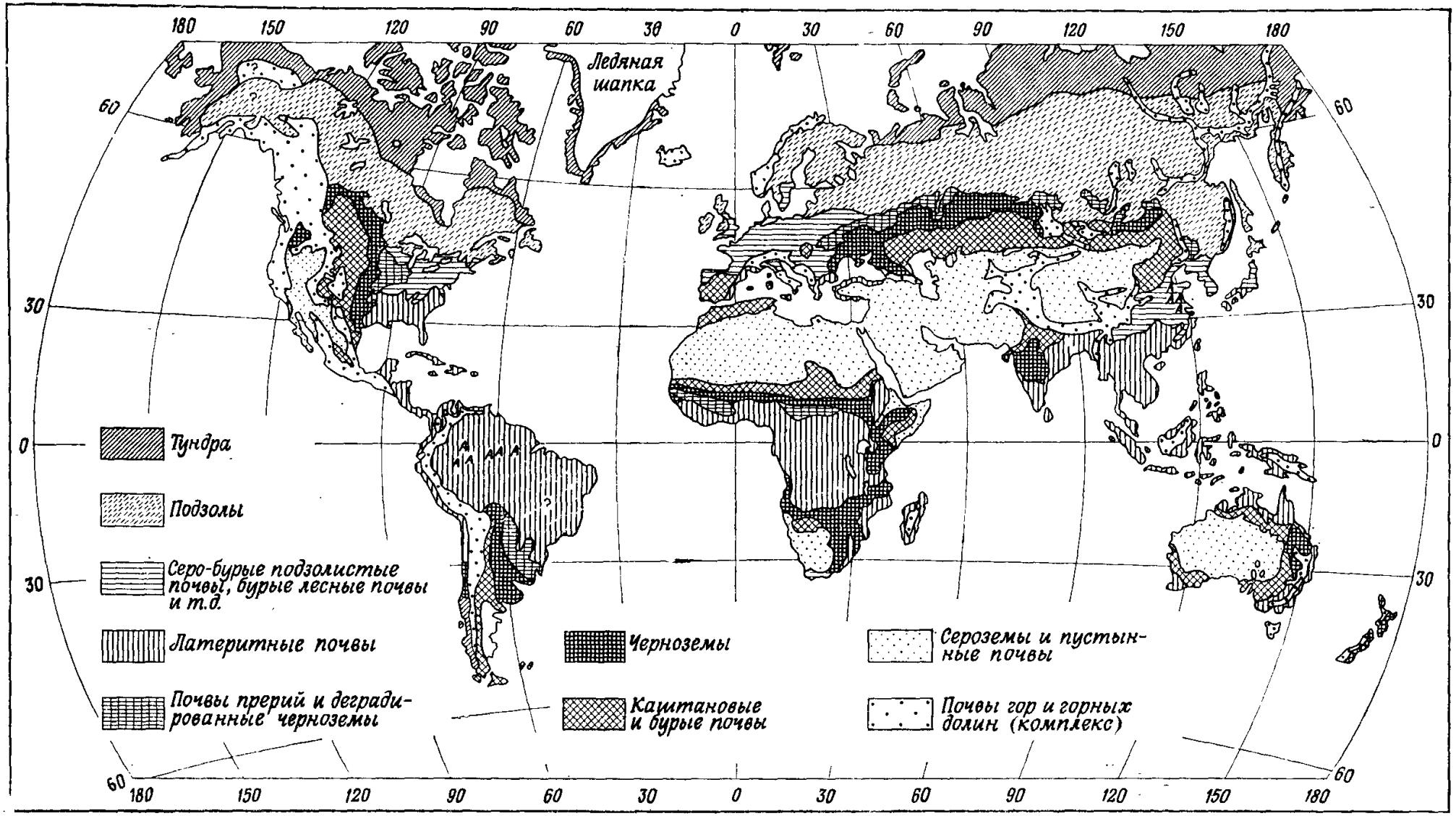
Классификация почв в высшей степени эмпирична. Почвоведы могут выделить в одной небольшой области десятки типов почвы. В США местные почвенные карты можно получить от организаций, ведающих вопросами сохранения почв, и в университете каждого штата. Такие карты и приложенные к ним описания почв дают полезные сведения, необходимые для различных исследований наземных экосистем. Название местного типа почвы состоит из названия местности, где он впервые описан, и характеристики механического состава почвы. Например, норфолкская супесчаная почва — почва, впервые отмеченная близ Норфолка и обладающая грубозернистой структурой (большое отношение песка к глинисто-илистым частицам). Экологу, конечно, недостаточно одного только названия почвы в районе исследования. Необходимо установить по крайней мере три важные характеристики горизонтов A и B: 1) механический состав, т. е. процент песка, ила и глины (при анализе можно пользоваться и более детальным подразделением частиц по размеру); 2) процент органического вещества и 3) «обменоспособность» почвы, т. е. количество обменоспособных питательных веществ; как подчеркивалось выше, потенциальное плодородие определяется при прочих благоприятных условиях не столько общим количеством минеральных веществ, сколько их доступностью для организмов.

Поскольку почва — продукт климата и растительности[1], карта основных (зональных) типов почв мира (фиг. 56) представляет собой карту климата и растительности (фиг. 57). При соответствующей материнской породе под действием климата и организмов обычно формируется почва, характерная для данной зоны (ср. фиг. 56 с картой биотических сообществ на фиг. 183). С экологической точки зрения почвы каждой зоны можно разделить на две группы: почвы, свойства которых определяются в основном климатом и растительностью зоны, и почвы, свойства которых зависят от местных эдафических условий рельефа, уровня грунтовых вод или типа материнской породы. Как будет подробнее указано в гл. 9, местные или эдафические условия более важны: 1) в областях, сложенных молодыми горными породами, где климат и растительность еще «не успели» создать однородный почвенный покров, и 2) в районах с экстремальными климатическими условиями, например в пустынях, где на почти одинаковых почвах могут развиваться сильно различающиеся биотические сообщества. Соответственно этому степень зрелости почвы, т. е. степень соответствия между почвой, климатом и растительностью, сильно варьирует по районам. Например, по оценке Волфэйнджера (1930), в округе Маршалл, штат Айова, зрелыми являются 83% почв, а в округе Берти, штат Северная Каролина, расположенном на «геологически молодой» береговой равнине, — только 15%. Важно подчеркнуть, что *роль, которую «тип почвы» играет в функционировании экосистемы, зависит от стадии геологического и экологического развития* (подробнее об этом — в гл. 9).

Общие вопросы почвоведения хорошо освещены в работах Рассела (1957), Эйра (1963) и Блэка (1968); специальные труды о почвенных организмах перечислены в гл. 14, разд. 4.

---

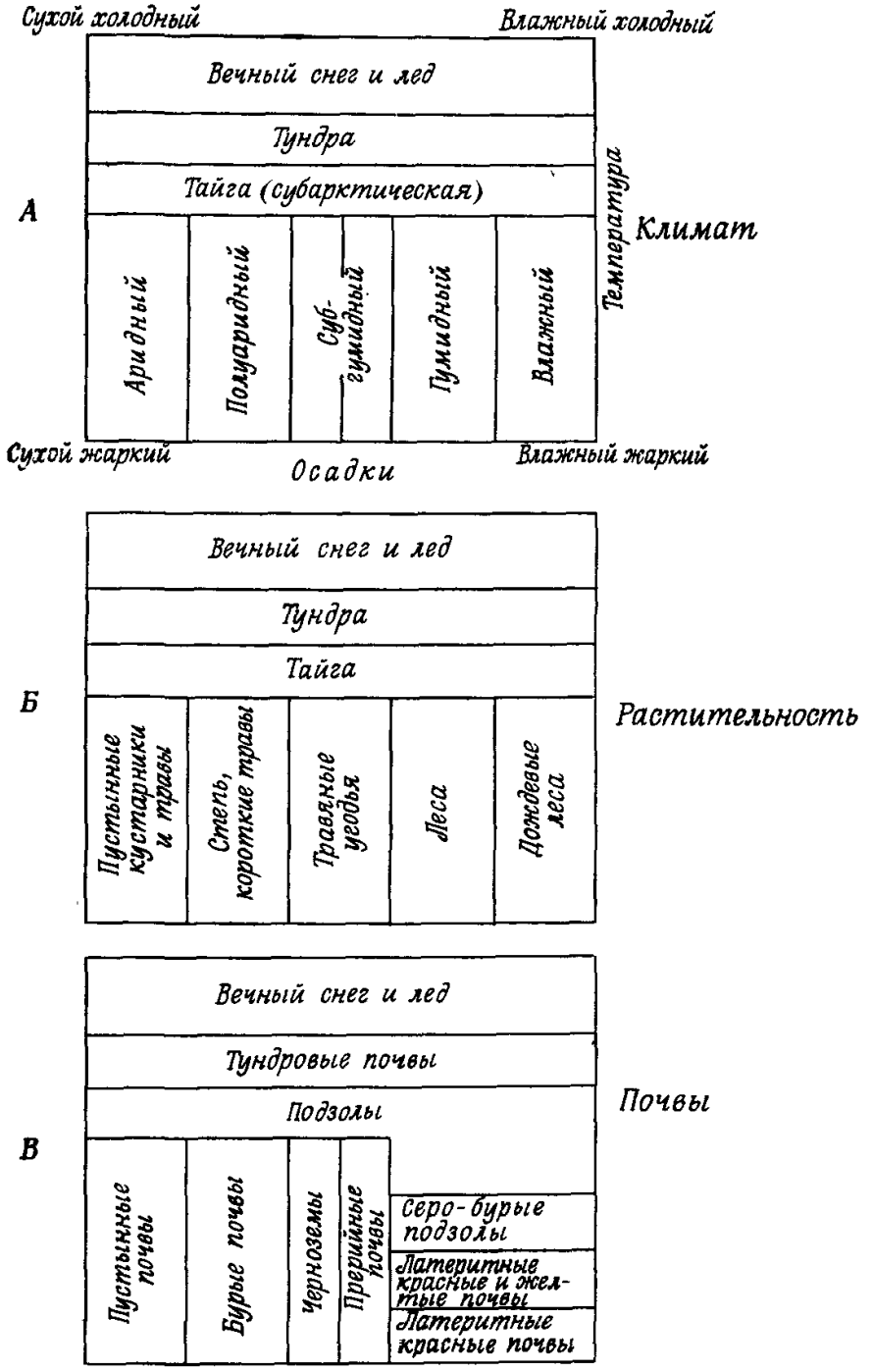
[1] Продукт не только климата и растительности, но и деятельности животных, и особенно микроорганизмов, играющих в почвообразовании чрезвычайно важную роль. — *Прим. ред.*



Фиг. 56. Схематическая карта зональных типов почв мира.

Видны различия не только между севером и югом, но и между западом и востоком (разное количество осадков). Подзолистые и латеритные почвы влажных зон часто называют «педальферами», так как в их горизонтах В накапливаются железо и алюминий. Чернозем и другие почвы более аридных зон — «педокали», так как в них накапливается кальций. В последние годы предложен более унифицированный и информативный набор названий для зональных типов почв. Все названия содержат корень «золь». Так, северный подзол предлагают называть «сподозолем» (пепельной почвой), серо-бурый подзол умеренной зоны — «альфизолем» (накопление Al—Fe в горизонте B_2), почву степей — «аридизолем», а тропическую латеритную — «оксизолем». А — почвы главным образом аллювиального происхождения.

9. Пожары как экологический фактор. Исследования, проведенные в последние 40 лет, показали, что наши представления о пожаре как экологическом факторе требуют решительного пересмотра. Стало ясно, что пожар — не малозначащий или аномальный, а важный фактор, который издавна является, можно сказать, частью «климата» в большинстве наземных местообитаний. Соответственно биотические сообщества компенсируют этот фактор и адаптируются к нему, так же как к температуре или воде. Как и в большинстве случаев, человек сильно изменил влияние этого фактора, либо усилив его, либо ослабив. *Нежелание признать тот факт, что экосистемы способны «адаптироваться к пожару», часто приводило к неправильному использованию природных ресурсов.* При правильном использовании огонь может быть очень ценным экологическим инструментом. Пожар является крайне важным ли-



Фиг. 57. Схема, иллюстрирующая связь между климатом, растительностью и почвами (Устинг, 1952).

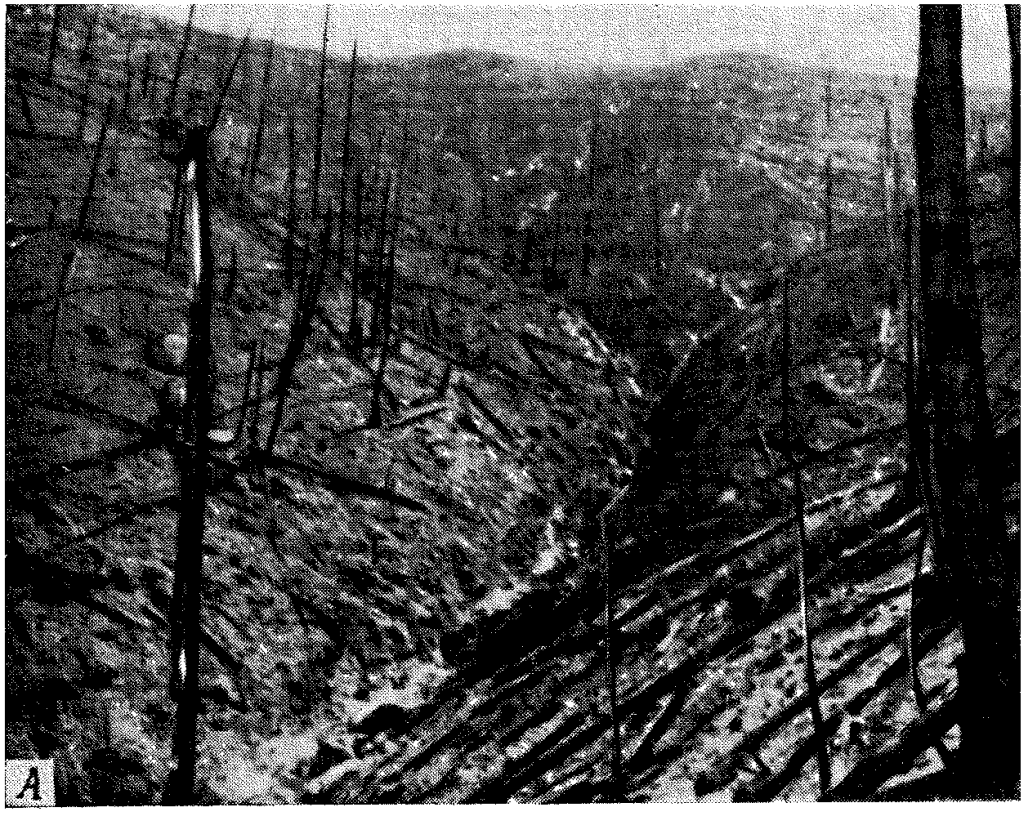
А. Климатические типы. *Б.* Растительные формации. *В.* Главные зональные группы почв.

митирующим фактором хотя бы потому, что человек способен его контролировать в значительно большей степени, чем многие другие лимитирующие факторы.

Палы играют особенно большую роль в лесных и степных районах умеренных зон и в тропических районах с засушливым сезоном. Во многих районах на западе или юго-востоке США трудно найти более или менее крупный участок, в котором хотя бы за последние 50 лет не было случая пожара. Чаще всего естественной причиной пожара служит удар молнии. Североамериканские индейцы намеренно выжигали леса и прерии. Таким образом, пожар был лимитирующим фактором еще задолго до того, как человек начал решительно изменять окружающую среду. К сожалению, неосторожным поведением современный человек часто так усиливал действие огня, что разрушал или повреждал ту самую продуктивную среду, которую хотел поддержать. Однако абсолютная защита от пожаров не всегда приводит к желанной цели, т. е. к повышению продуктивности экосистемы. Итак, стало ясно, что пожар надо рассматривать как экологический фактор наряду с температурой, атмосферными осадками и почвой и изучать этот фактор без каких бы то ни было предрассудков. Сейчас, как и в прошлом, роль огня как друга или врага цивилизации целиком зависит от научных знаний и от контроля над ним.

При обсуждении пожаров как экологического фактора прежде всего следует подчеркнуть, что в природе известно несколько типов пожаров, различных по действию. На фиг. 58 и 59 показаны два противоположных типа — верховые и низовые. *Верховые пожары* часто уничтожают всю растительность; они оказывают лимитирующее действие на большинство организмов; биотическому сообществу приходится начинать все сначала, с исходных позиций, и должно пройти много лет, пока участок снова станет продуктивным с точки зрения человека. *Низовые пожары*, напротив, обладают избирательным действием, способствуя развитию организмов с большой устойчивостью к огню. Кроме того, небольшие низовые пожары стимулируют разлагающее действие бактерий на отмершие растения и превращение минеральных питательных веществ в форму, доступную новым поколениям растений (гл. 2, разд. 3). Азотфиксирующим бобовым небольшой пожар часто полезен. Там, где вероятность возникновения пожаров особенно велика, небольшие периодические низовые пожары значительно ослабляют опасность возникновения страшных верховых пожаров, сводя к минимуму количество горючей лесной подстилки. Как указывалось в гл. 2, разд. 3, пожар вместе с антибиотиками растительного происхождения часто вызывает ритмичные изменения растительности (циклический климакс) (гл. 9, разд. 2), выражающиеся в поочередной стабилизации и обновлении первичной продукции и видового разнообразия. Осматривая участки в тех районах, где пожар может быть фактором среды, эколог обычно находит следы прошлых пожаров. Решение вопроса о том, целесообразно ли в дальнейшем использовать пожар как фактор управления средой, целиком зависит от того, какой тип сообщества на этом участке желателен с точки зрения землепользования в данном районе.

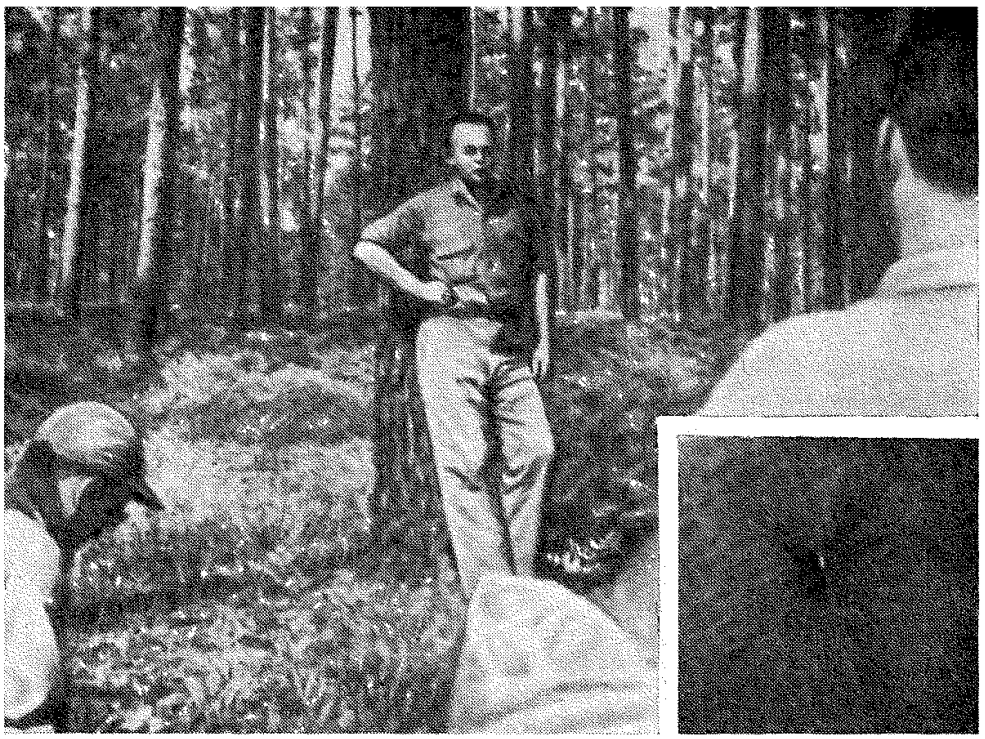
Рассмотрим одну хорошо изученную в этом отношении экосистему, которая может служить примером того, что пожар действует как лимитирующий фактор и что он не всегда «вреден» с точки зрения человека. На береговых равнинах юго-запада США болотная сосна лучше сопротивляется огню, чем все другие древесные виды. Верхушечная почка сеянцев болотной сосны хорошо защищена пучком длинных плохо горящих игл (фиг. 59, вставка). Таким образом, низовые пожары избирательно благоприятствуют этому виду. При полном отсутствии пожаров поросль лиственных деревьев быстро растет и заглушает болотную сос-





Фиг. 58. *Два крайних типа пожара.*

А. Результат сильного верхового пожара в Айдахо с последующей эрозией водораздела. *Б* Планомерное выжигание в лесу из болотной сосны на юго-западе Джорджии, чтобы устранить конкуренцию со стороны лиственных пород, стимулировать рост бобовых и способствовать производству ценной сосновой древесины. Выжигание проводится во влажных условиях, вечером (ночью огонь будет потушен росой). Отметьте белый цвет дыма, свидетельствующий о малой потере питательных веществ, и то, что узкий фронт огня во многих местах легко перешагнуть. Такие небольшие поверхностные пожары не вредят муравьям, почвенным насекомым и мелким млекопитающим.



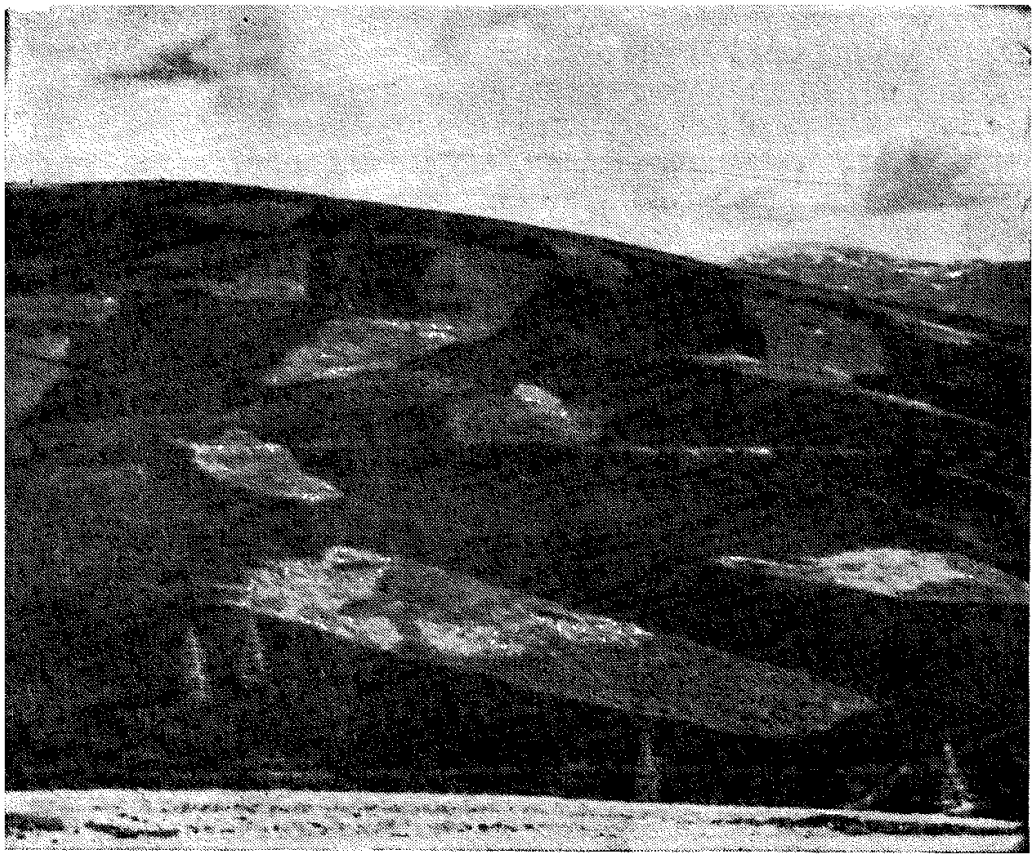
Фиг. 59. Спелый лес из болотной сосны, выращенный с применением планомерных пожаров.

На снимке — Э Комарек, один из первых исследователей экологической роли пожаров, читает лекцию студентам Вставка — проросток болотной сосны, верхушечная почка хорошо защищена от огня длинными иглами

ну; злаки и бобовые также элиминируются, и поэтому виргинская куропатка и другие животные, нуждающиеся в бобовых, не могут процветать в такой лесной местности в отсутствие пожаров. По общему мнению экологов, великолепные девственные редкостойные сосновые леса на береговой равнине и их обильная дичь являются частью экосистемы «пожарного», или «огнеклимаксного», типа (фиг. 190 и 59, вверху).

Долгосрочный результат разумного использования огня ясно виден на примере участков на Станции по исследованию высоких деревьев (Tall timber research station) в северной Флориде и на близлежащих плантациях юго-западной Джорджии, где Г. Стоддард, а также Э. и Р. Комареки много лет изучали влияние пожара на экологическую систему в целом. В результате этих исследований Стоддард (1936) одним из первых выступил на защиту контролируемых выжиганий для увеличения продукции древесины и дичи в те времена, когда с «официальной», «профессиональной» точки зрения лесников все пожары считались вредными. Благодаря системе «точечных» выжиганий и разнообразному использованию земли на участках, предназначенных для хозяйственного выращивания леса, удается многие годы поддерживать высокую численность куропаток и диких индеек. С 1963 г. на Станции ежегодно собирается «конференция по экологии пожаров». Труды конференций отражают не только местный опыт, но и проблему взаимосвязи пожаров, почвы, растительности и климата в глобальном масштабе.

Природа других «адаптированных к пожару» типов растительности рассматривается в гл. 14. Особенно важную роль пожар играет в степи. При достаточной влажности огонь избирательно благоприятствует травам, нанося ущерб деревьям, а в сухих условиях огонь часто бывает необходим, чтобы охранить степь от вторжения пустынных кустарников. Пожар, как и следовало ожидать, используется в степном сельском хозяйстве. Так, Моррис (1968) показал, что выжигание бермудской травы



Фиг. 60. Вересковое болото в Англии, выжженное полосами и пятнами, чтобы увеличить продукцию дичи.
Снимок иллюстрирует желательное соотношение молодой и зрелой растительности и концепцию «краевого эффекта» (Пикоцци, 1968).

Cynodon dactylon в конце зимы — начале весны при обильном удобрении увеличивает урожай зеленой массы.

На фиг. 60 показан пример использования пожаров в охотничьем хозяйстве на верховых болотах Англии. Многолетние обширные эксперименты показали, что выжигание пятнами или полосами площадью около 1 га каждая (примерно 6 таких пятен на 1 км^2) приводит к увеличению популяции шотландской куропатки и добычи охотников. Куропатки, которые питаются почками вереска, предпочитают для гнездования и убежищ зрелый (невыжженный) вереск, но на выжженных восстанавливающихся участках они находят больше пищи. Это хороший пример компромисса между зрелостью и молодостью в экосистеме, имеющий важное значение и для человека (см гл. 9, разд. 3).

Вопрос «жечь или не жечь», конечно, может смущать отдельного гражданина. По своей неосторожности человек нередко бывает причиной «диких» пожаров, и необходимо активно бороться за пожарную безопасность в лесах и зонах отдыха. Каждый человек должен понимать, что он как частное лицо ни в коем случае не имеет права намеренно или случайно вызвать пожар в природе, но он также должен понимать, что использование огня специально обученными людьми — часть правильного землепользования (Гаррен, 1943; Суини, 1956; Альгрен и Альгрен, 1960; Купер, 1961; Комарек, 1964, 1967).

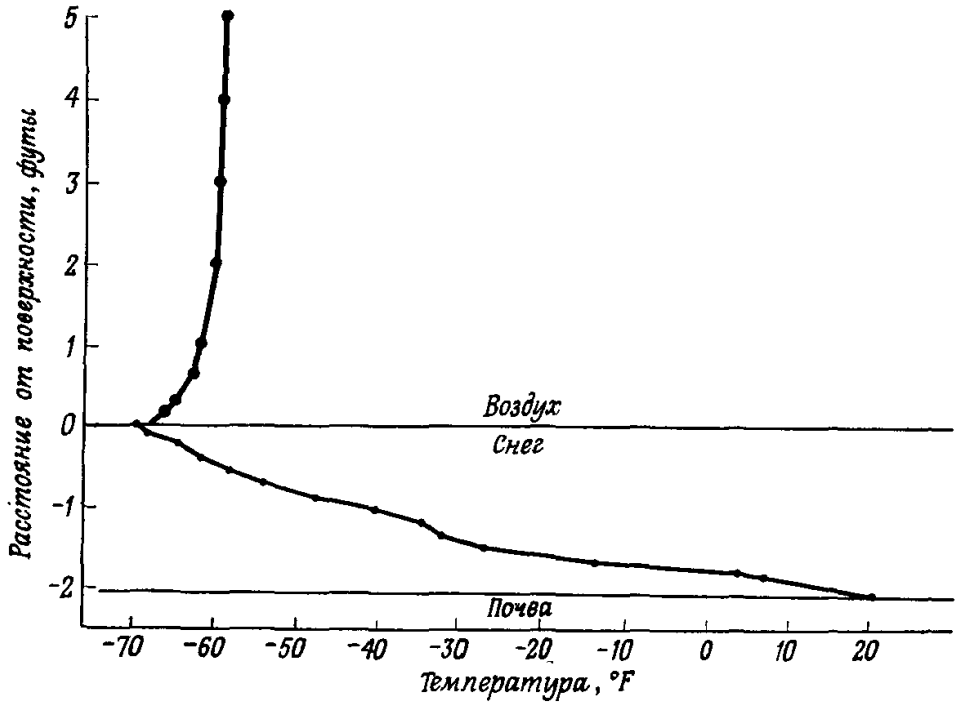
Микросреда

Наряду с зональными различиями в температуре, влажности и других факторах большое значение имеют локальные горизонтальные и вертикальные градиенты. Организмы, занимающие один и тот же круп-

ный биотоп, могут на самом деле жить в сильно различающихся условиях. В последнее десятилетие возникла и получила развитие концепция микросреды. Имея в виду эту концепцию, часто употребляют также термины «микроклимат» и «биоклимат», но они гораздо уже. Поскольку термин «микросреда» относителен, им можно обозначить как участок среды, непосредственно занятый сосновой рощей, так и участок, занятый в этой роще лишайником. Критические исследования на уровне микробиотопов значительно заострили наш подход к изучению и отдельных организмов, и их сообществ; эти данные особенно ценны для расчета потоков энергии через различные популяции сообщества.

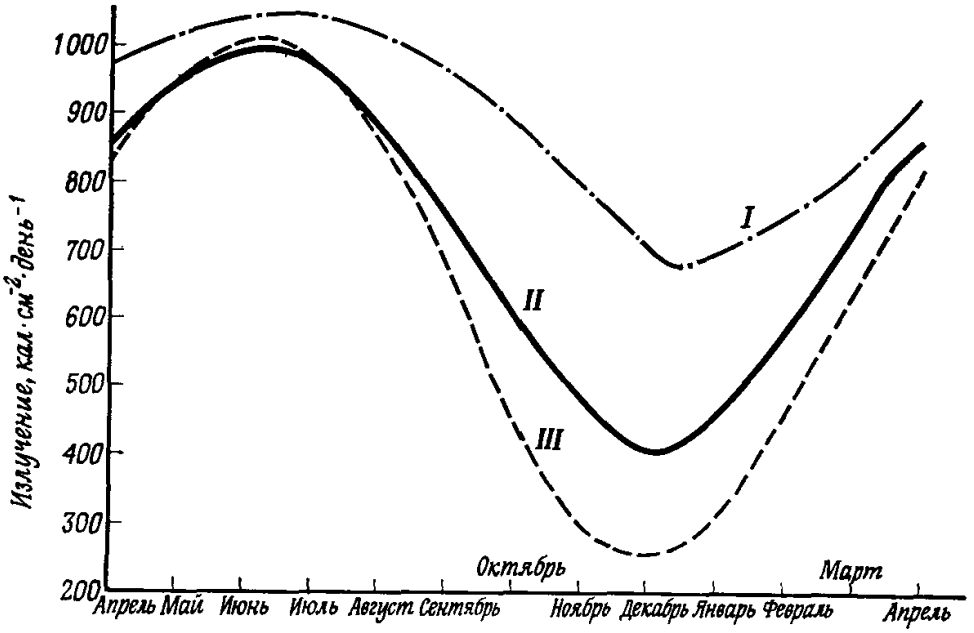
При изучении микросреды приходится уделять особое внимание техническим средствам исследования, так как серия измерений вертикальных и горизонтальных градиентов имеет гораздо более важное значение, чем единичные измерения в одной точке. Например, обычная метеостанция измеряет температуру и другие факторы в искусственном укрытии «на уровне груди» над грунтом; эта микросреда имеет отношение к человеку, но не к почвенным микроорганизмам и не к листу в кроне дерева. Таким образом, эколог должен наладить свою собственную систему слежения за факторами среды. Сейчас издано немало книг и руководств по использованию различных датчиков, например работы Платта и Гриффитса (1964) и Уодсворта и др. (1967) по наземным сообществам, работа Барнса (1959) и руководства по стандартным методам гидрологических исследований, изданные Американской ассоциацией здравоохранения в 1965 г. по водным сообществам.

Фиг. 61 весьма наглядно иллюстрирует различия в условиях разных микробиотопов тундры. Здесь приведены результаты измерения температуры в центральных районах Аляски одновременно в разных точках над снегом и под снегом во время сильного мороза. Заметим, что хотя над снегом температура воздуха составляла 60—70° ниже нуля у поверхности почвы под снегом было примерно на 80° теплее! Животные, обитающие над снегом, например карибу или песец, подвергаются воз-



Фиг. 61. Вертикальный градиент температуры в сильный мороз в центральных районах Аляски

Это крайний случай микроклиматических различий над снегом и под снегом. Измерения проводились одновременно с помощью небольших медно-константановых термопар, расставленных так, что ошибки из-за теплопроводности и радиации были сведены к минимуму, а снежный покров остался ненарушенным.



Фиг. 62. Солнечное излучение, падающее на равнинную поверхность (*II*), а также на южный (*I*) и северный (*III*) склоны экспериментального водосборного бассейна Ковнта на западе Северной Каролины.

Кривые соответствуют теоретической энергии излучения без учета влияния атмосферы и облаков; фактически автотрофный слой получает примерно вдвое меньше энергии.

действию очень низких температур, а животные, обитающие под снегом, практически живут как бы в более южной климатической зоне! На станции, где производились эти измерения, полевки рода *Microtus* были вполне активны в пятисантиметровом промежутке между снегом и почвой. Шкурка этих полевок довольно тонка, и они не очень хорошо адаптированы к сильным морозам (по сравнению, например, с полярным зайцем); и все же они выживают в области с очень холодной зимой, так как используют благоприятные условия микросреды под снегом[1].

Особенности рельефа ландшафта создают значительные микроклиматические различия. Как показано на фиг. 62, на южный склон водораздела падает гораздо больше солнечных лучей (зимой более чем в 2,5 раза больше), чем на северный склон (измерения проводились на гидрологической станции Ковита в горах Северной Каролины; фиг. 6). Различия в температуре, влажности, эвапотранспирации и других факторах часто создают совершенно разные сообщества на противоположных склонах одной долины: на северном склоне сообщества и организмы более северного типа, на южном — более южного. Сравнительное изучение северного и южного склонов — хорошая тема полевой практической работы по курсу экологии.

Как уже указывалось, животные часто используют градиенты внешних факторов среды для «регулирования» своей микросреды, для поддержания ее стабильности. В гл. 8 приведены примеры этого (фиг. 117).

6. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИНДИКАТОРЫ

Поскольку, как мы видели, специфические факторы часто довольно строго определяют, какие организмы могут жить в данном месте, мы можем использовать обратную закономерность и судить по организмам о типе физической среды. Часто бывает полезно использовать такую биологическую «проверку», особенно если перед нами стоит какая-то

[1] Роль снежного покрова в жизни животных была впервые проанализирована А. Н. Формозовым в книге «Снежный покров в жизни млекопитающих и птиц СССР», М., 1946. После этого был опубликован ряд работ по той же проблеме. — *Прим. ред.*

особая задача и если фактор (или факторы), интересующий нас, трудно или неудобно измерять непосредственно. В самом деле, экологи при изучении незнакомых ситуаций или крупных областей постоянно используют организмы в качестве индикаторов. Особенно полезны в этом отношении наземные растения. Например, на западе США, начиная с ранних работ Шанца (1911) и Клементса (1916), растения много раз использовались как индикаторы условий в воде и почве (особенно влияние этих условий на пастбищный и сельскохозяйственный потенциалы). Много работ проведено также по использованию позвоночных и растений в качестве индикаторов температурных зон; первые работы в этой области выполнены Мерриэмом (1894 и 1899). В последние годы получили распространение функциональные пробы (гл. 9, разд. 1).

Вот некоторые существенные соображения, о которых надо помнить, занимаясь экологическими индикаторами:

1. «Стено»-виды, как правило, являются гораздо лучшими индикаторами, чем «эври»-виды. Причины этого вполне ясны. Такие виды часто не особенно обильны в сообществе. Некоторые подробности об этом и концепция «верности» даются в гл. 14, разд. 5.

2. Крупные виды обычно являются лучшими индикаторами, чем мелкие, потому что, как описано в гл. 3, на данном потоке энергии может поддерживаться большая биомасса, или «урожай на корню», если эта биомасса распределена по крупным организмам. Скорость оборота у мелких организмов может быть так высока (сегодня они есть, а завтра нет), что отдельный вид, присутствующий в момент исследования, может и не быть особенно полезным экологическим индикатором. Роусон (1956), например, не нашел такого вида водорослей, который мог бы служить индикатором типов озер.

3. Перед тем как выделять в качестве индикатора тот или иной вид или группу видов, надо собрать многочисленные полевые, а если возможно, и экспериментальные данные о лимитирующем характере рассматриваемого фактора. Кроме того, надо знать возможности компенсации или адаптации; если существуют выраженные экотипы, то присутствие одной и той же группы видов в разных местообитаниях не обязательно означает, что условия в них одинаковы (об этом было сказано выше в данной главе).

4. Численные соотношения разных видов, популяций и целых сообществ часто служат лучшим индикатором, чем численность одного вида, так как целое лучше, чем часть, отражает общую сумму условий. Это особенно ясно показано при поисках биологических индикаторов разных типов загрязнения, о чем подробнее говорится в следующей главе. В Европе Элленберг (1950) показал, что флористический состав сообществ сорняков служит прекрасным количественным индикатором потенциальной сельскохозяйственной продуктивности земли.

Любопытно, что в наш атомный век открыли способность некоторых растений указывать месторождения урана (Кеннон, 1952, 1953, 1954). Когда растения с глубоко уходящими корнями, такие, как сосны и можжевельники, растут над залежами урана, в надземных частях растений концентрация урана оказывается выше, чем обычно. Нетрудно собрать листья, превратить их в золу и провести флуоресцентный анализ; если содержание урана в золе составит 2 ч. на млн, можно считать, что в данном районе находится пригодное для разработки месторождение урана. Поскольку селен часто ассоциируется с урановой рудой, растения — индикаторы селена, например виды *Astragalus* в области Скалистых гор, также могут быть полезными при поисках месторождений. Там, где уран ассоциируется с серой, полезными индикаторами могут быть накапливающие серу представители крестоцветных и лилейных.

Глава 6 Организация на уровне сообщества. Принципы и концепции

1. КОНЦЕПЦИЯ БИОТИЧЕСКОГО СООБЩЕСТВА

Определения

Биотическое сообщество — это любая совокупность популяций, населяющих определенную территорию или биотоп. Это своего рода организационная единица в том смысле, что она обладает некоторыми особыми свойствами, не присущими слагающим ее компонентам — особям и популяциям (см. принцип уровней интеграции, гл. 1, разд. 1), и функционирует как единое целое благодаря взаимосвязанным метаболическим превращениям. Биотическое сообщество представляет собой живую часть экосистемы (см. гл. 2, разд. 1). Термин *биотическое сообщество* следует понимать широко и использовать для обозначения естественных группировок различного размера — от биоты древесного ствола до биоты бескрайного леса или океана. *Основные сообщества* (major communities) характеризуются большими размерами и завершенностью организации, что обеспечивает им относительную независимость. Они нуждаются в притоке извне лишь солнечной энергии и практически не зависят от соседних сообществ. *Мелкие сообщества* (minor communities) в той или иной степени зависят от соседних сообществ. Сообщества обладают не только функциональным единством с характерной структурой трофических связей и энергетического обмена, но и некоторым композиционным единством, что обеспечивает возможность сосуществования определенных видов. Однако виды в значительной степени замещают друг друга во времени и пространстве, поэтому функционально сходные сообщества могут иметь различный видовой состав.

Объяснения

Концепция сообщества относится к числу наиболее важных понятий в экологической теории и практике. Она важна с теоретической точки зрения, подчеркивая тот факт, что различные организмы обычно образуют организованную систему, а не разбросаны по Земле случайно как независимые существа. Подобно амебе, биотическое сообщество постоянно меняет свой внешний облик (мысленно представьте себе осенний и зимний лес), однако оно обладает структурой и функциями, которые можно изучить и описать и которые являются уникальными атрибутами данной группы. В. Шелфорд — первый эколог, исследовавший биотические сообщества, — определил сообщество как «некую совокупность, относительно однородную по таксономическому составу и внешнему облику». К этому можно добавить — «и с определенной структурой пищевых связей и метаболизма». Сообщества могут быть четко ограничены и отделены друг от друга. Это наблюдается в тех случаях, когда их местообитания резко различаются; однако относительно четкие границы могут

устанавливаться и в результате взаимодействий самих сообществ. Тем не менее очень часто сообщества постепенно переходят одно в другое, без резко очерченных границ. Как будет показано в разд. 3 этой главы, целостность или прерывистость зависят от градиента изменений факторов среды.

Концепция сообщества имеет большое значение в экологической практике, так как «функционирование организма зависит от сообщества». Поэтому если мы хотим «контролировать» какой-либо вид, т. е. способствовать его процветанию или, напротив, подавить его, то часто лучше модифицировать сообщество, чем предпринимать прямую «атаку» на этот вид. Так, например, при разведении перепелов целесообразнее поддерживать специфическое биотическое сообщество, в котором сложились оптимальные условия для существования их популяции, чем выращивать и выпускать этих птиц или воздействовать на ограничивающие факторы (например, на хищников). Бороться с комарами эффективнее и дешевле, преобразуя водное сообщество (например, изменяя уровень воды), а не пытаясь непосредственно воздействовать на них ядохимикатами. Поскольку «сорняки» развиваются только при постоянном нарушении почвенного покрова, лучший способ борьбы с сорняками, растущими, например, по обочинам дорог, — это прекращение перекапывания и вспашки придорожных полос и содействие развитию стабильного растительного покрова, с которым сорняки конкурировать не могут (см. фиг. 210, *А*). Благосостояние человека, так же как существование перепела, комара или сорняка, зависит в конечном счете от природы сообществ и экосистем, на которые он воздействует.

Примеры

Концепцию сообщества, видимо, лучше всего пояснить на примере двух исследований: одно — количественное исследование, выявляющее его структурные, или «продуктивные», особенности, а другое — физиологическое изучение функциональной, или «метаболической», организации. Для иллюстрации первого описательного направления можно привести раннюю работу Фотена (1946) по исследованию биотических сообществ района северной кустарниковой пустыни в западной части Юты. В этой работе был выбран ряд «исследуемых участков», т. е. территорий, достаточно обширных, чтобы они могли быть типичными для данного района, и в то же время достаточно небольших, чтобы можно было проводить количественные исследования. За трехлетний период, пользуясь лучшими из известных в то время методов отбора проб, были тщательно определены плотность и встречаемость разных видов растений, численность и видовой состав популяций позвоночных животных (птицы, млекопитающие и рептилии) и беспозвоночных. Данные, характеризующие животное население, были сопоставлены со сведениями о физических условиях обитания, т. е. о климате, почве и влажности. Основной недостаток описательных исследований такого рода состоит в том, что микроорганизмы, входящие в состав сообществ, не поддаются учету с помощью методов «сбора образцов». Эта работа выявила наличие двух основных сообществ. сообщества полыни и сообщества лебеды, названных по наиболее заметному в каждом из них организму — растению. Температуры были одинаковы в обоих сообществах, и основным определяющим фактором оказалась влажность. Сообщество полыни (фиг. 195) занимало участки с бóльшим количеством осадков (примерно вдвое) и (или) более глубоким и проницаемым почвенным слоем, содержащим относительно мало солей. Сообщество лебеды встречалось

на более сухих участках с почвами, насыщенными минеральными солями. В пределах основного сообщества лебеды выделялся ряд хорошо развитых второстепенных сообществ, различающихся по доступности почвенной влаги. Все сообщества, основные и второстепенные, имели довольно четкие границы. Было обнаружено, что крупные животные, особенно хищники, перемещаются не только по всей территории основного сообщества, но и переходят из одного сообщества в другое. Животные помельче и многие растения, напротив, не выходили за пределы какого-либо из основных или второстепенных сообществ или были в нем особенно многочисленны.

Птицы, грызуны, ящерицы, муравьи, пауки, жуки-чернотелки, особенно хорошо адаптированные к жизни в засушливых условиях, составляли основную часть животного населения. Грызуны благодаря своей «пастбищной» и роющей деятельности играли особенно важную роль в сообществе в целом. Таким образом, эта работа выявила «операционально значимые» факторы и организмы, которые лежат в основе функционального и системного анализов (гл. 10).

Один из наиболее известных примеров исследований метаболизма сообществ представляет собой изучение системы источников Силвер-Спрингс во Флориде, проведенное Г. Одумом (1957). Эта популярная и привлекательная для туристов работа уже раз упоминалась в гл. 3 и будет снова рассматриваться в другом контексте в гл. 10. Определение «урожая на корню» сочетается в ней с измерениями на месте потока энергии и обмена веществами. Результаты суммированы на фиг. 63. Из более чем 40 выводов, сделанных на основании этой работы, мы приведем те, которые представляют общий интерес при исследовании экологии сообществ.

1. Силвер-Спрингс — это термостатическое, хемостатическое и биостатическое экологическое сообщество, находящееся в устойчивом состоянии «климакса», но подверженное сезонным изменениям.

2. Величина первичной продукции всего сообщества прямо пропорциональна интенсивности света в естественных условиях.

3. При производстве первичной продукции используется около 5,3% достигающего растения света эффективной длины волны.

4. В течение года в сообществе 8 раз происходит обновление вещества.

5. Бóльшая часть продукции расходуется на дыхание, но 12% уносится течением.

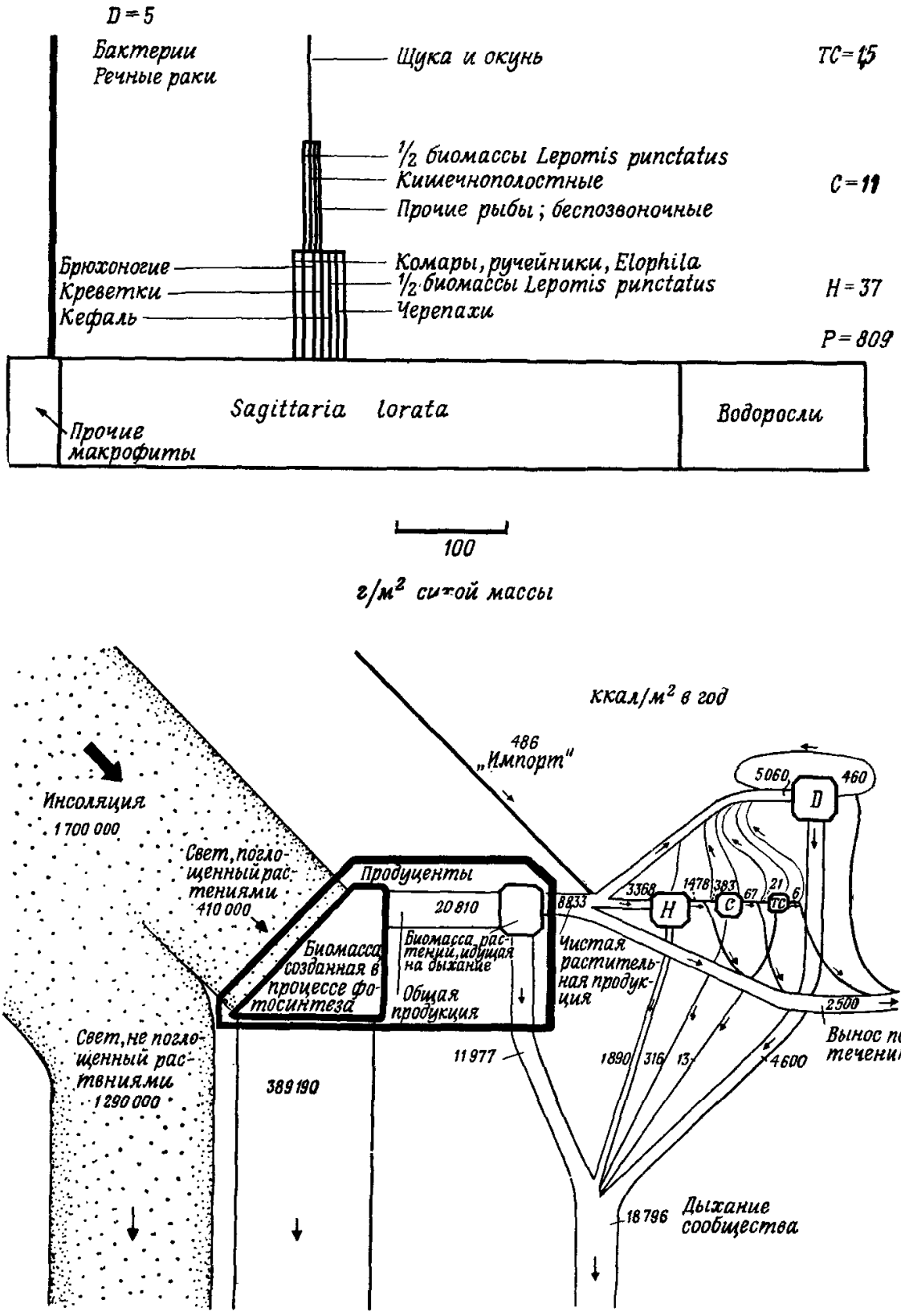
6. Вечерами в любое время года появляются в массовых количествах водные насекомые, а личиночные стадии наблюдаются редко.

7. В циклах размножения некоторых основных беспозвоночных и рыб отчетливо проявляется фотопериодизм, несмотря на постоянство температуры воды.

8. Коэффициент метаболизма сообщества (O_2/CO_2) составляет в среднем 1,38 летом и 0,95 зимой, что указывает на наличие в первичной продукции, связанной с фиксацией азота, 39% белка.

9. Бактерии составляют относительно небольшую часть биомассы «урожая на корню», однако после зеленых растений они являются основными потребителями энергии.

10. На отдельных листовых пластинках стрелолиста (*Sagittaria*) по мере роста листьев со дна водоема постоянно происходят сукцессии мелких организмов (см. фиг. 175), однако в целом весь комплекс сохраняет устойчивое состояние с некоторой постоянной картиной сукцессий, по-видимому аналогичной постоянству в распределении возрастных групп (см. гл. 7, разд. 6).



Фиг. 63. Урожай на корню (*А*) и поток энергии (*Б*) в сообществе Силвер-Спрингс (по Г. Одуму, 1957).

Средняя биомасса и ежегодный поток энергии распределены между 5 трофическими уровнями следующим образом: *P* — продуценты, *H* — растительноядные, *C* — плотоядные, *TC* — верховные хищники, *D* — редуценты, завершающие трофические цепи.

2. КЛАССИФИКАЦИЯ ЭЛЕМЕНТОВ СООБЩЕСТВА И КОНЦЕПЦИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО ДОМИНИРОВАНИЯ

Определения

Не все организмы сообщества играют одинаково важную роль в определении его природы и функций. Из сотен или тысяч видов, входящих в состав какого-либо сообщества, обычно лишь относительно немногие виды или группы оказывают на него определяющее воздействие, обусловленное их численностью, размером, продукцией и другими параметрами. Относительная роль того или иного вида в сообществе не зависит от таксономических отношений, поскольку основные регулирующие, или «руководящие», организмы часто принадлежат к различным таксономическим группам, связанным отношениями синергизма, а не конкуренции (см. гл. 7). Поэтому классификация элементов сообщества выходит за рамки таксономических (флористических и фаунистических) списков и пытается оценить действительное значение разных групп организмов в сообществе. С этих позиций логично основывать первичную классификацию на трофических или других функциональных уровнях (см. гл. 2 и 3). Сообщества, во всяком случае основные, состоят из продуцентов, макроконсументов и микроконсументов. В пределах этих групп отдельные виды или группы видов, которые принимают значительное участие в регуляции энергетического обмена и оказывают существенное влияние на среду обитания других видов, известны как *экологические доминанты*. Степень доминирования в сообществе одного, нескольких или многих видов выражается соответствующим *показателем доминирования*, который отражает значение каждого вида для сообщества в целом.

Объяснения и примеры

Классификацию биотического сообщества можно пояснить на упрощенном примере. Допустим, что мы идем по пастбищу и записываем важные организмы, которые мы заметили. После такой «переписи» в списке могут оказаться: мятлик, клевер ползучий, дуб, мясной скот, молочный скот, куры, индейки, овцы, лошади. Однако такой «таксономический» список не дает достаточно полного представления о пастбище. Тут могла бы помочь дополнительная количественная оценка.

Мятлик	— 20 га
Клевер ползучий	— 0,8 га
Дуб	— 2 дерева
Мясной скот	— 2 особи
Молочный скот	— 48 особей
Куры	— 6 особей
Индейки	— 2 особи
Овцы	— 1 особь
Лошади	— 1 особь

Теперь ясно, что мятлик доминирует среди продуцентов, а молочный скот — среди консументов. Данное сообщество — это по существу пастбище для молочного скота. Конечно, можно было бы представить и более полную картину, получив у фермера информацию о сезонных вариациях в использовании пастбища, о годовой продукции сена и молока и т. п., а также располагая сведениями о деятельности микроорганизмов в почве. В действительности на пастбище есть, конечно, и много других видов организмов, однако мятлик, скот и почвенные микроорганизмы наиболее важны с точки зрения их регулирующего воздействия на сообщество (не считая человека — основного доминанта в этом случае). В естественные сообщества может входить еще больше видов. Даже и в этом случае нередко относительно небольшое число видов оказывает-

ся определяющим в регулировании сообщества, и их можно назвать доминирующими. Это не означает, что редкие виды, число которых больше, не играют никакой роли; именно они в первую очередь определяют разнообразие — не менее важный аспект структуры сообщества, который будет рассматриваться в разд. 4. Изъятие доминанта обычно вызывает существенные изменения не только в биотическом сообществе, но и в физических факторах внешней среды (например, в микроклимате). В общем доминанты — это те виды, которые на своем трофическом уровне обладают наибольшей продуктивностью. На фиг. 63, изображающей сообщество Силвер-Спрингс, можно видеть, что стрелолист *Sagittaria* — доминирующий вид среди автотрофов. Как мы отмечали ранее, биомасса может свидетельствовать о доминировании у крупных организмов, но не всегда у мелких. Экологи используют целый ряд методов для оценки относительной значимости видов, например «площадь поперечного сечения» в лесных сообществах (площадь поперечного сечения древесных стволов) или «покрытие» на луго-пастбищных угодьях (площадь поверхности земли, занятая растениями). Такие специализированные показатели, так же как показатели численности и биомассы, применимы только в тех случаях, когда сравниваемые популяции имеют примерно одинаковые соотношения размера и метаболизма (см. гл. 3, разд. 5).

В наземных сообществах сперматофиты обычно доминируют не только среди автотрофов, но и в сообществе в целом. поскольку они обеспечивают убежищем подавляющее большинство организмов сообщества и, кроме того, оказывают разнообразное влияние на физические факторы среды. Термин «доминант» широко использовался экологами растений для обозначения «верхнего яруса», или самых высоких растений в сообществе. Клементс и Шелфорд (1939) указывали, что животные (консументы) также могут играть регулирующую роль в сообществе. Там, где растения невелики по размеру, животные могут оказывать довольно большое влияние на физические условия мест обитания. Понятие «доминирование» не применялось к сапрофитному уровню, но есть все основания признать, что среди бактерий и других сапротрофов одни виды имеют большее значение, чем другие. Пример того, как различные группы микроорганизмов доминируют на разных стадиях процессов разложения в почве, приведен в гл. 14, разд. 3.

В северных сообществах почти всегда число видов меньше, чем в южных. Так, на севере лес может на 90% состоять всего из одного или двух видов деревьев. В тропическом лесу, напротив, доминантами по тем же самым критериям могут быть более десятка видов (гл. 14, разд. 7). К тому же, как уже говорилось в разд. 1, доминантов меньше там, где физические факторы экстремальны. Таким образом, доминирование во всех экологических группах гораздо отчетливее проявляется в пустынях, тундрах и других зонах с экстремальными условиями. Иными словами, регулирующая роль в сообществах с экстремальными условиями распределена между меньшим числом видов. Уравнение для вычисления показателя «концентрации доминирования» (c) показано ниже.

Некоторые показатели видовой структуры сообществ

А. Показатель доминирования c (Симпсон, 1949)

$c = \Sigma (n_i/N)^2$, где n_i — оценка «значительности» каждого вида (число особей, биомасса, продукция и т. п.),
N — общая оценка «значительности».

Б. Показатель сходства S между двумя пробами (Серенсон, 1948)

$S = \frac{2C}{A+B}$, где A — число видов в пробе A,
B — число видов в пробе B,
C — число видов, общих для обеих проб.

Примечание: показатель несходства = 1—S.

B. Показатели видового разнообразия[1]

1) Три показателя видового богатства, или разнообразия, d (Маргалеф, 1958а; Меихиник, 1964; Одум, Кантлон и Корникер, 1960)

$$d_1 = \frac{S-1}{\log N}, \qquad d_2 = \frac{S}{\sqrt{N}}, \qquad d_3 = S \text{ на 1000 особей},$$

где S — число видов, N — число особей и т. д.

2) Показатель выровненности e (Пиелу, 1966)

$$e = \frac{\bar{H}}{\log S},$$

где $\bar{H}$ — показатель Шеннона (см. ниже), S — число видов.

3) Шенноновский показатель общего разнообразия H (Шеннон и Уивер, 1949, Маргалеф, 1968)

$$\bar{H} = -\sum\left(\frac{n_i}{N}\right)\log\left(\frac{n_i}{N}\right),$$

или $-\Sigma P_i \log P_i$,

где n_i — оценка «значительности» для каждого вида,
N — общая оценка «значительности»,
P_i — вероятность «значительности» для каждого вида $= n_i/N$.

[1] Для представления величин d_1, e и $\bar{H}$ обычно пользуются натуральными логарифмами ($\log_e$), однако для вычисления $\bar{H}$ часто применяют и логарифм с основанием 2 ($\log_2$), чтобы сразу получить эту величину в «битах на особь».

Для иллюстрации сказанного предположим, что одно сообщество состоит из 5 одинаково важных видов; выразим величину, характеризующую «значительность», числом 2 для каждого вида (исходя, например, из того, что их плотность составляет 2 организма на 1 м^2). Пусть в другом сообществе, состоящем из 5 видов, «значительность» одного вида равна 6, а всех других — только 1. При подсчете c из формулы получим величину 0,2 для первого сообщества и 0,4 — для второго, в котором доминирование более «концентрировано» (в данном примере — на одном виде). Уиттэкер (1965) вычислил показатели доминирования отдельных видов деревьев для ряда лесных массивов по доле участия каждого вида в общей чистой первичной продукции. Значения колебались в среднем от 0,99 для леса из секвойи (где практически доминирует один вид) до 0,12 и 0,18 для двух лесов в горах Смоки-Маунтинз, где доминирование, как и в тропическом лесу, было распределено между большим числом видов.

3. АНАЛИЗ СООБЩЕСТВ

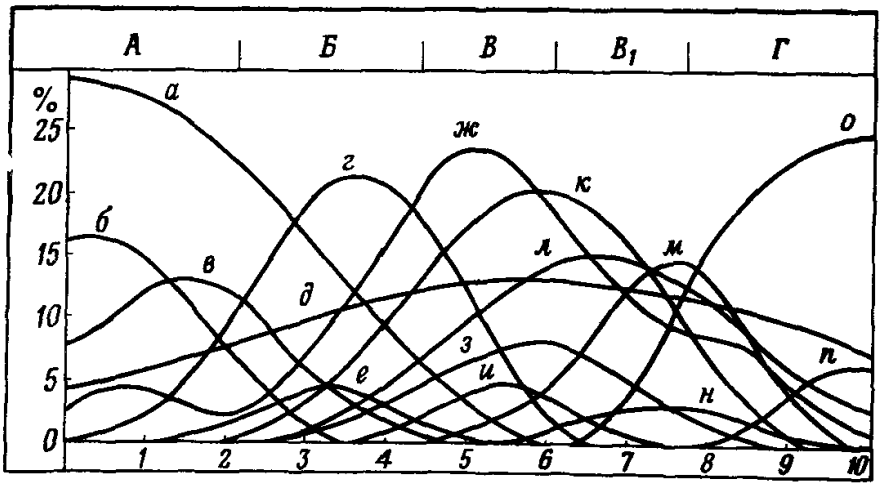
Определения

Сообщества удобно именовать и классифицировать в соответствии: 1) с основными структурными показателями, такими, как доминирующие виды, жизненные формы или виды-индикаторы; 2) с условиями обитания сообществ и 3) с функциональными особенностями, такими, как тип метаболизма сообщества. Жестких правил именования сообществ, подобно тому как это сделано для именования и классификации организмов, еще не сформулировано. Классификации, основанные на структурных особенностях, как правило, специфичны для каких-либо определенных условий среды; попытки создать на этой основе универсальную систему оказываются довольно безуспешными. Функциональные особенности позволяют лучше сравнивать сообщества, населяющие самые различные биотопы, например наземные, морские или пресноводные.

При анализе сообществ в пределах данного географического района или участка ландшафта применяют два различных подхода: 1) *зональный подход,* при котором дискретные сообщества опознаются, классифицируются и заносятся в своего рода контрольный список типов сообществ, и 2) *градиентный подход,* основанный на распределении популяций по одно- или многомерному градиенту окружающих условий или по оси, при котором место сообщества определяется по частоте распределения, показателям сходства или другим статистическим показателям. Термин *ординация* часто используют для обозначения расположения видов и сообществ по градиенту, а термин *континуум* — для всего градиента расположенных по порядку видов или сообществ. В общем, чем резче изменяется градиент внешней среды, тем более различимы или дискретны сообщества. Это объясняется не только большей вероятностью резких изменений физических условий среды, но и тем, что границы сообществ становятся более четкими в результате процессов конкуренции и коэволюции взаимодействующих и взаимозависимых видов.

Объяснения и примеры

Рассмотрим прежде всего именование и классификацию сообществ на структурной основе. Поскольку сообщества состоят из организмов, многие экологи полагают, что их всегда следует называть по наиболее важным организмам, главным образом по доминантам. Это вполне подходит для тех случаев, когда есть только один или два доминирующих вида или одна или две группы видов (может быть, роды), которые всегда четко выделяются, как, например, в пустынных сообществах полыни и лебеды, описанных в разд. 1. Во многих случаях, как показано в разд. 2, доминирующих форм гораздо больше, и такой подход гораздо менее удобен; кроме того, видовой состав сообщества может постоянно меняться, как, например, во многих сообществах планктонного типа. Как уже указывалось в гл. 2, основная реально существующая единица — экосистема, а не сообщество. Поэтому нет никаких логических доводов против того, чтобы называть сообщества по какой-либо особенности абиотической среды, если это позволяет получить четкое представление, о каком именно сообществе идет речь. Названия сообществ, подобно любым другим названиям, должны быть выразительными, но как можно более краткими, иначе эти названия не приживутся. Поэтому, чтобы найти название сообществу, лучше всего подметить какую-либо бросающуюся в глаза и устойчивую черту, биотическую или абиотическую, и использовать ее в названии. На суше такой чертой обычно могут служить крупные растения. Однако в водных сообществах это могут быть и физические условия среды, например «сообщество быстро текущих вод», «сообщество эстуариев», «пелагическое (открытое водное пространство) океаническое сообщество», «сообщество песчаного побережья». Если в состав сообщества входят хорошо заметные и весьма характерные животные, например сидячие придонные животные в литоральной зоне, сообщество можно обозначить по их названию, например «сообщество устричной банки» или «сообщество усоногих раков». Вообще говоря, в названиях сообществ не следует использовать имена высокоподвижных животных, поскольку животные компоненты сообщества вообще слишком изменчивы; лишь в редких случаях наблюдается четкое и длительное доминирование одного или двух видов. Шелфорд ратовал за использование животных в названии сообществ, чтобы подчеркнуть, что животные, так же как и растения, являются неотъемлемой частью биотического сообщества. Однако роль животных можно подчеркнуть

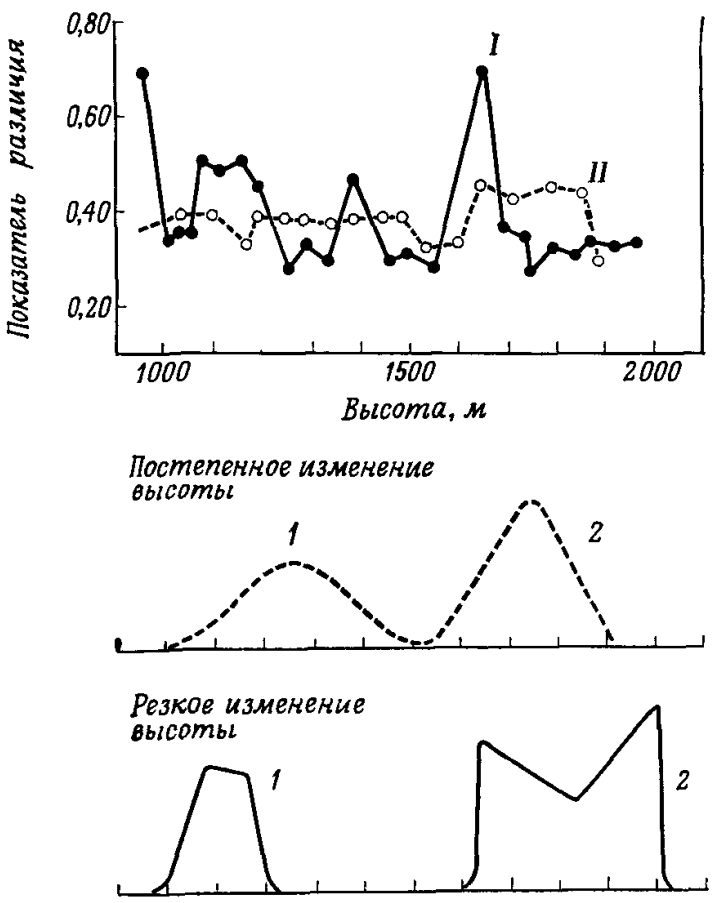


Фиг. 64. Распределение популяций доминирующих видов деревьев по гипотетическому градиенту (от 0 до 10), иллюстрирующее распределение популяций в сообществе типа «континуум» (по Уиттэкеру, 1954а)

Кривые распределения каждого вида имеют «колоколообразную» форму, причем пики относительного обилия (в процентах от общего числа деревьев) приходятся на разные точки вдоль градиента Некоторые виды устойчивы к более широкому диапазону внешних условий (обычно характеризуются меньшей степенью доминирования) по сравнению с другими В пределах основного сообщества на основе сочетаний двух или более доминантных, или индикаторных, видов или других показателей можно выделить подсообщества (*А—Г* в верхней части графика) Такое подразделение несколько условно, но полезно для целей описания и сравнения Кривые построены по данным ряда исследований распределения некоторых видов деревьев по вертикальному градиенту

и в описании сообщества, которое следует за названием. Сообществам, так же как и организмам, нужны не только названия, но и описания.

Определение границ — одна из интереснейших проблем в классификации сообществ, как и в любой другой классификации. Сообщества и виды сходны в том, что они отчетливо отделяются друг от друга, если в градиентах среды и в эволюции имеются разрывы. Последние 20 лет (с 1950 по 1970 г.) экологи растений вели оживленную дискуссию по поводу того, следует ли рассматривать наземные растительные сообщества как дискретные единицы с определенными границами (Клементс, 1905, 1916; Браун-Бланке, 1932, 1951; Добенмайр, 1966) или же как «континуум», поскольку отдельные популяции реагируют на градиенты окружающей среды до такой степени независимо, что сообщества постепенно переходят друг в друга и всякое выделение дискретных единиц произвольно (Глисен, 1926; Куртис и Мак-Интош, 1951; Уиттэкер, 1951; Гудолл, 1963, и другие). Уиттэкер (1963) иллюстрирует эти различные точки зрения следующим примером. Если бы в Национальном парке Грейт-Смоки-Маунтинз нам предложили выбрать удобную точку, с которой можно видеть весь градиент высот — от долин до гребней хребтов, мы бы заметили пять по-разному окрашенных зон: 1) многоцветный лес; 2) темно-зеленый лес из тсуги, 3) темно-красный дубовый лес; 4) красновато-коричневую дубово-вересковую растительность и 5) светло-зеленый сосновый лес на гребнях хребтов. Можно рассматривать каждую из этих зон как отдельные типы сообществ и соответственно их анализировать, а можно считать их частями *одного континуума*, которые подлежат какой-либо форме градиентного анализа; при этом выявится распределение популяций отдельных видов и их реакция на изменение условий среды в соответствии с градиентом. Такую ситуацию иллюстрирует фиг. 64, на которой показано распределение по частоте (в виде гипотетических колоколообразных кривых) 15 видов доминирующих пород деревьев (от *а* до *п*), перекрывающихся вдоль градиента, а также 5 до некоторой степени условных типов сообществ (*А, Б, В, $В_1$* и *Г*), выделе-



Фиг. 65. Градиентный анализ изменения растительности на крутом (*I*) и пологом (*II*) склонах (Билз, 1969).

Оба склона имеют одинаковую высоту (Эфиопия). *Вверху:* график показателей различия для участков, расположенных рядом по вертикальному градиенту. *Внизу:* распределение по частоте двух видов: *Acacia senegal* (*1*) и *Carissa edulis* (*2*).

ние которых основано на пиках одного или более доминантов. Можно привести много доводов в пользу того, чтобы рассматривать весь склон как одно крупное сообщество, поскольку все эти леса связаны друг с другом обменом веществ, энергии и животных в одну экосистему водосборного бассейна, которая, как подчеркивалось в гл. 2, представляет собой минимальную по размеру единицу экосистемы, поддающуюся функциональному исследованию и регулированию со стороны человека. Однако леснику или фермеру удобнее рассматривать каждую зону как отдельное сообщество, поскольку каждая из них отличается по скорости роста, качеству древесины, ценности в качестве места отдыха, подверженностью пожарам и болезням и по другим показателям.

Как это часто бывает, концепции и подходы зависят от географии. Поэтому экологи, работающие на территориях с постепенно изменяющимися условиями среды и однообразными субстратами (см. стр. 171, где обсуждается понятие «зрелые» почвы в противоположность «геологически молодым» почвам), предпочитают концепцию «континуума» и различные методы «ординации» (т. е. статистические методы распределения популяций и сообществ по градиентам). В то же время экологи, работающие на территориях с резкими изменениями среды и неоднородным рельефом, отдают предпочтение зональной концепции .Билз (1969) непосредственно сравнивал изменение растительности на крутых и на пологих склонах гор в Эфиопии.

Результаты этой работы показаны на фиг. 65. На крутом склоне наблюдается больше разрывов непрерывности, о чем свидетельствует несколько резких пиков на кривой показателей различия, вычисленных для каждой пары соседних участков (фиг. 65, вверху). Кроме того, на крутом склоне в большей степени, чем на пологих, выражена тенденция к внезапному появлению и исчезновению видов. Как показывает нижняя часть фиг. 65, кривые распределения доминирующих видов по частоте при постепенном изменении высоты близки к колоколообразной форме нормального распределения (напоминая гипотетические кривые на фиг. 64). При резком же изменении высоты эти кривые имеют резкие изломы, что указывает на более четкое разграничение популяций. Билз сделал вывод, что «вдоль крутых склонов сама растительность может образовывать разрывы, несмотря на непрерывность градиента среды,

тогда как на пологих склонах этого может и не быть» (см. также разд. 6 этой главы). Обособлению одного сообщества от другого могут способствовать три важных процесса, которые будут обсуждаться в последующих главах: 1) конкурентное исключение; 2) симбиоз между группами видов, зависящих друг от друга (оба эти аспекта рассматриваются в гл. 7), и 3) сопряженная эволюция групп видов (см. гл. 9, разд. 5). Под влиянием таких факторов, как огонь и антибиотики, также могут возникнуть четкие границы (фиг. 60). Бьюэл (1956) описывает ситуацию в парке Итаска (штат Миннесота), где в пределах основного массива кленово-липового леса имеются довольно хорошо отграниченные островки елово-пихтового леса, не связанные с изменениями рельефа. В гл. 12 описана четко выраженная зональность, наблюдаемая в морских бентосных сообществах (фиг. 162 и 168, *Б*).

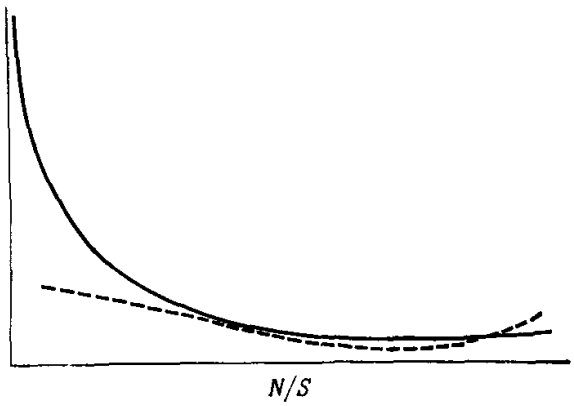
При любом анализе сообществ чрезвычайно важно учитывать фактор времени как в масштабе развития сообщества, так и в эволюционном масштабе. Эти положения подробно обсуждаются в гл. 9. Здесь достаточно сказать, что сообщества разного возраста часто весьма резко отграничены друг от друга.

Таким образом, градиентный анализ (см. исчерпывающие сводки Уиттэкера, 1967, и Мак-Интоша, 1967) наряду с более сложными и пока мало используемыми методами матричного, структурного и «многоосевого» анализа позволяет объективно выявить неоднородность структуры сообщества и связи между составляющими его популяциями. Способ разграничения и классификации сообществ зависит от цели исследования и от того, как предполагается использовать полученные данные. Напомним вновь (см. гл. 2) о двух основных подходах в экологии, а именно о «мерологическом» подходе, когда изучение начинают с частей (популяций), из которых строится система, и «холистическом» (целостном) подходе, когда изучение начинают с целого. Таким образом, отправной точкой может быть или весь «континуум», или любая из отдельных его частей.

4. ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ В СООБЩЕСТВАХ

Определения

Из общего числа видов какого-либо трофическокго уровня или сообщества в целом обычно лишь немногие имеют значительную численность, большую биомассу, продуктивность или другие показатели «значительности»; большая же часть относится к редким видам, т. е. имеет низкие показатели «значительности». Если за поток энергии в каждой трофической группе «ответственны» несколько обычных или доминирующих видов (см. разд. 2 этой главы), то *видовое разнообразие* трофической группы или сообщества определяют главным образом многочисленные редкие виды. Соотношение между числом видов и «показателями значительности» (численность, биомасса, продуктивность и т. п.) называется показателем видового разнообразия. Обычно видовое разнообразие невелико в «физически контролируемых экосистемах», т. е. в экосистемах, сильно зависящих от лимитирующих физико-химических факторов, и велико в экосистемах, контролируемых биологическими факторами. Вообще говоря, разнообразие увеличивается с уменьшением отношения отрицательной энтропии к биомассе (см. гл. 3, разд. 1). Разнообразие непосредственно связано с устойчивостью, однако не известно, до какой степени эта связь является причинно-следственной.



Фиг. 66. Общая зависимость между числом видов (S) и числом особей, приходящихся на один вид (N/S).

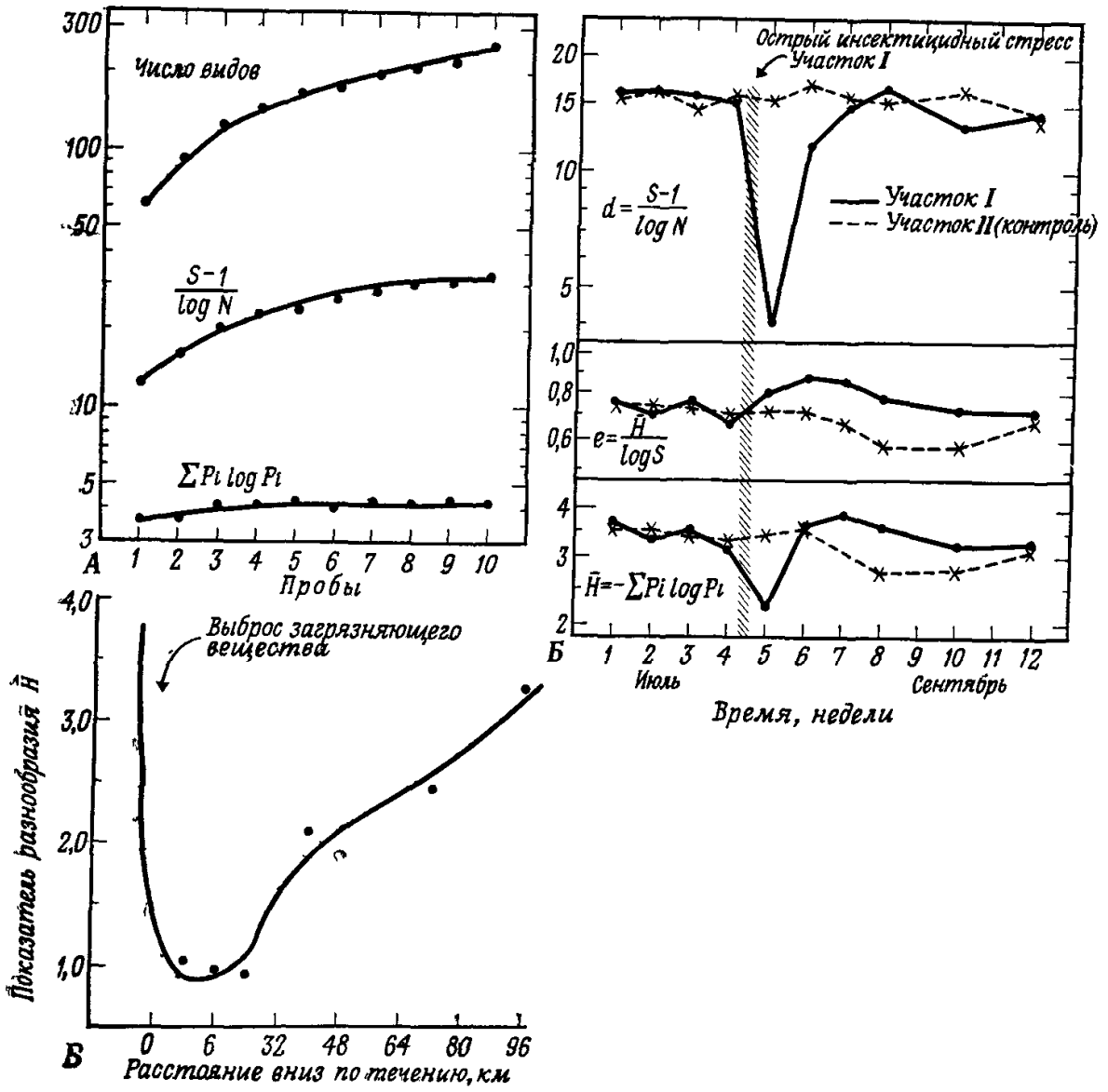
Большинство природных сообществ состоит из нескольких видов с высокой численностью (обычные, или доминирующие, виды) и многих видов, представленных небольшим числом особей (редкие виды). Суровые условия среды, загрязнение и другие виды стресса стремятся выровнять эту кривую, как показано пунктирной линией.

Объяснения

Зависимость между числом видов и их численностью (или другими показателями «значительности») описывается вогнутой кривой (фиг. 66). Обычно в состав сообщества входит несколько видов с высокой численностью и множеством редких видов с небольшой численностью, однако количественное соотношение этих показателей очень широко варьирует. Как показано на фиг. 66, под влиянием стресса кривая выравнивается, поскольку уменьшается число редких видов и вместе с тем возрастает «значительность» нескольких обычных видов (устойчивых или особенно хорошо адаптированных к стрессу), т. е. происходит «концентрация доминирования» в этих видах. Для анализа видового разнообразия в различных ситуациях используются два подхода: 1) сравнения, основанные на форме кривых обилия видов или на соответствующих уравнениях, и 2) сравнения, основанные на показателях разнообразия, которые представляют собой отношения или другие математические выражения зависимости между числом видов и их «значительностью». Использование формул для расчета нескольких типов показателей разнообразия, приведенных в разд. 2 этой главы, иллюстрирует фиг. 67, а примеры графического изображения — фиг. 68.

Важно понять, что видовое разнообразие слагается из ряда компонентов, которые могут по-разному реагировать на географические, эволюционные или физические факторы. Один из таких основных компонентов может быть назван *видовым богатством* или *компонентом многообразия;* он выражается простым отношением общего числа видов S к общему числу особей N (или к величине, характеризующей «значительность»), как в трех показателях d (см. разд. 2). Эти показатели можно использовать для сравнения сообществ, групп сообществ или групп популяций при условии, что S является линейной функцией логарифма N либо квадратного корня из N. Для выражения разнообразия используется отношение числа видов к единице площади, однако размеры проб при этом должны быть сравнимы. Часто, но далеко не всегда, оба отношения (число видов : численность и число видов : площадь) можно представить логарифмически или экспоненциально (т. е. новые виды добавляются в количествах, пропорциональных логарифму или экспоненте числа особей или площади обследованной территории).

Второй основной компонент разнообразия — это так называемая *выровненность* распределения особей между видами. Например, две системы, каждая из которых состоит из 10 видов и 100 особей, могут иметь одинаковые отношения S/N, но совершенно различные показатели выровненности в зависимости от распределения 100 особей между 10 видами. Так, в одном крайнем случае распределение может иметь вид: 91-1-1-1-1-1-1-1-1-1 (минимальная выровненность), а в другом крайнем случае — по 10 особей на вид (идеальная выровненность). Удобным показателем для этого компонента разнообразия может служить показатель e. Широко используемая функция Шеннона, или показатель H,



Фиг. 67. Некоторые примеры использования показателей видового разнообразия.

А. Влияние увеличения размера проб на два показателя разнообразия; график построен на полулогарифмической бумаге, где изображена кривая числа видов членистоногих в последовательных суммирующихся пробах, которые брали с площадок размером 0,1 м² на просяном поле (*Panicum*) в штате Джорджия (см. фиг. 7) (по Баррету, 1969). *Б* Влияние однократной обработки севином (инсектицид, сохраняющий токсичность в течение 10 дней) на популяцию членистоногих участка просяного поля площадью 0,4 га. Два компонента разнообразия (*d* и *e*), а также показатель общего разнообразия ($\bar{H}$) вычислены на основании 100 проб (по 1 м²), отбиравшихся с начала июня по конец сентября с интервалами 1—2 недели. Такие графики облегчают прямое сравнение относительных изменений, вызванных острым инсектицидным стрессом (по Баррету, 1969). *В.* Изменения шенноновского показателя разнообразия для бентоса (организмы, населяющие придонный слой водоема), исследованного вниз по течению от места выброса загрязняющих веществ (смесь бытовых и промышленных сточных вод небольшого города). Видно резкое снижение разнообразия под влиянием хронического загрязнения реки плохо очищенными сточными водами (Уилм, 1967).

отражающий так называемое количество информации (которая содержит трудно вычисляемые факториалы), объединяет оба компонента — разнообразие и выровненность — в общий показатель разнообразия. Если при сравнениях нет необходимости выделять компонент разнообразия, то удобнее всего использовать этот общий показатель (фиг. 67, *В*), поскольку он не зависит от размера проб (т. е. чтобы получить достоверные показатели для сравнения, можно ограничиться меньшим числом проб). Этот показатель также подчиняется закону нормального распределения (Бауман и др., 1970; Хатчисон, 1970), поэтому для проверки достоверности различий между средними можно использовать обычные статистические методы. Следует отметить, что и показатель e и показатель $\bar{H}$ изменяются обратно пропорционально

показателю доминирования, упоминавшемуся в разд. 2, поскольку высокие значения этих показателей указывают на низкую концентрацию доминирования.

Как подчеркивалось выше в обобщающем определении, с концепцией разнообразия связан ряд важных экологических принципов. Маргалеф (1968) выражает это таким образом: «Эколог видит в любой мере разнообразия выражение возможности построить систему с обратной связью». В таком случае большее разнообразие означает более длинные пищевые цепи, больше случаев симбиоза (мутуализм, паразитизм, комменсализм и т. д.; см. гл. 7) и большие возможности для действия отрицательной обратной связи, которая уменьшает колебания и потому повышает стабильность систем. Там, где снижен расход энергии на поддержание определенной температуры при колебаниях физических факторов среды (т. е. когда соотношение R/B невелико, см. гл. 3, разд. 1), остается больше энергии на создание разнообразия. Соответственно сообщества со стабильными условиями обитания, например дождевой тропический лес, характеризуются большим разнообразием видов, чем сообщества, подвергающиеся сезонным или периодическим воздействиям со стороны человека или естественных факторов. Однако до сих пор не установлено, в какой степени увеличение разнообразия сообщества в данном местообитании может само по себе повысить устойчивость экосистемы к колебаниям внешних физических условий. Значение разнообразия для развития и эволюции экосистем рассматривается более подробно в гл. 9. Здесь мы ограничимся замечанием, что видовое разнообразие обычно выше в сравнительно старых сообществах и ниже во вновь возникших. Хотя продуктивность или общий поток энергии влияют на видовое разнообразие, эти две величины не связаны простой линейной зависимостью. Высокопродуктивные сообщества могут характеризоваться как очень высокими показателями видового разнообразия (например, коралловый риф), так и весьма низкими показателями (например, эстуарии в умеренном поясе). Как уже упоминалось, стабильность, видимо, более непосредственно связана с разнообразием, чем продуктивность.

Рассматривая трофические уровни, хорошо изученные таксономические компоненты (такие, как популяции птиц, насекомых, бентосные водные популяции) или другие части сообщества, мы обнаруживаем, что большое влияние на видовое разнообразие оказывают функциональные связи между этими уровнями. Например, масштабы выпаса или хищничества существенно влияют на разнообразие травостоя на пастбищах или на популяции жертв. Умеренное «хищничество» часто снижает плотность доминантов, давая таким образом возможность менее конкурентоспособным видам лучше использовать пространство и ресурсы. Так, на меловых возвышенностях Англии травянистая растительность стала значительно менее разнообразной, после того как были огорожены пастбища для популяций кроликов (Харпер, 1969). Вместе с тем усиленный выпас действует как стресс, уменьшая число видов до нескольких несъедобных. Пейн (1966) нашел, что как в умеренном поясе, так и в тропиках прикрепленные организмы в приливно-отливной зоне (где пространство более ограничено, чем пища) характеризуются большим видовым разнообразием в тех местах, где активно действуют и первичные, и вторичные хищники. В таких ситуациях экспериментальное удаление хищников снижает разнообразие видов всех сидячих организмов независимо от того, питались ими хищники или нет. Пейн заключил, что «разнообразие видов на каком-либо участке непосредственно зависит от эффективности, с которой хищники предотвращают монополизацию одним видом основных необходимых условий существова-

ния». Этот вывод не всегда обязателен для местообитаний, где конкуренция за пространство менее напряженная. Человек, выступая в роли хищника, вызывает противоположный эффект, стремясь уменьшить разнообразие и способствовать развитию монокультуры.

В период с 1960 по 1970 г. среди экологов заметно возрос интерес к проблеме разнообразия видов. Это, видимо, связано с тем, что быстрое и бездумное сокращение природного разнообразия человеком заставило задуматься над последствиями всего этого для самого человека. Поэтому в конце шестидесятых годов произошел настоящий «взрыв литературы» на тему о разнообразии; литературы появилось так много, что ее даже трудно обобщить и проанализировать. В качестве отправной точки следует рекомендовать очерк Хатчинсона (1959). Хорошее представление о точках зрения и направлениях исследований дают также материалы симпозиума, изданные Вудвеллом и Смитом (1959); они особенно полезны для начинающих, поскольку авторы 19 докладов, представленных на симпозиуме, касаются зависимости между разнообразием и устойчивостью, а также значения этих концепций для деятельности человека. Краткие сводки можно найти у следующих авторов: Коннелл и Ориас (1964), Уиттэкер (1965), Мак-Артур (1965), Пианка (1967) и Мак-Интош (1967а).

Примеры

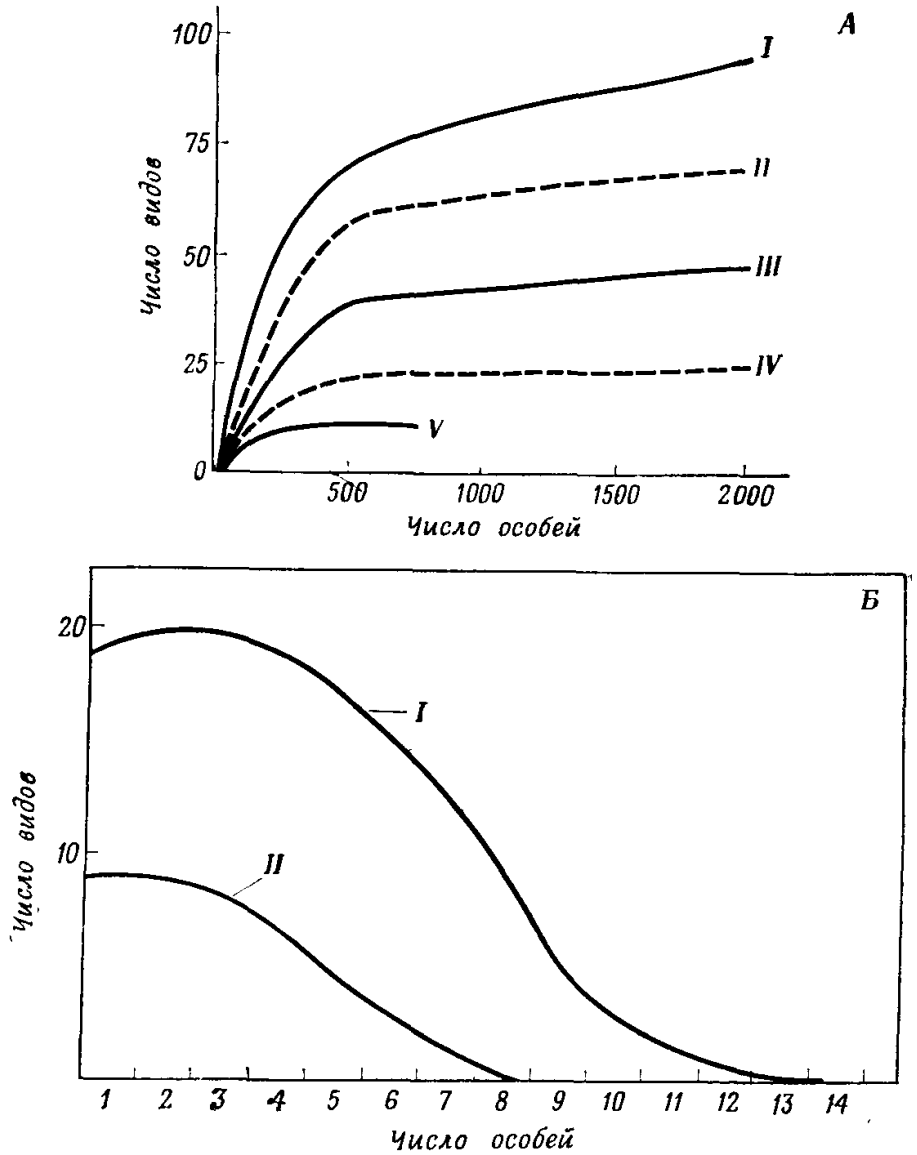
Примеры использования показателей разнообразия для оценки антропогенного стресса представлены на фиг. 67, а два типа графического анализа — на фиг. 68. Прежде чем использовать показатели разнообразия для сравнения каких-либо двух ситуаций, следует определить влияние, оказываемое на них размером проб. Один из способов определения представлен на фиг. 67, *А*. Показатели вычислены здесь для ряда последовательно суммирующихся проб членистоногих, отловленных с помощью вакуумного сачка с нескольких участков (размером по 0,1 м^2) на довольно однородном поле (фиг. 7, *А*). Как видно из фиг. 67, *А*, показатель Шеннона стабилизировался уже при 4—5 пробах (несмотря на то что при этом в пробы попала лишь небольшая часть имеющихся видов), тогда как показатель разнообразия $[(S-1)/\lg N]$ изменялся вплоть до суммы 9—10 проб.

На фиг. 67, *Б* показан эффект острого инсектицидного стресса. Заметим, что, хотя показатель разнообразия существенно снизился в результате обработки, показатель выровненности увеличился и оставался на довольно высоком уровне в течение большей части вегетационного периода. В этом примере разнообразие популяций членистоногих до обработки было невелико, причем в каждой трофической группе доминировало всего по нескольку видов. Гибель от инсектицида большого числа особей доминирующих видов привела к большей выровненности распределения по численности выживших популяций членистоногих. Если бы разнообразие популяций членистоногих до обработки было высоким, а не низким, то уменьшились бы оба компонента — и разнообразие и выровненность. Показатель Шеннона выражает взаимодействие этих двух компонентов разнообразия и поэтому отражает некую промежуточную реакцию. Хотя инсектицид, использованный в этом опыте, сохранял токсичность лишь в течение 10 дней, а резко выраженная депрессия длилась всего две недели, отклонения и колебания показателей разнообразия отмечались в течение многих недель. Этот пример иллюстрирует желательность разделения компонентов видового богатства и относительного обилия.

Тремер (1969), который анализировал эти показатели у популяций птиц, нашел, что различия в общем разнообразии сообществ разного типа от Арктики до тропиков были прежде всего результатом различий в компонентах видового богатства, а показатель относительного обилия оставался постоянно на высоком уровне (видимо, из-за территориальности многих видов, см. гл. 7, разд. 15). Далее Тремер предполагает, что разнообразие сообществ, находящихся в суровых условиях среды, зависит от относительного обилия, тогда как разнообразие сообществ в относительно благоприятных условиях обитания (биологически контролируемых) — от числа видов. На фиг. 67, *В* показано влияние бытовых и промышленных сточных вод на разнообразие бентосных (придонных) организмов в одной из рек штата Оклахома. Бентос был обеднен на протяжении примерно 100 км вниз по течению от места загрязнения. Такие сточные воды следует сначала пропускать через ряд прудов (отстойников) или подвергать какой-либо иной обработке, с тем чтобы попадающие во внешнюю среду конечные продукты не оказывали такого губительного действия (см. гл. 16). Определение показателей разнообразия — один из лучших способов выявления и оценки загрязнения (см. Уилм, 1967; Уилм и Доррис, 1968). Для этого достаточно уметь различать виды, даже не зная их названий. Ошибки, возникающие из-за трудности различения близкородственных видов или из-за того, что за отдельные виды принимаются различные стадии развития одного организма, не имеют решающего значения. Во-первых, близкородственные виды обычно не встречаются в одной пробе (см. гл. 7, разд. 17), а во-вторых, различные стадии развития сами по себе являются составными частями общего разнообразия. К тому же виды — это не единственные полезные показатели. В качестве показателя загрязнения можно использовать, например, соотношение в пробе биомассы хлорофилла и микроорганизмов (показатель будет низким в «загрязненных» реках и высоким в «чистых»).

На фиг. 68 показаны два типа графического представления видового разнообразия. На фиг. 68, *А* сравнивается видовое разнообразие основных групп беспозвоночных, населяющих придонные морские отложения разного типа, с помощью так называемого метода «разрежения» (*rarification*), при котором строится кривая зависимости между суммарным числом видов и суммарным числом особей и по форме этой кривой оцениваются различия в разнообразии (Сандерс, 1968). Неожиданно оказалось, что глубоководные морские отложения дают приют многим видам животных, хотя их плотность (число особей на 1 м^2) совсем невелика. Уменьшение видового разнообразия от мелких водоемов тропиков (кривая *I*) до эстуариев бореальной зоны (кривая *V*) подтверждает теорию о том, что устойчивость местообитаний — основной фактор, регулирующий видовое разнообразие. Другой способ графического анализа показан на фиг. 68, *Б*. Если построить кривую зависимости числа видов от числа особей, взятых с интервалами, образующими геометрическую прогрессию (например, 1—2, 2—4, 4—8, 8—16 и т. д.), то получится усеченная нормальная кривая, отличающаяся от вогнутых кривых, изображенных на фиг. 66. Как и в других случаях, под влиянием загрязнения или иных стрессовых воздействий кривая становится более плоской и снижается (т. е. в этом случае уменьшается высота моды).

Графический анализ имеет два преимущества перед показателями: 1) сглаживается влияние различий в величине проб; 2) не делается никаких специальных предположений о характере математической зависимости. Однако, подобрав уравнения для таких кривых, можно помочь выяснить, какими математическими «законами» определяется зависимость между S и N. Эта проблема выходит за пределы нашего изложе-



Фиг. 68. Использование кривых зависимости между числом видов и их обилием для сравнения видового разнообразия в различных местообитаниях.

А. Метод «разрежения», основанный на построении кривых процентного соотношения видов в отдельных пробах морских придонных отложений достаточной величины (от 500 до 3000 особей многощетинковых червей и двустворчатых моллюсков). Используется для определения числа видов в последовательно уменьшающихся пробах. В соответствии с уменьшением видового разнообразия исследованные местообитания распределяются следующим образом: мелкие водоемы тропиков (*I*), глубоководные участки моря (*II*), континентальный шельф (*III*), мелкие водоемы бореальной зоны (*IV*), бореальные эстуарии (*V*) (Сандерс, 1968). *Б.* Видовое разнообразие диатомовых водорослей в двух эстуариях сообществах в штате Техас. В загрязненном канале (Хьюстон) число видов во всех классах обилия резко уменьшалось. *I* — число видов в незагрязненном заливе. *II* — число видов в загрязненном канале (Патрик, 1967).

ния, однако мы все же сделаем первый шаг, указав, что существуют 4 основные гипотезы, классифицирующие эту зависимость как: 1) геометрическую (Мотомура, 1932); 2) нормальную логарифмическую (Престон, 1948); 3) логарифмическую (Фишер, Корбет и Уильямс, 1943) или 4) случайным образом зависящую от ниши (Мак-Артур, 1957; см. также гл. 8, разд. 1).

В табл. 18 сравнивается плотность и разнообразие популяций членистоногих на просяном поле и в естественном луговом сообществе, сменившем его через год. Приведенные значения представляют собой среднее по 10 образцам, взятым за вегетационный период. Уже через год (с 1966 по 1967) такого, так сказать, «хозяйничания природы» произошли следующие изменения: 1) значительно уменьшилось число растительноядных насекомых (фитофагов), а также общая плотность членистоногих; 2) существенно увеличился компонент разнообразия и показа-

тель общего разнообразия для каждой группы и для всего сообщества членистоногих; 3) увеличился компонент выровненности в пробе в целом и в некоторых трофических группах; 4) значительно возросло число, разнообразие и соотношение хищников и паразитов. Хищники и паразиты на просяном поле создавали только 17% плотности популяции, а на лугу — 47%, т. е. здесь они практически превосходили по численности фитофагов. Это сравнение до некоторой степени позволяет понять, почему в искусственных сообществах часто приходится применять химические или другие средства борьбы с насекомыми, тогда как в естественных сообществах в этом нет необходимости, если только дать природе возможность развивать собственные средства защиты.

ТАБЛИЦА 18

Средняя плотность и разнообразие популяций членистоногих на неубранном поле в 1966 г. по сравнению с естественным сообществом, сменившим его в ходе сукцессии в 1967 г [1]

		Растительноядные насекомые	Насекомые-хищники	Пауки	Все хищники	Насекомые-паразиты	Прочие членистоногие	Все членистоногие
Плотность, число особей на 1 м²	1966	482± ±36,0[3]	64±8,9	18±1,9	82±8,8	24±4,3	36±2,5	624± ±36,6[3]
	1967	156±13,6	79± ±12,2	38±8,0[4]	117± ±19,0	51± ±6,4[3]	31±3,1	355± ±35,8
Показатель разнообразия (d)[2]	1966	7,19± ±0,14	2,75± ±0,13	1,56± ±0,22	3,92± ±0,20	6,32± ±0,29	3,29± ±0,29	15,57± ±0,27
	1967	10,56± ±0,46[3]	5,96± ±0,52[3]	7,21± ±0,58[3]	11,42± ±0,93[3]	12,40± ±1,21[3]	4,35± ±0,30[3]	30,88± ±1,92[3]
Показатель выровненности (e)[2]	1966	0,65± ±0,021	0,76± ±0,014	0,56± ±0,083	0,77± ±0,018	0,89± ±0,019	0,72± ±0,014	0,68± ±0,019
	1967	0,79± ±0,017[3]	0,76± ±0,024	0,86± ±0,030[4]	0,80± ±0,020	0,90± ±0,013	0,85± ±0,017[3]	0,84± ±0,006[3]
Общий индекс разнообразия ($\overline{H}$)[2]	1966	2,58± ±0,082	2,04± ±0,059	1,12± ±0,216	2,37± ±0,071	2,91± ±0,072	1,96± ±0,066	3,26± ±0,092
	1967	3,28± ±0,095[3]	2,60± ±0,067[3]	2,96± ±0,101[3]	3,32± ±0,092[3]	3,69± ±0,134[3]	2,54± ±0,071[3]	4,49± ±0,075[3]

[1] Просяное поле (*Panicum*) с огороженным участком 0,4 га, на котором обитают три вида мелких млекопитающих (см. фиг. 7). Цифры представляют среднее ± стандартное отклонение.
[2] Формулы показателей представлены в разд. 2 настоящей главы; эти расчеты основаны на натуральных логарифмах.
[3] Бо́льшие значения средних сильно отличаются от меньших при 99%-ном уровне значимости.
[4] Различия значимы при 95%-ном уровне.

Следует подчеркнуть, что мы рассматривали разнообразие в *пределах сообществ* или соотношение их функциональных частей (например, долю продуцентов), а не флористическое или фаунистическое разнообразие географических территорий, на которых имеются разнообразные местообитания и смешанные сообщества, хотя сходные тенденции могут выявиться и при анализе проб из смешанных местообитаний (например, насекомых, попавших в световые ловушки). Однако региональные пробы будут отражать скорее разнообразие имеющихся местообитаний, чем видовое разнообразие какого-либо одного из них. Географическое разнообразие зависит от степени изоляции и от размера территории; на маленьких островках видов меньше, чем на больших островах, на которых в свою очередь разнообразие живых организмов меньше, чем на материках.

5. СТРУКТУРНЫЙ ТИП СООБЩЕСТВА

Определения

Распределение организмов в пространстве и их взаимодействие с внешней средой, определяют структурный тип сообщества (Хатчинсон, 1953). Различные варианты внутренней организации функционирующих сообществ организмов создают «структурное разнообразие»[1] сообщества. К ним относятся:

1) характер стратификации (вертикальная ярусность);
2) характер зональности (горизонтальные подразделения);
3) характер активности (периодичность);
4) характер пищевых связей (сетевая структура пищевых связей);
5) характер размножения (связи потомков с родителями, клоны растений и т. п.);
6) характер групповых отношений (стаи и стада);
7) характер совместной деятельности (определяемый конкуренцией, антибиозом, мутуализмом и т. п.);
8) характер стохастических связей (зависящий от случайных воздействий).

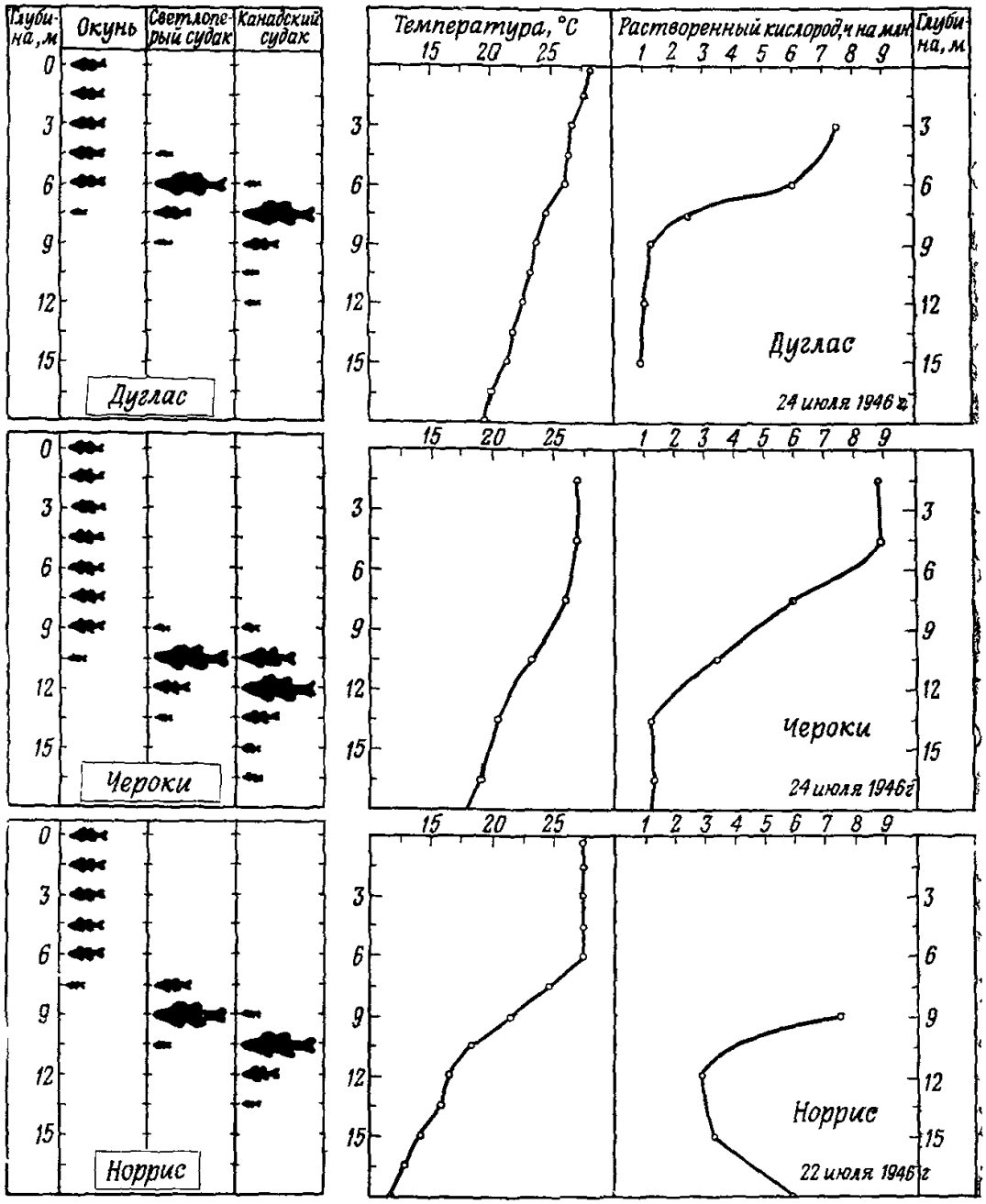
Объяснения и примеры

Облик сообщества определяется не только разнообразием видов и их относительной численностью (это обсуждалось в разд. 4). Функционирование сообщества и его стабильность зависят также от его внутренней организации и от обусловленных этой организацией типов активности. Подробное описание особенностей сообществ наземных и водных местообитаний дано во второй части книги; здесь же мы ограничимся лишь несколькими примерами.

В лесу два основных яруса — автотрофный и гетеротрофный, характерные для всех сообществ (см. гл. 2), — часто отчетливо подразделяются на дополнительные ярусы. Например, растительность может быть представлена травой, кустарником, древесными ярусами I и II; почва также отчетливо подразделяется на горизонты (фиг. 53 и 54). Такое разделение на ярусы характерно не только для прикрепленных растений или мелких организмов, но и для более крупных и подвижных животных. Например, Дауди (1947) исследовал в течение года популяции членистоногих пяти основных ярусов леса из дуба и гикори в штате Миссури. Из 240 видов насекомых, пауков и многоножек 181 вид (или около 75%) был собран в одном ярусе, 32 — в двух ярусах, 19 — в трех и только 3—5 видов — в четырех или во всех пяти ярусах, что указывает на довольно отчетливую приверженность к определенным ярусам представителей этой высокоподвижной группы организмов.

Даже птицы, которые могут за несколько секунд легко взлететь с земли на верхушки самых высоких деревьев, часто прочно привязаны к определенным ярусам, особенно в период размножения. Не только гнезда, но и целые кормовые участки зачастую приурочены к строго определенному ярусу. У высокоподвижных групп, таких, как птицы, ярусность особенно отчетливо проявляется при наличии в данном лесу ряда сходных видов (особенно близкородственных), являющихся потенциальными конкурентами. Например, в вечнозеленых лесах Новой Англии *Dendroica magnolia* занимает нижний ярус леса, *D. veres* —

[1] Пиелу (1966а) использует термин «структурное разнообразие» в более узком смысле для обозначения степени агрегации между особями одной популяции и особями другой.



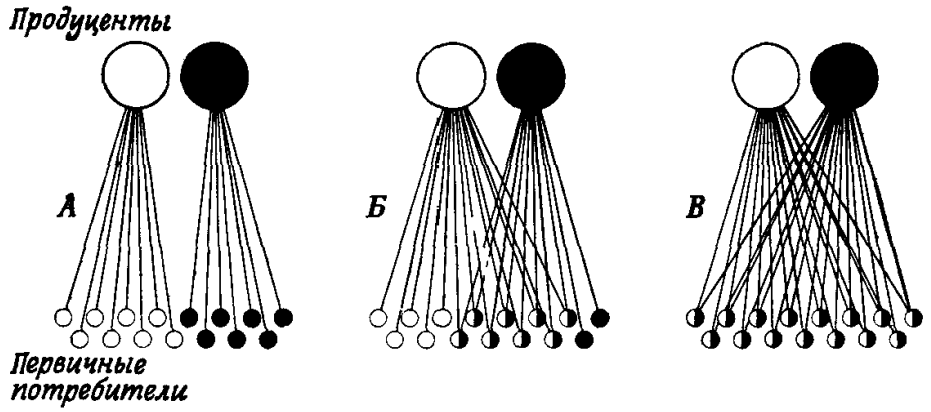
Фиг. 69. Вертикальное распределение трех непромысловых видов рыб в середине лета в трех искусственных водоемах в долине Тениесси.

На графиках справа показаны содержание кислорода и температура, определяющие глубину, к которой приурочены различные виды.

средний ярус, а *D. fusca* — верхний. Все эти виды относятся к семейству Parulidae и ведут себя сходным образом при добывании пищи. Другие виды славок обитают в одном и том же ярусе, но занимают в нем различные участки. Р. Мак-Артур и Дж. Мак-Артур (1961) показали, что в умеренной зоне видовое разнообразие, по крайней мере у птиц, связано с высотой растительного покрова и степенью его ярусности. Как уже указывалось, наблюдаемое в тропиках большое разнообразие видов связано не только со структурой сообщества, но и с другими факторами.

Чтобы представить себе крайние варианты ярусности леса, сравните по существу двухъярусный контролируемый пожарами сосновый лес (фиг. 190) с многоярусным дождевым тропическим лесом (фиг. 200).

Интересным примером стратификации популяций служит вертикальное распределение трех видов непромысловых рыб в искусственных



Фиг. 70. Реальная пищевая сеть (*Б*) и две гипотетические сети (*А* и *В*).

Реальная пищевая сеть выявлена с помощью радиоактивного изотопа ^{32}P в однолетнем сообществе, в которое входят два вида растений и 15 видов насекомых, питающихся на растениях одного или обоих видов. Реальная сеть по своему разнообразию представляет нечто среднее между двумя крайними гипотетическими типами.

водоемах в середине лета в долине Теннесси (фиг. 69). Как и во многих глубоких озерах умеренного пояса, летом в этих водоемах можно отчетливо различить два слоя: верхний теплый, богатый кислородом слой, где происходит циркуляция воды, и лежащий под ним более глубокий и холодный слой, где циркуляция воды отсутствует и где содержание кислорода часто бывает очень низким (о стратификации озер см. также гл. 11, разд. 5). Как показывает график, большеротый окунь особенно вынослив к высоким температурам (это подтверждается также тем, что он встречается в природе значительно южнее двух других видов) и держится ближе к поверхности. Два других вида держатся в более глубоких слоях воды, причем канадский стизостедион — в самых глубоких (и потому особенно холодных), которые все содержат достаточное количество кислорода. Определив содержание кислорода и температуру воды на различных глубинах, можно предсказать, где рыба должна быть особенно многочисленна. В местных газетах даже публикуют диаграммы, подобные изображенной на фиг. 69, чтобы помочь рыбакам решить, на какой глубине лучше ловить данный вид рыбы. Однако, как известно каждому рыболову, одного лишь знания того, где находится рыба, еще недостаточно для успеха, хотя это и может помочь!

В океане косяки рыб часто настолько четко приурочены к разным глубинам, что образуют резко разграниченные слои (фиг. 170).

Одно из слабых мест в исследованиях видового разнообразия, описанных в предыдущем разделе, заключается в том, что такой анализ не позволяет установить характер функциональной связи между видовыми популяциями. Мы лишь *допускаем,* что высокое отношение числа видов к числу особей свидетельствует о сложной пищевой сети с разного рода взаимодействиями и устойчивости, создаваемой обратной связью. Более совершенный подход заключается в непосредственном определении разнообразия звеньев и связей в реально существующей пищевой сети. Преципитиновые тесты (см. Демпстер, 1960), или, как подробно описано в гл. 17, метод радиоактивных изотопов, дают возможность проследить путь энергии и вещества от популяции одного вида к популяции другого (Вигерт, Ю. Одум и Шнелл, 1967). На фиг. 70, *Б* показана в качестве примера часть пищевой сети, исследованная с помощью радиоактивного ^{32}P. В этом примере рассматривается однолетнее сообщество с двумя основными доминирующими видами растений и более чем 120 видами членистоногих, которые связаны с надземным травянистым ярусом. Из них лишь 15 видов действительно питались на обоих растениях, что было установлено наблюдениями за перемещением изотопа,

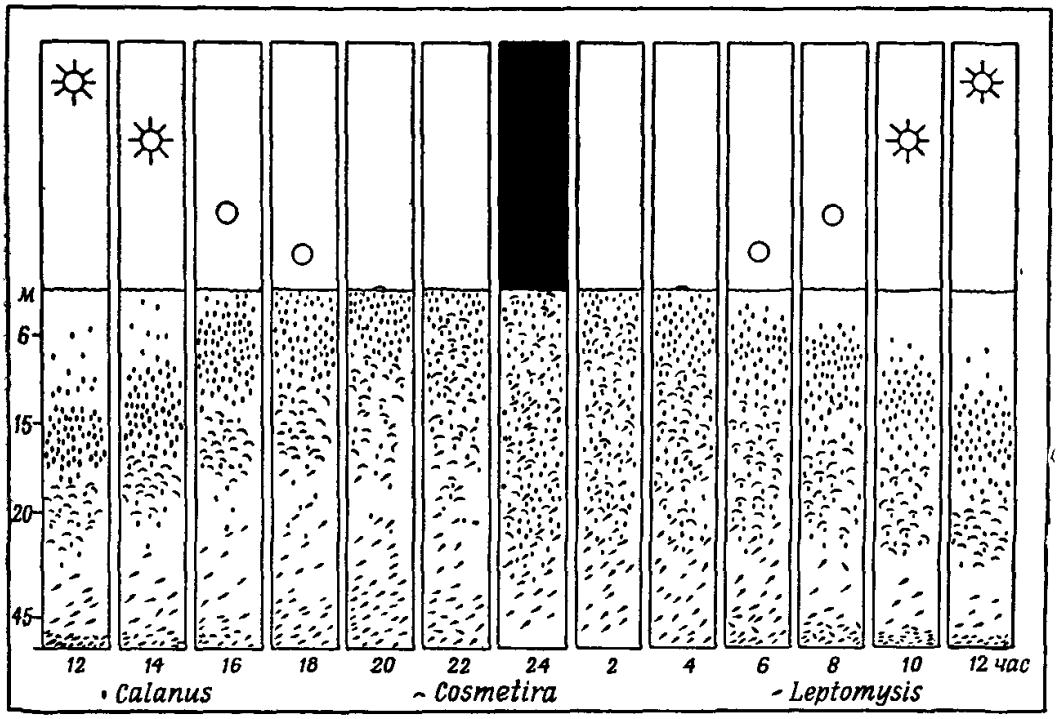
проводившимися в течение 6 недель в середине лета. Таким образом, бóльшая часть видов животных, в сущности, не входила в первое звено пищевой цепи. Конечно, многие из них были хищниками или паразитами, однако большинство использовало растения главным образом как убежища, а питалось менее обычными, не помеченными изотопом растениями или детритом, микроорганизмами и т. д. Как показывает фиг. 70, на одном из доминирующих видов (известно, что он выделяет антибиотики) «паслось» меньше видов, чем на другом. Разнообразие пищевой сети (которое можно определить по числу прослеженных путей и связей) оказалось промежуточным между двумя крайними гипотетическими моделями с низким и высоким видовым разнообразием (фиг. 70, *А* и *В*).

Поскольку все сообщества, кроме глубоководных, почвенных и пещерных, испытывают на себе в течение суток изменение интенсивности света и температуры, можно ожидать, что в активности основной части популяций в большинстве сообществ наблюдается периодичность, связанная прямо или косвенно с этими изменениями. Термин «суточная периодичность» относится к явлениям, которые повторяются с интервалами в 24 ч или немного меньше, а термином «циркадный ритм» обозначают стойкую периодичность, которая регулируется биологическими часами, обеспечивающими сопряженность ритма окружающей среды с физиологическим ритмом (см. гл. 8, разд. 6). Периодичность сообщества является результатом синхронной активности в течение дня и ночи целых групп организмов. Некоторые, например, активны только ночью (ночные), другие — днем (дневные), а третьи — только в сумерки (сумеречные).

Поразительным примером *суточной периодичности* в водоемах служит вертикальная «миграция» зоопланктона в морях и озерах. Веслоногие и ветвистоусые рачки, различные личиночные формы и т. п., образующие мощные скопления планктона, ночью обычно движутся вверх, к поверхности воды, а днем — вниз (фиг. 71). Хотя очевидно, что свет играет здесь роль контролирующего фактора, эти суточные миграции весьма сложны и их физиологические механизмы не вполне выяснены. Разные виды, а иногда и разные стадии одного вида реагируют на внешние условия по-разному; поэтому организмы не стремятся скапливаться все в одном месте, однако в целом стратификация выявляется днем значительно более четко, чем ночью.

Почти для всех сообществ характерна также *сезонная периодичность*, что нередко приводит почти к полному изменению структуры сообщества в течение года. В гл. 5 мы рассмотрели роль температуры, фотопериодизма, чередования влажных и сухих сезонов, пожаров и других сезонных явлений в регулировании структуры и функций сообществ. В умеренной зоне температура зависит от длины дня. Леопольд и Джонс (1973) нашли, например, что сроки цветения растений и прилета мигрирующих птиц больше варьируют из года в год ранней весной, когда решающую роль играет температура, чем поздней весной, хотя эксперименты (проведенные другими исследователями) показывают, что во многих случаях решающим фактором является продолжительность дня.

Хотя обычно принято различать четыре времени года (весна, лето, осень и зима), экологи, изучая наземные и водные экосистемы умеренной зоны, нашли, что ранняя весна отличается от поздней и ранняя осень — от поздней не меньше, чем осень и зима. Поэтому периодичности сообществ, видимо, больше соответствовало бы деление года на шесть времен: время спячки (зима), начало пробуждения (ранняя весна), пробуждение (поздняя весна), летняя спячка (раннее лето), окончание сезона активности (позднее лето) и осень.



Фиг. 71. Вертикальная суточная миграция трех планктонных организмов: веслоногого рачка *Calanus finmarchicus,* медузы *Cosmetira pilosesella* и мизиды *Leptomysis gracilis* в северной части Атлантического океана.

6. ЭКОТОНЫ И КОНЦЕПЦИЯ КРАЕВОГО (ПРИГРАНИЧНОГО) ЭФФЕКТА

Определения

Экотон представляет собой переход между двумя или более различными сообществами, например между лесом и лугом или между мягким и твердым грунтом морских сообществ. Это приграничная зона, или зона «напряжения», которая может иметь значительную линейную протяженность, но всегда бывает уже территории самих соседних сообществ. Обычно в экотонное сообщество входит значительная доля видов каждого из перекрывающихся сообществ, а иногда также и виды, характерные только для экотона. Часто как число видов, так и плотность популяций некоторых из них в экотоне выше, чем в лежащих по обе стороны от него сообществах. Тенденция к увеличению разнообразия и плотности живых организмов на границах сообществ известна под названием *краевого эффекта.*

Объяснения

Как уже отмечалось в разд. 3 этой главы, сообщества часто изменяются постепенно, образуя градиенты, но могут также изменяться довольно резко. В последнем случае можно ожидать, что между двумя конкурирующими сообществами возникнет зона напряжения. При поверхностном наблюдении не сразу становится очевидным, что сообщество переходной зоны нередко отличается особенностями, которые отсутствуют у сообществ, граничащих с экотоном. Например, если экотон занимает не очень узкую полоску территории, то в области перекрывания можно найти такие местообитания, а следовательно, и организмы, которых нет ни в одном из самих этих сообществ. Поскольку в хорошо развитых экотонных сообществах могут жить организмы, характер-

ные для каждого из пограничных сообществ, а также виды, обитающие только на территории экотона, то не удивительно, что разнообразие и плотность животного населения в экотоне будет выше (краевой эффект). Более того, некоторым видам для своего обитания и нормальной жизнедеятельности требуется два, а иногда и больше сообществ, существенно различающихся по структуре (например, для куропатки, см. фиг. 60). Организмы, которые преимущественно обитают, наиболее многочисленны или проводят большую часть времени на границах между сообществами, нередко называют «пограничными» видами.

Примеры

В наземных сообществах концепция «краевого эффекта» особенно применима к популяциям птиц. Бичер (1942) попытался провести полный учет птичьих гнезд на территории, занятой рядом сообществ, обитающих на болотистых и возвышенных участках. Оказалось, что на большом болоте, сплошь поросшем рогозом, гнезд было меньше, чем на равноценной по площади территории, где то же самое растительное сообщество образовало множество разбросанных маленьких участков. В целом плотность популяций птиц возрастала с увеличением отношения длины границ к площади, занимаемой сообществом. Хорошо известно, что плотность певчих птиц выше на территории разного рода усадеб, в окрестностях колледжей и тому подобных местах, которые состоят из смешанных местообитаний и, следовательно, характеризуются большей протяженностью «границ» по сравнению с большими однородными участками леса или полей.

Как подчеркивалось выше, экотоны могут иметь характерные виды, отсутствующие в соседних сообществах, которые участвуют в образовании этих экотонов. Например, при изучении популяций птиц в сообществах, находящихся на разных стадиях развития (см. табл. 39), пробные площадки были выбраны с таким расчетом, чтобы уменьшить влияние границ с другими сообществами. Было обнаружено, что на одной из стадий плотность 30 видов птиц составляла не менее 5 пар на 100 акров (40 га). Однако известно еще около 20 видов птиц, которые обычно гнездятся в горных местообитаниях этого района; 7 из них были найдены в небольшом числе, а остальные 13 видов вовсе отсутствовали на обследованной однородной территории (в том числе такие обычные виды, как дрозды, пересмешники, спизеллы и трупиалы). Многим из них деревья необходимы как места гнездования или как наблюдательные пункты, однако питаются они чаще всего на земле, в траве или на других открытых участках. Поэтому их требования к местообитаниям лучше всего удовлетворяются в экотонах между лесными и травянистыми или кустарниковыми сообществами, а не в местах, занятых лишь одним из этих сообществ. В рассматриваемом примере около 40% обычных видов (20 из 50), размножающихся в этом районе, можно считать в основном или полностью экотонными.

Одним из обычных типов экотонов, наиболее важных для человека, является опушка леса. Опушку можно определить как переходное сообщество между лесным и травянистым или кустарниковым сообществами. Где бы ни поселился человек, он стремится сохранить поблизости от своих жилищ сообщества опушек. Так, например, если он селится в лесу, он сокращает лес до отдельных небольших участков, перемежающихся лугами, возделанными полями и другими более открытыми местообитаниями. А поселившись на открытом месте, сажает деревья, создавая подобную же мозаичную структуру ландшафта. Некоторые виды, обычные для леса или степи, способны выжить на опушке, создан-

ной человеком. Другие же, хорошо адаптировавшиеся к жизни на опушках, особенно многие виды «сорняков», птиц, насекомых и млекопитающих, часто увеличиваются в числе и расширяют свой ареал по мере создания человеком местообитаний опушек (см. гл. 5, разд. 3 и гл. 8, разд. 4).

В заключение этой темы следует подчеркнуть, что увеличение плотности животных в экотонах — явление не универсальное. Многие организмы ведут себя противоположным образом. Так, не вызывает сомнений, что плотность деревьев на опушках значительно ниже, чем в лесу. Охотничье-промысловые животные широко используют экотоны, однако Бэрик (1950) показал, что для лани и куропатки в районе Адирондека экотоны, видимо, не имеют существенного значения. Очевидно, экотоны приобретают большее значение там, где человек коренным образом преобразует естественные сообщества. В Европе, например, где от лесов большей частью остались лишь узкие полоски, дрозды и другие лесные птицы охотнее живут в городах и пригородах, чем родственные им виды в Северной Америке.

7. ПАЛЕОЭКОЛОГИЯ: СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ В ПРОШЛЫЕ ВЕКА

Определения

Ископаемые остатки и другие материалы свидетельствуют о том, что в прошлом организмы были иными и достигли современного состояния в процессе эволюции. Отсюда естественно предположить, что структура сообществ и характер окружающей среды также были другими. Изучение сообществ и климатов прошлого помогает нам понять современные сообщества. Это предмет исследования палеоэкологии — науки на стыке экологии и палеонтологии, которую С. Кейн (1944) определил как изучение «биоты прошлого с использованием в той мере, в какой это возможно, экологических концепций и методов» или более широко — как изучение «взаимодействия земли, атмосферы и биосферы в прошлом». Палеоэкология исходит из следующих общих допущений: 1) в различные геологические периоды действовали одни и те же экологические принципы; 2) об экологии ископаемых организмов можно судить на основании того, что известно об эквивалентных им или родственных современных видах.

Объяснения

С тех пор как Чарлз Дарвин создал теорию эволюции, многие ученые увлеклись реконструкцией жизни прошлого на основе изучения обнаруженных ископаемых остатков. Теперь стало возможным представить полную картину эволюции многих видов, родов и более высоких таксономических групп. Во всех элементарных учебниках биологии описана история эволюции скелета лошади от четвероногого животного размером с лису до его современного состояния. Однако что же окружало лошадь на разных стадиях ее развития? Чем она питалась, в каких условиях обитала, какова была плотность ее популяций? Какие хищники ей угрожали и с кем она конкурировала? Какой в это время был климат? Как эти экологические факторы содействовали естественному отбору, играющему формирующую роль в структурной эволюции? Конечно, некоторые из этих вопросов так и останутся без ответа. Однако, связав количественные данные по ископаемым остаткам с определенным местом и временем, ученые могут получить некоторое представление о природе сообществ прошлого и о формах, которые в них доминиро-

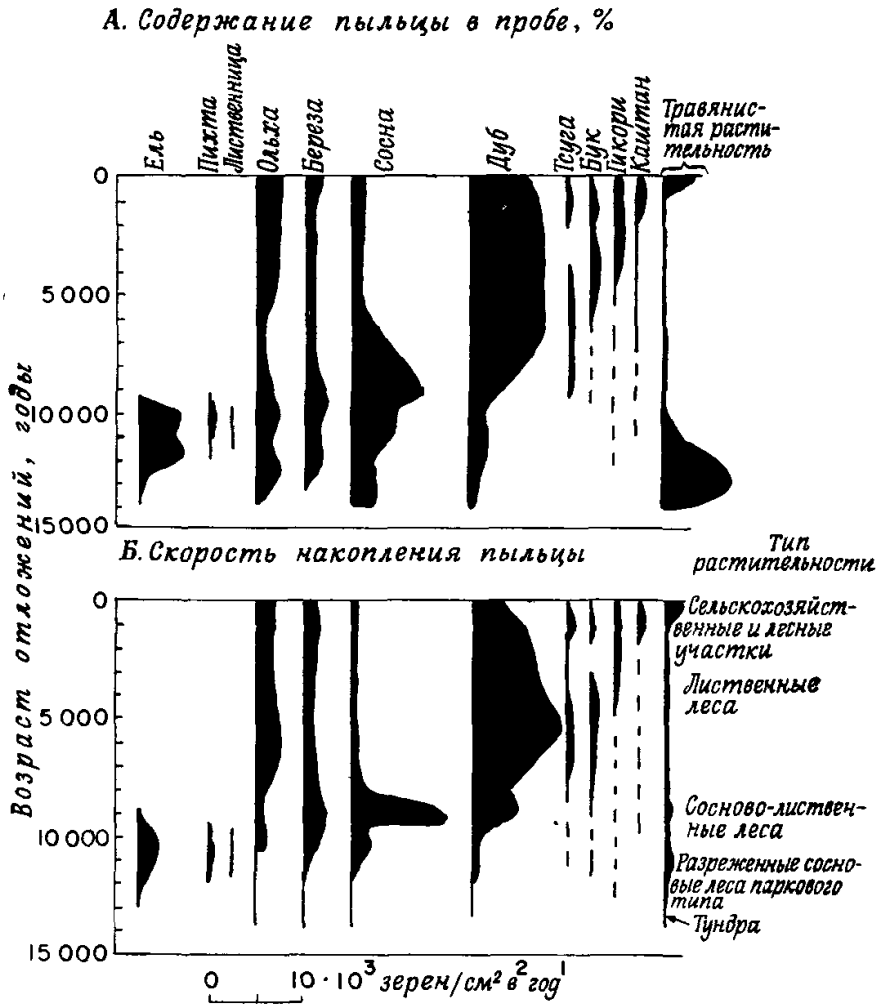
вали. А сопоставление этих данных с геологическими данными может помочь в реконструкции климатических и других физических факторов, существовавших в то время. Благодаря развитию метода радиоактивного определения возраста и использованию некоторых других современных геологических методов мы получили возможность установить время, когда жила та или иная группа ископаемых организмов.

До недавнего времени вопросам, перечисленным в предыдущем абзаце, уделялось очень мало внимания. Палеонтологи были заняты описанием своих находок, определением их таксономического положения и интерпретацией этих данных в свете эволюционной теории. По мере накопления подобной информации, которая становилась все более обширной, возрастал интерес к эволюции групп. В связи с этим и возникла новая ветвь науки — палеоэкология. Таким образом, палеоэкологи по ископаемым находкам пытаются определить, как организмы прошлого взаимодействовали друг с другом, как они реагировали на физические условия среды, как происходило изменение сообществ во времени. В основе палеоэкологии, так же как и палеонтологии, лежит допущение, что «законы природы» в прошлом были такими же, как и сейчас, и что организмы прошлого и настоящего, имеющие сходный тип организации, должны быть сходны также по характеру поведения и по экологическим признакам. Например, если ископаемые остатки свидетельствуют о том, что 10 000 лет назад на месте теперешнего леса из дуба и гикори рос хвойный лес, у нас есть все основания считать, что 10 000 лет назад климат был холоднее, поскольку виды хвойных, как известно, приспособлены к более холодному климату, чем дубы или гикори.

Примеры

Поскольку в гл. 9 прослежен общий характер эволюции сообществ на протяжении всей истории Земли, мы приведем лишь выборочные примеры изучения сообществ в недавнее геологическое время.

Ископаемая пыльца растений дает великолепный материал для реконструкции наземных растительных сообществ, которые существовали со времен плейстоцена. Диаграмма на фиг. 72 показывает, как путем определения доминирующих видов деревьев можно реконструировать природу послеледниковых сообществ и климат тех времен. Отступая, льды нередко оставляли углубления, которые затем превратились в озера. Пыльца растений, растущих вокруг озера, опускается на дно и фоссилизируется в донном иле. Такое озеро может постепенно заполниться и превратиться в болото. Вертикальный разрез болота или дна озера дает нам хронологическую последовательность событий, по которой можно определить соотношение пыльцы разных видов в разное время. Так, на фиг. 72 в пробах «старейшей» пыльцы представлена главным образом пыльца пихты, ели, лиственницы, березы и сосны, что свидетельствует о холодном климате. Смена их пыльцой дуба, тсуги и бука указывает на то, что несколько тысяч лет назад господствовал теплый влажный климат. В то же время преобладание пыльцы дуба и гикори свидетельствует о теплом сухом периоде, сменившемся позднее несколько более холодным и влажным климатом в наиболее современной части профиля. Наконец, в пыльцевом «календаре» ясно отражены результаты недавней вырубки лесов человеком — в пробах повысилось содержание пыльцы травянистых растений. Пыльцевые диаграммы Европы зарегистрировали даже последствия эпидемии черной оспы, приведшей к упадку сельского хозяйства. Это отразилось в уменьшении доли пыльцы травянистых растений в осадочных отложениях, датированных тем же временем, к которому относится массовая гибель людей.



Фиг. 72. Распределение пыльцы ископаемых растений в пробах отложений озер на юге Новой Англии (Девис, 1969).

А. Число пыльцевых зерен каждой группы видов, выражеиное в процентах от общего числа зерен в пробе. *Б.* Оценка скорости отложения пыльцы для каждой группы растений. Днаграмма, основанная на скорости отложения, дает лучшее представление о количественном характере растительности в период после плейстоцена, чем диаграмма, основанная на процентных отиошениях.

Фиг. 72 иллюстрирует также, каким образом совершенствование количественных методов может изменить интерпретацию ископаемых данных. Если изобразить графически относительное содержание пыльцы разных видов в общем содержании пыльцы в пробе (обычный метод, применявшийся, во всяком случае, до недавнего времени), то создается впечатление, что Новая Англия в период от 12 до 10 тысяч лет назад была покрыта густыми пихтовыми лесами. Однако после того, как радиоуглеродный метод определения возраста дал возможность установить *скорость отложения пыльцы* в датированных слоях и были построены графики этих скоростей (фиг. 72, *Б*), стало очевидным, что 10 тысяч лет назад деревьев в Новой Англии вообще было мало и ее растительность представляла собой парковый лес из пихты, вероятно, сходный с тем, который тянется в настоящее время вдоль южной границы тундры. Это служит хорошим примером того, от чего постоянно предостерегают статистики: не увлекайтесь процентами — они могут сбить с правильного пути.

В океане наилучшие сведения часто дают раковины и скелеты животных. Особенно удобны для исследования видового разнообразия ракушечники, которые можно использовать таким же образом, как и современные популяции (фиг. 68, *А*). Валлентайн (1968) приводит интересную модель (табл. 19), которая показывает, как важно отличать раз-

ТАВЛИЦА 19

Сравнение видового разнообразия бентосных раковинных моллюсков на морском континентальном шельфе по градиенту, тянущемуся от экватора до Северного полюса, в течение теплого (I) и холодного (II) геологических периодое (Валлентайн, 1968)

Широтные зоны	I		II	
	число видов	суммарное число видов (начиная с экватора)	число видов	суммарное число видов (начиная с экватора)
6 (полюс)	850	1000	250	2050
5	875	1000	400	2000
4	900	1000	550	1825
3	925	1000	700	1625
2	950	1000	850	1350
1 (экватор)	1000	1000	1000	1000

нообразие «внутри сообщества» от географического, или «внутриградиентного», разнообразия.

Как видно из таблицы, в те геологические периоды, когда полюс не был покрыт льдом (табл. 19, *I*), придонная фауна северного моря была гораздо богаче видами, чем сейчас (табл. 19, *II*). Однако в целом на градиенте, идущем от полюса к экватору, сейчас видов бентосных моллюсков вдвое больше, чем было тогда, потому что крутой градиент стимулирует видообразование.

Глава 7 Организация на популяционном уровне. Общие представления и понятия

1. СВОЙСТВА ПОПУЛЯЦИОННОЙ ГРУППЫ

Определения

Популяция, определяемая как группа особей одного вида (или иные группы, в которых организмы могут обмениваться генетической информацией), занимающая определенное пространство, обладает многими признаками; эти признаки хотя и выражаются лучше всего в виде статистических функций, характеризуют группу как целое, а не отдельных особей в группе. Вот некоторые из этих признаков: плотность, рождаемость, смертность, распределение организмов по возрастам, биотический потенциал, характер распределения в пределах территории и тип роста. Популяции обладают также генетическими характеристиками, непосредственно связанными с их экологией, а именно: способностью к адаптации, репродуктивной (дарвиновской) приспособленностью и устойчивостью, т. е. способностью в течение длительного времени производить потомство (Добржанский, 1968).

Объяснения

Популяция, как это хорошо выразил Парк (см. Олли и др., 1949), обладает «биологическими особенностями», которые она разделяет со всеми составляющими ее организмами, и «групповыми особенностями», которые служат уникальными характеристиками группы. К «биологическим особенностям» следует отнести наличие жизненного цикла популяции, ее способность к росту, дифференцировке и самоподдержанию. Популяция имеет определенную организацию и структуру, которые можно описать. К «групповым особенностям» относятся такие, как рождаемость, смертность, возрастная структура популяции и генетическая приспособленность; эти признаки относятся только к популяции. Особь рождается и умирает, имеет тот или иной возраст, но применительно к особи нельзя говорить о рождаемости, смертности или возрастной структуре — характеристиках, имеющих смысл только на уровне группы. Как отмечено выше (см. «Определения»), популяционные признаки можно разделить на две категории: 1) признаки, связанные с количественными соотношениями и структурой, и 2) признаки, характеризующие общегенетические особенности популяции (их три). Они будут рассмотрены в следующих разделах.

Используя простые лабораторные популяции, находящиеся в контролируемых условиях, можно измерить многие из упомянутых групповых признаков и изучить влияние на них различных факторов. В природных популяциях измерить эти признаки трудно или невозможно. До некоторой степени эти трудности удается преодолевать по мере развития методов исследования популяций. Поэтому разработка более совершен-

ных методов измерения популяционных признаков у различных организмов, имеющих важное значение, — весьма плодотворное направление современных экологических исследований. Сомнительно, однако, что даже при значительном усовершенствовании методов все популяционные признаки можно будет измерять в природе с одинаковой точностью. К счастью, для того чтобы получить адекватную картину популяции, измерять их все нет необходимости. Часто один показатель можно рассчитать по данным о другом. Таким образом, точное измерение одного или двух показателей может оказаться более ценным, чем приближенное измерение нескольких.

2. ПЛОТНОСТЬ ПОПУЛЯЦИИ И ПОКАЗАТЕЛИ ОТНОСИТЕЛЬНОЙ ЧИСЛЕННОСТИ

Определения

Плотность популяции — это ее величина по отношению к единице пространства. Обычно ее определяют и выражают числом особей или биомассой популяции на единицу площади или объема (например, 200 деревьев на 1 га, 5 млн. диатомовых водорослей на 1 м^3 воды, 200 кг рыбы на 1 га поверхности водоема). Как было отмечено в гл. 2, единицами биомассы могут служить самые разные показатели, от сухого веса до содержания ДНК и РНК. Иногда важно проводить различие между *средней плотностью,* т. е. числом особей (или биомассой) на единицу всего пространства, и *специфической, или экологической, плотностью*[1] — числом особей (или биомассой) на единицу заселенного пространства (т. е. доступной площади или объема, которые фактически могут быть заняты популяцией). Часто важнее знать, изменяется ли (увеличивается или уменьшается) популяция, нежели ее величину в каждый данный момент. В таких случаях полезно использовать показатели *относительной численности;* они могут относиться к определенным промежуткам времени (например, число птиц, замеченных в течение часа) или выражаться в процентах (скажем, процент пробных площадок, занятых определенным видом растения).

Объяснения

Предпринимая исследование популяции, следует прежде всего обратить внимание на ее плотность. Можно сказать, что биология становится экологией, когда задается вопрос «какие» или «сколько». Влияние, которое популяция оказывает на сообщество и экосистему, зависит не только от того, из каких организмов она состоит, но и от того, сколько их, другими словами, от плотности популяции. Так, одна корова на кукурузном поле площадью 100 га не окажет сколько-нибудь существенного влияния на урожай и не доставит фермеру забот, но 1000 коров на 100 га — это уже нечто совсем иное!

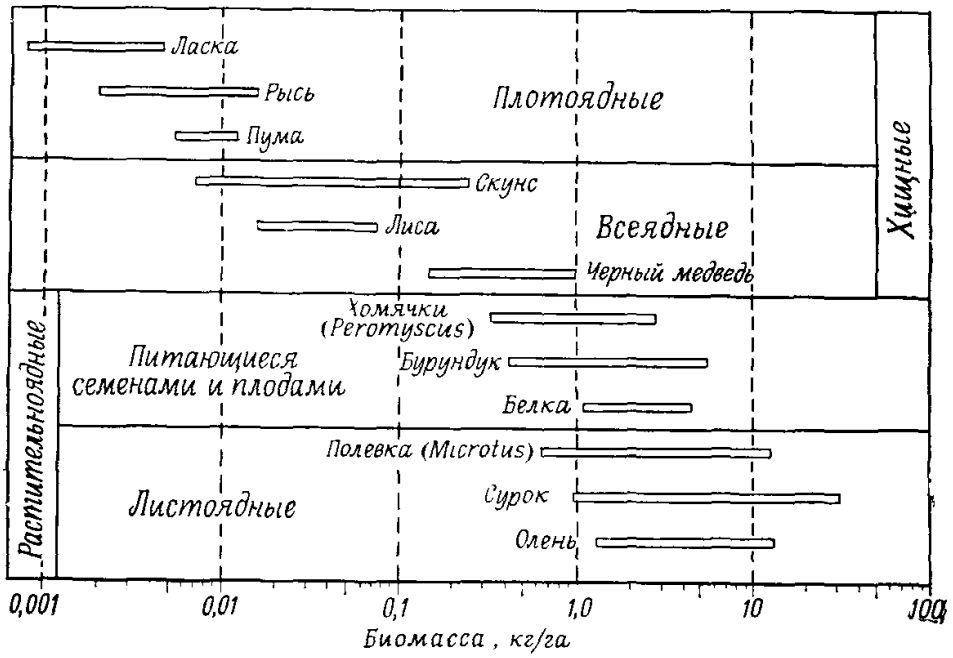
Подобно некоторым другим популяционным признакам, плотность популяции весьма изменчива. Однако эта изменчивость отнюдь не бесконечна; *существуют определенные верхние и нижние пределы для размеров популяции, которые соблюдаются в природе или которые теоретически могли бы существовать в течение сколь угодно длительного отрезка времени.* Так, на значительной площади леса может жить в среднем 100 птиц на 1 га и 20 000 почвенных членистоногих на 1 м^2, но никогда не бывает 20 000 птиц на 1 м^2 и всего 10 членистоногих на 1 га!

[1] Элтон (1933) называет ее также *экономической* плотностью.

Как было показано в гл. 3, верхний предел плотности определяется потоком энергии в экосистеме (продуктивностью), трофическим уровнем, к которому относится организм, а также величиной и интенсивностью его метаболизма. Нижний предел не может быть так хорошо определен, но по крайней мере в стабильных экосистемах действуют гомеостатические механизмы, поддерживающие плотность обычных или доминирующих организмов в довольно ограниченных пределах.

Примеры

На фиг. 73 приведены данные о диапазоне плотностей популяций у ряда обычных млекопитающих. Плотность (выраженная как биомасса на 1 га) приводится здесь для видов, находящихся в пределах обычных для них географических зон, в предпочитаемых ими местообитаниях (т. е. это экологическая плотность), в условиях, когда человек или какие-либо иные внешние силы не оказывают на нее чрезмерного ограничивающего влияния. Виды расположены на схеме в соответствии с их трофическими уровнями, а в пределах каждого из четырех уровней — в соответствии с размерами особей. Мы видим, что, в то время как плотность млекопитающих как класса может колебаться в пределах величин, различающихся почти на 5 порядков, диапазон колебаний для каждого данного вида или трофической группы гораздо меньше. Разумеется, влияние трофического уровня выражено сильнее всего, но заметно и влияние размеров, поскольку на каждом трофическом уровне у более крупных млекопитающих выявляется тенденция к поддержанию большей биомассы, чем у мелких млекопитающих. Влияние трофического уровня на плотность рыб в прудах иллюстрируют данные, представленные в табл. 20, *А*: чем ниже трофический уровень, тем больше плотность. Необходимо подчеркнуть, что регуляция первого порядка в популяции осуществляется комплексом поток энергии — физические факто-



Фиг. 73. Диапазон плотности популяций (выраженный в биомассе на 1 га) у различных видов млекопитающих в предпочитаемых условиях среды в местностях, где человек не оказывает чрезмерного ограничивающего влияния на численность животных (Мор, 1940).

Виды расположены в соответствии с их трофическими уровнями, а в пределах каждого уровня — в соответствии с размерами особей, что иллюстрирует влияние на ожидаемую биомассу размеров организма и его положения в пищевой цепи.

ТАБЛИЦА 20

Данные о плотности популяций рыб, иллюстрирующие влияние трофического уровня на плотность биомассы (А), и взаимосвязь между числом особей и биомассой в популяции с быстро меняющейся возрастной и размерной структурой (Б)

А. Смешанные популяции, биомасса на единицу площади

Рыбы в искусственных прудах в Иллинойсе (по данным Томпсона и Беннета, 1939). Рыбы расположены приблизительно в порядке их положения в пищевой цепи; рыбы, питающиеся «грубыми» кормами, занимают самый нижний трофический уровень; рыбы, ивляющиеся объектами спортивной ловли, — самый верхний.

	Количество рыбы в прудах на акр (~)		
	пруд № 1	пруд № 2	пруд № 3
Объекты спортивной ловли и декоративного рыбоводства (обыкновенный окунь, ушастый окунь и т. д.)	232	46	9
Сомы (амиурус и североамериканские сомы)	0	40	62
Фуражная рыба (лещ, доросома и др)	0	236	3
Рыбы — потребители грубых кормов (чукучаны, карп и др.)	0	87	1143
Всего	232	409	1217

Б. Сравнение величин плотности, выраженной числом особей и биомассой, для случая, когда размеры организма значительно изменяются с возрастом

Молодь нерки в одном из озер Британской Колумбии (по данным Риккера и Форестера, 1948). После вылупления в реках нерка в апреле заходит в озеро, где остается до достижения половой зрелости. Обратите внимание на то, что в период с мая по октябрь рыбы быстро увеличиваются в размерах, вследствие чего их биомасса возрастает в три раза, хотя численность сильно сокращается. С октября до следующего апреля рост очень незначителен, а гибель рыб продолжается, в результате чего общая биомасса уменьшается.

	Май	Октябрь	Апрель
Число особей в озере	4000	500	250
Биомасса рыбы в озере, т	1,0	3,3	2,0

ры; регуляция второго порядка, а именно взаимодействие популяций друг с другом, составляет предмет настоящей главы.

Когда размеры и интенсивность метаболизма особей в популяции различаются относительно слабо, число особей служит вполне удовлетворительной мерой плотности; однако довольно часто создается ситуация, показанная в табл. 20, *Б*. Относительнные достоинства таких параметров, как число, биомасса и поток энергии, в качестве показателей плотности обсуждались в гл. 3 (см. стр. 109 и особенно табл. 14). Уместно напомнить следующее утверждение из этой главы: «Данные по численности приводят к преувеличению значения мелких организмов, а данные по биомассе — к преувеличению роли крупных организмов... В то же время поток энергии служит более подходящим показателем для сравнения любого частного компонента с другими».

Широкое распространение получили многочисленные специальные количественные показатели, применимые к специфическим популяциям или группам популяций. Лесоводы, например, определяют число бордсовых, или досковых, футов на акр и применяют другие единицы,

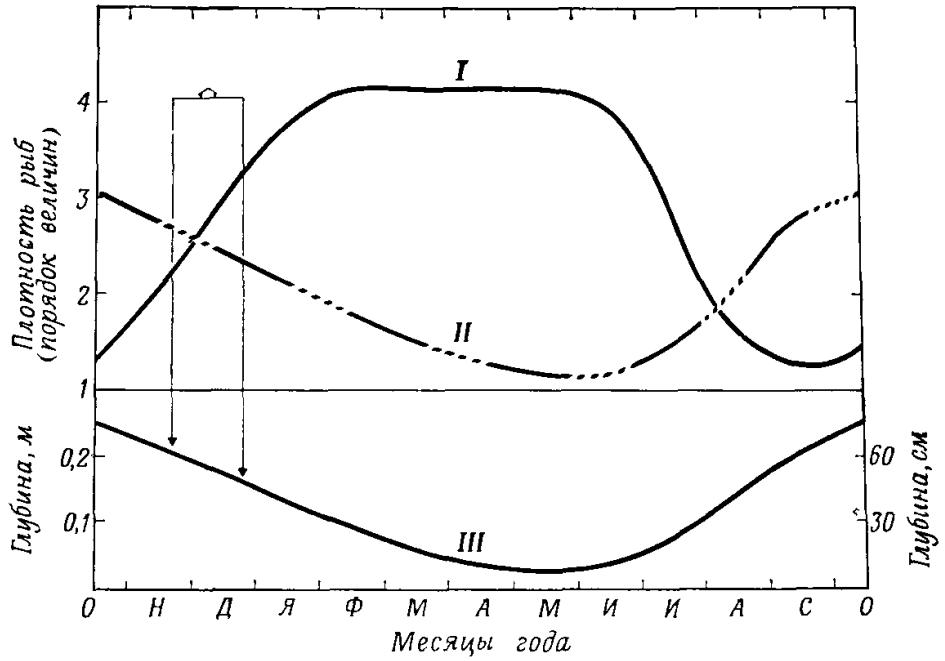
в частности для количества древесины, ценной с коммерческой точки зрения. Этот и другие показатели служат единицами плотности, поскольку они в известной мере отражают размеры «урожая на корню» и, следовательно, соответствуют данному ранее определению плотности в широком смысле.

Одно из самых больших затруднений при измерении и выражении плотности возникает в связи с тем, что особи в популяции часто распределены в пространстве не равномерно, а образуют более или менее обособленные скопления. В связи с этим особое внимание при определении плотности необходимо обращать на величину и число выборок. Этот вопрос будет обсуждаться в дальнейших разделах настоящей главы.

Как было отмечено в начале этого раздела, в тех случаях, когда важно знать, как изменяется популяция, или когда нет возможности определить абсолютную плотность, полезно определять относительную численность. Такими терминами, как «многочисленный», «обычный», «редкий» и т. п., целесообразнее всего пользоваться в тех случаях, когда их можно «привязать» к чему-то, что можно измерить и оценить таким образом, чтобы сравнение имело смысл. Некоторые способы определения «значимости» или доминантности (и концепция степени «значимости») популяций в сообществе были рассмотрены в гл. 6, разд. 4 и 5. «Показатели» относительной численности широко используются для популяций крупных животных и наземных растений, когда необходимо проводить оценки численности на больших площадях без чрезмерных затрат времени и денег. Например, федеральные власти, на которые возложена обязанность ежегодно регулировать охоту на мигрирующую водоплавающую дичь, для того чтобы соблюсти интересы и охотников, и птиц, должны знать, стали ли популяции меньше, больше или остались такими же, как в предыдущем году. Это можно сделать, установив на основании полевых контрольных измерений, учета и опросов охотников и переписи гнезд показатели относительной численности. Показатели, выраженные в процентах, широко используются при изучении растительности; общеупотребительны такие специальные показатели, как *частота* — процент пробных площадок, на которых встречался данный вид; *численность* — процент особей в выборке; *покрытие* — процент поверхности почвы, оказавшейся закрытой при проекции на нее надземных частей растений. Другие подобные показатели рассматриваются в гл. 14. Необходимо подчеркнуть, что паказатели относительной численности не следует смешивать с истинной плотностью, которая всегда выражается по отношению к определенному пространству.

Различие между *средней плотностью* и *экологической плотностью* можно иллюстрировать данными Коля (1964) по лесному аисту в национальном парке Эверглейдс (Флорида). Как показано на фиг. 74, в этой местности плотность мелких рыб с падением уровня воды в течение зимнего сухого сезона в целом снижается, но экологическая плотность при этом возрастает, так как по мере сокращения зеркала воды увеличивается число рыб, приходящихся на единицу поверхности водоема. Аист приурочивает откладку своих яиц таким образом, что время вылупления птенцов совпадает с пиком экологической плотности рыб; это облегчает родителям ловлю рыбы и кормление птенцов.

Испытано много различных методов измерения плотности популяций; методология в этой области сама по себе составляет важное направление исследований. Было бы нецелесообразно детально рассматривать здесь эти методы, поскольку они подробно описываются в полевых и методических руководствах. Кроме того, исследователь, попав в поле, обычно обнаруживает, что ему прежде всего необходимо изучить оригинальную литературу применительно к его ситуации, а затем внести



Фиг. 74. Сравнение экологической (*I*) и средней (*II*) плотности рыб (жертва) и стадии цикла размножения анста (хищник) (Коль, 1964).

По мере падения уровня воды во время сухого сезона в южной Флориде средняя плотность мелких рыб уменьшается (т. е. уменьшается количество рыбы на 1 км² общей поверхности), так как сокращаются размеры и число водоемов, но экологическая плотность (т. е. количество рыбы на 1 м² оставшейся водной поверхности) увеличивается, поскольку рыбы скапливаются в водоемах с меньшей площадью. Гнездование у аиста приурочено так, что максимум доступной пищи совпадает с наибольшей потребностью в пище у птенцов. Начало кладки яиц отмечено стрелками. *III* — уровень воды.

в существующие методы изменения и усовершенствования, с тем чтобы приспособить их для целей изучения интересующего его частного вопроса. Ничто не может заменить личного опыта, когда требуется провести учет в поле!

В общем все методы можно разделить на несколько категорий:

1. Общий подсчет; иногда этот метод применим для крупных или хорошо заметных организмов или для организмов, живущих в колониях. Фишеру и Виверсу (1944), например, удалось определить величину мировой популяции олуши (*Sula bassana*) — крупной белой морской птицы, которая гнездится в нескольких плотно заселенных колониях на севере Атлантического побережья Северной Америки и Европы; по их данным, величина этой популяции составляет 165 600±9500 особей.

2. Метод пробных площадок. Этот метод состоит в подсчете и взвешивании организмов на соответствующем числе участков или трансектов соответствующих размеров для оценки плотности на исследуемой площади.

3. Методы мечения с последующим повторным отловом (для подвижных животных), при которых определенную часть популяции отлавливают, метят и освобождают, а затем устанавливают долю меченых особей при повторном отлове и на основании этого оценивают численность всей популяции. Например, если было помечено и выпущено 100 особей, а при повторном отлове на 100 особей оказалось 10 меченых, то размеры популяции рассчитывают следующим образом: $100/P = 10/100$, или $P = 1000$. Разновидностью этого метода является так называемый «календарный метод», заключающийся в том, что регистрируют определенных взятых на заметку особей в период между первым и последним отловами. Методы мечения с последующим повторным отловом наиболее надежны в тех случаях, когда не происходит быстрых изменений плотности; для популяций с быстро меняющейся плотностью они малопригодны.

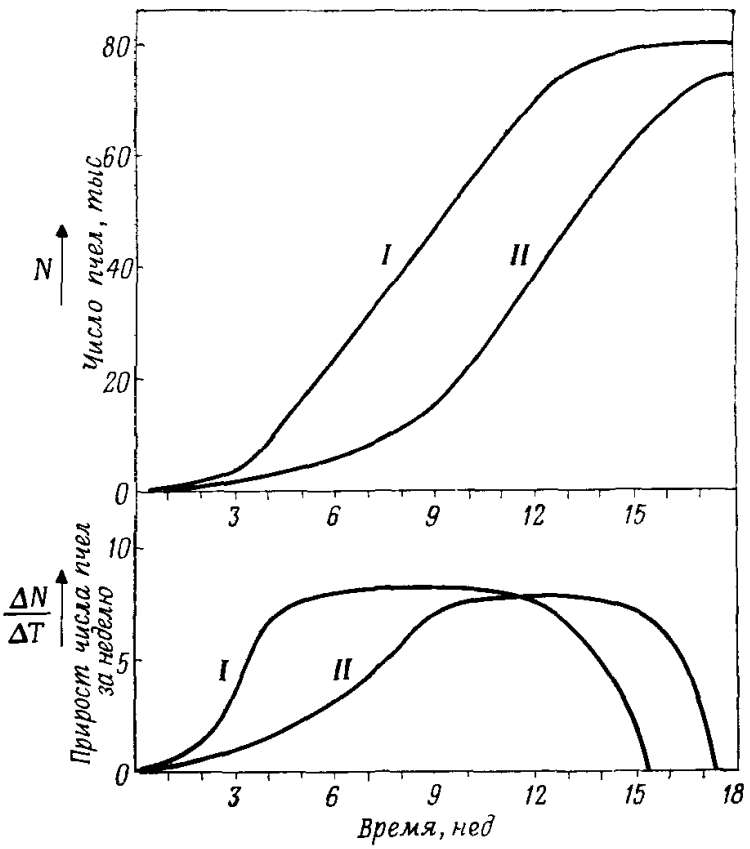
4. Метод изъятия, при котором число организмов, изымаемых с некоторой площади при последовательных выборках, откладывают по оси ординат, а число изъятых ранее — по оси абсцисс. Если вероятность вылова относительно постоянна, то точки попадут на прямую, которую можно продолжить до нулевой точки (на оси абсцисс), теоретически соответствующей 100%-ному изъятию с данной площади (см. Зиппин, 1958; Менхиник, 1963).

5. Безделяночный метод (применимый к прикрепленным организмам, таким, как деревья), например «метод ближайшего соседа», при котором измеряют расстояния от ряда произвольно выбранных точек до ближайшей особи в каждом из 4 квадратов. Плотность оценивают по среднему расстоянию на единицу площади (Филлипс, 1959).

3. ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ. ОБЩИЕ СООБРАЖЕНИЯ

Определения

Поскольку популяция изменчива, нас интересует не только ее величина и состав в каждый данный момент, но также и то, как она изменяется. Зная скорость изменения популяции, можно судить о многих ее важных особенностях. Скорость можно определить, разделив величину изменения на период времени, за который оно произошло; скорость, выраженная таким образом, будет характеризовать быстроту, с какой что-то изменяется во времени. Так, число километров, которые проехал автомобиль за час, — это скорость его движения, а число особей, родившихся за год, — рождаемость. «За» означает «деленное на». Например, скорость роста популяции — это число организмов, на которое она увеличивается за некоторое время; ее получают путем деления величины прироста популяции на протекший промежуток времени. Средние скорости изменения популяций принято выражать в виде $\Delta N/\Delta t$, где N — размер популяции (или другой существенный показатель), а t — время. Мгновенные скорости обозначают как dN/dt.



Фиг. 75. Кривые роста (вверху) и кривые скорости роста (внизу) популяций двух колоний пчел на одной и той же пасеке (Боденхеймер, 1937).
I — итальянские пчелы; *II* — кипрские пчелы.

Объяснения

Нанося время по горизонтальной оси (ось «x», или абсцисса), а число организмов — по вертикальной (ось «y», или

ордината), получают кривую роста популяции. На фиг. 75 показаны кривые роста для колоний двух пород медоносной пчелы, выращенных на одной и той же пасеке. Вычерчены также примерные кривые изменения скорости роста за недельные интервалы. Очевидно, что скорость роста увеличивается и уменьшается, когда увеличивается и уменьшается наклон кривой роста. Примерно в течение первых 8 недель скорость роста популяции *II* значительно меньше, чем популяции *I*, но в конце популяция *II* растет так же быстро, как и *I*. Кривые скорости роста популяции позволяют не только составлять полное представление об изменении роста во времени; по типу кривых в известной мере можно судить и о процессах, лежащих в основе регуляции изменения популяций. При некоторых типах процессов получаются характерные типы популяционных кривых. Как мы увидим в разд. 8, S-образные кривые роста и «горбатые» кривые скорости роста часто характерны для популяций, находящихся на начальной стадии развития.

Для удобства вместо того, чтобы писать словами «изменение» чего-то, перед буквой, обозначающей признак, который изменяется, ставят греческую букву дельта (Δ). Таким образом, если через N обозначить число организмов, а через t — время, то:

ΔN — изменение числа организмов;

$\frac{\Delta N}{\Delta t}$, или $\Delta N/\Delta t$ — средняя скорость изменения числа организмов во времени (т. е. изменение их числа, деленное на время, это и есть скорость роста);

$\frac{\Delta N}{N\Delta t}$, или $\Delta N/(N\Delta t)$ — средняя скорость изменения числа организмов во времени на организм (скорость роста, деленная либо на число организмов, имевшихся вначале, либо на среднее число организмов в данный период времени); часто эту величину называют специфической скоростью роста; ее целесообразно использовать в тех случаях, когда сравниваются популяции разных размеров; если умножить ее на 100 $[\Delta N/(N\Delta t)\cdot 100]$, получим скорость роста в процентах.

Часто нас интересует не только средняя скорость за какой-то период времени, но и теоретическая мгновенная скорость в определенное время, иными словами, такая скорость изменения, когда Δt стремится к нулю. В математическом анализе (тот раздел математики, который имеет дело, в частности, с изучением скоростей) в тех случаях, когда рассматривают мгновенную скорость, Δ заменяют буквой d (символ для производной). В этом случае вышеприведенные обозначения принимают следующий вид:

dN/dt — скорость изменения числа организмов в зависимости от времени в определенный момент,

$dN/(Ndt)$ — скорость изменения числа организмов в зависимости от времени на одну особь в определенный момент.

Скорость роста есть наклон кривой роста в любой ее точке. Так, в случае популяции *I* на фиг. 75 скорость роста была максимальной между 4-й и 11-й неделями и нулевой через 6 недель. При обычных расчетах, как правило, пользуются величиной $\Delta N/\Delta t$; проведение строгого математического анализа требует использования величины dN/dt.

Пример

Предположим, что популяция из 50 представителей простейших в некотором объеме воды увеличивается за счет деления. Примем, что через 1 ч она увеличилась до 150 особей. Тогда

N (число особей вначале) = 50;
ΔN (изменение численности) = 100;

$\Delta N/\Delta t$ (средняя скорость изменения во времени) = 100 особей в час;
$\Delta N/(N\Delta t)$ (средняя скорость изменения во времени на одну особь) = 2 в час на особь (т. е. увеличение за час на 200%).

Мгновенную скорость dN/dt, а также скорость $dN/(Ndt)$ нельзя рассчитать непосредственно, лишь на основании подсчетов численности; необходимо также знать характер кривой роста популяции. Вычисляют мгновенную скорость с помощью уравнений, которые будут рассмотрены в разд. 7. Мы не можем подсоединить к популяции «спидометр» и определить ее мгновенную скорость, как в автомобиле. Разумеется, приближенный расчет можно было бы сделать, проводя переписи численности популяции через очень короткие промежутки времени. При этом мы, вероятно, установили бы, что по средней величине совершенно нельзя судить о том, как изменяется скорость роста в последовательные моменты времени. В приведенном выше примере специфическая скорость роста вычислена по отношению к величине популяции в начальный момент (50 простейших). Другими словами, на каждую из первоначальных 50 особей образовалось по 2 новые особи. При этом некоторые особи могли бы разделиться дважды, тогда как другие совсем не разделились бы, а часть особей вообще исчезла бы из популяции. Перепись численности в начальный и конечный моменты какого-то промежутка времени ничего не скажет нам о том, как же все это произошло на самом деле. Специфическая скорость роста может быть также выражена по отношению к средней величине популяции в течение данного периода времени. При оценке годовой скорости роста популяций человека (в процентах) за основу обычно берут плотность в середине года. Так, скорость 1% в год означает, что на каждые 100 человек популяции, имевшихся в середине года, добавилось по одному новому индивидууму. Выражение скорости по отношению к числу имевшихся особей позволяет сравнивать скорости роста популяций, сильно различающихся по величине, например населения небольшого и большого государства.

4. РОЖДАЕМОСТЬ

Определения

Рождаемость — это способность популяции к увеличению. Термин «рождаемость» используется и для популяций человека (в демографии)[1]. Он характеризует частоту появления новых особей любого организма независимо от того, «рождаются» ли они, «вылупляются», «отпочковываются», «возникают путем деления» и т. д. *Максимальная рождаемость* (иногда ее называют абсолютной или физиологической) — образование теоретически максимально возможного количества новых особей в идеальных условиях (когда отсутствуют лимитирующие экологические факторы и размножение ограничивается только физиологическими); для данной популяции это величина постоянная. Термин *экологическая, или реализуемая, рождаемость* (или просто «рождаемость» без какого-либо определения) обозначает увеличение популяции при фактических или специфических условиях среды. Эта величина изменяется в зависимости от размера и состава популяции и физических условий среды. Обычно рождаемость выражают в виде скорости, определяемой путем деления числа вновь образовавшихся особей на время ($\Delta N_n/\Delta t$, аб-

[1] В оригинале сказано, что для обозначения рождаемости экологи и демографы используют разные термины (соответственно «natality» и «birth rate»). В русской литературе в обоих случаях используется один термин. — *Прим. перев.*

солютная рождаемость), или же числом новых особей в единицу времени на единицу популяции ($[\Delta N_n/N\Delta t]$), специфическая рождаемость).

Рождаемость можно измерить и выразить различными способами. Следуя обозначениям, введенным в предыдущем разделе, получим

ΔN_n — число особей, вновь образовавшихся в популяции;

$\frac{\Delta N_n}{\Delta t} = B$, или рождаемость;

$\frac{\Delta N_n}{N\Delta t} = b$, или рождаемость на единицу популяции.

N может представлять всю популяцию или только ту ее часть, которая способна к размножению. Например, для высших организмов рождаемость обычно принято выражать в расчете на одну самку. Специфическую рождаемость b можно определить как *рождаемость, специфичную для разных возрастных групп популяции,* или *возрастную рождаемость.* Например, Лорд (1961) в своем исследовании популяции дикого кролика обнаружил, что у самок в возрасте 1—2 лет приплод в среднем несколько превышает 4 особи в год на самку, а для самок моложе 1 года эта величина составляет всего 1,5. Очевидно, что во избежание путаницы при рассмотрении всех этих «разновидностей» рождаемости необходимо четко определять используемый термин, по возможности вводя стандартные математические обозначения, как показано выше. Смысл, вкладываемый каждый раз в понятие рождаемости, зависит от имеющихся данных, а также конкретной задачи исследования.

Хотя для обозначения рождаемости и скорости роста популяции могут быть использованы одинаковые обозначения, эти две величины — отнюдь не одно и то же, потому что через ΔN в каждом случае обозначают разные величины. В случае рождаемости ΔN_n — число *новых особей,* прибавившихся к популяции. *Рождаемость может быть нулевой или положительной, но никогда — отрицательной.* Что касается скорости роста популяции, то здесь ΔN — *чистое увеличение или уменьшение* популяции, которое является следствием не только рождаемости, но и смертности, выселения, вселения и т. д. Скорость роста популяции может быть отрицательной, нулевой или положительной, поскольку популяция может уменьшаться, оставаться неизменной или увеличиваться. К рассмотрению скорости роста популяции мы вернемся в разд. 7 и 8.

Максимальная рождаемость, как было сказано выше, в разд. «Определения», — это теоретически возможный верхний предел, которого популяция или способная к размножению часть популяции могла бы достигнуть при идеальных условиях. Легко себе представить трудности, связанные с определением этого термина, но он представляет интерес по двум причинам.

1. Максимальная рождаемость служит критерием для сопоставления с реализуемой рождаемостью. Так, утверждение, что рождаемость в популяции мышей составляет 6 детенышей на самку в год, будет иметь больше смысла, если известен предел, до которого она могла бы увеличиться в менее лимитирующих условиях.

2. Являясь постоянной величиной, максимальная рождаемость может быть использована, как мы это увидим в последующих разделах, при выведении уравнений для определения и прогнозирования скоростей увеличения популяции. Для практических целей максимальную рождаемость можно приближенно установить с помощью экспериментальных методов. Например, самую высокую среднюю продукцию семян, достигнутую в серии экспериментов с люцерной в наиболее благоприятных условиях влажности, температуры и обеспеченности удобрениями, мож-

но принять за максимальную рождаемость для этой популяции. Другой метод заключается в выяснении скорости размножения популяции в благоприятных условиях среды или когда временно не действуют основные лимитирующие факторы. Если, например, поместить небольшую группу парамеций в новую, благоприятную для нее среду, то достигаемая при этом максимальная скорость размножения будет хорошей мерой максимальной рождаемости. Внимательный эколог нередко может воспользоваться этим методом и в полевых условиях, поскольку в природе часто складываются такие благоприятные обстоятельства, при которых действие лимитирующих факторов временно ослабевает. Как мы покажем позже, во многих природных популяциях в течение некоторых кратких периодов часто наблюдается максимальная рождаемость. На основании данных о размножении в такие благоприятные периоды можно судить о максимальной рождаемости с достаточной для практических целей степенью точности. *Поскольку ценность понятия величины максимальной рождаемости состоит в том, что можно сравнивать с ней как с константой различные наблюдаемые величины рождаемости, использовать ее имеет смысл лишь в том случае, если известны условия, при которых она определяется.*

Необходимо повторить, что рождаемость и другие понятия, обсуждаемые в настоящем разделе, относятся к популяции, а не к изолированным особям. За меру рождаемости следует принять среднюю, а не индивидуальную наибольшую или наименьшую репродуктивную способность. Хорошо известно, что отдельные особи в популяции обладают необычными скоростями размножения, но данные, полученные на таких особях, были бы плохой мерой максимальных возможностей популяции как целого. Кроме того, в некоторых популяциях самая высокая скорость размножения может иметь место тогда, когда плотность популяции низка, а в других, например у некоторых высших позвоночных, самая высокая скорость размножения может иметь место тогда, когда популяция имеет средние или даже относительно крупные размеры (эффект Олли, см. разд. 14 и фиг. 98). Таким образом, оценка максимальной рождаемости будет наилучшей в том случае, когда не только отсутствует лимитирующее влияние физических факторов, но и размеры популяции оптимальны. Мы остановимся на этой особенности популяции, которая сама по себе может действовать как лимитирующий фактор, в следующих разделах.

Примеры

В табл. 21 для иллюстрации содержания понятий максимальной и реализуемой и абсолютной и специфической рождаемости рассмотрено два примера; один из них основан на данных полевых, а другой — на данных лабораторных исследований. Как и всегда, расчеты максимальной рождаемости проводятся для произвольных условий, однако в таблице эти условия оговорены. Экологическая рождаемость получена путем измерений. Из этих примеров мы видим, что у рассматриваемого здесь насекомого рождаемость неизмеримо выше, чем у позвоночного, но позвоночное в указанных условиях в большей степени реализует свои потенциальные возможности. Это объясняет, почему мучной хрущак так легко может буквально стать бичом и почему невозможно чрезмерное размножение славки; когда температура и другие условия в хранимом зерне оказываются благоприятными, насекомое «реализует» значительную часть свой потенциальной рождаемости и возникает популяционный взрыв. Для сравнений лучше всего использовать величину специфической скорости (т. е. число яиц или молоди в расчете на самку в едини-

ТАБЛИЦА 21

Сравнение максимальной и реализуемой рождаемости у двух видов. Рождаемость выражена по отношению к времени (B), а также по отношению к времени в расчете на 1 самку (b)

I. Популяция *Sialis sialis* в городском парке в Нашвилле (Теннесси) в 1938 г. (Лески, 1939)

	Максимальная рождаемость	Экологическая, или реализуемая, рождаемость			
		отложенные яйца		оперившиеся птенцы	
	число отложенных яиц	число	% от максимального	число	% от максимального
1-й выводок	170[1]	170	100	123	72
2-й выводок	175[1]	163	93	90	51
3-й выводок	165[1]	122	74	52	32
Всего за год	510[1]	455	89	265	52

II. Лабораторная популяция мучного хрущака (*Tribolium confusum*), 18 пар за 60 дней (примерно одно поколенне) (Парк, 1934)

	Максимальная рождаемость	Экологическая, или реализуемая, рождаемость			
		отложенные яйца		личинки	
	число отложенных яиц	число	% от максимального	число	% от максимального
Свежая мука	11 988[2]	2617	22	773	6
Старая, или «использованная», мука[3]	11 988[2]	839	7	205	2

III. Специфическая рождаемость ($\Delta N_n/N\Delta t$) в популяциях *Sialis sialis* и *Tribolium confusum*

Sialis sialis

Максимальная специфическая рождаемость	Реализуемая специфическая рождаемость на 1 самку	
число яиц на самку в год	яйца	оперившиеся птенцы
15	13,4	7,8

Tribolium confusum

Максимальная рождаемость		Реализуемая рождаемость на 1 самку	
	число яиц за день	яйца	личинки
Свежая мука	11,1	2,40	0,61
Использованная мука	11,1	0,73	0,19

1) Вычислено путем умножения числа гнезд, которые может построить самка, на 5; пять яиц на кладку — это среднее число яиц, которое может произвести популяция в наиболее благоприятную часть сезона.

2) Вычислено исходя из средней величины 11,1 яйца на самку в день; это среднее для двух 60-дневных культур, содержащихся в оптимальных условиях (см. табл. 4 в работе Парка, Гинзбурга и Хорвица, 1945).

3) Мука, в которой уже находилась предшествующая культура; она содержит «продукты жизнедеятельности» жуков. Аналогичная ситуация может иметь место и в природе, где возможность жить в еще «не использованной» среде представляется далеко не всегда.

цу времени). Точное число самок в популяции славки не было известно, поэтому расчет скоростей, показанный в табл. 21, III, является приближенным. Необходимо указать также на то, что самка *Sialis sialis* может отложить более 15 яиц в течение сезона, если одна или более ее кладок будут разрушены. Однако в идеальных условиях, когда все яйца сохраняются, три выводка из пяти особей за сезон — тот теоретический предел, который определяется физиологическими возможностями самки. Данные для *Sialis sialis* демонстрируют также поразительную сезонную изменчивость рождаемости; более поздние кладки состоят из меньшего числа яиц, среди них оказывается больше неоплодотворенных и таких, из которых птенцы не могут вылупиться или гибнут вследствие иных причин. Сезонная изменчивость рождаемости — почти универсальное явление, так же как и ее изменчивость, обусловленная возрастным и половым распределением особей в популяции.

Одна из проблем, с которой приходится сталкиваться при сравнении рождаемости в популяциях разных видов, заключается в трудности измерения рождаемости для сопоставимых стадий жизненного цикла; особенно это относится к насекомым с их сложными жизненными циклами. Так, в одном случае может оказаться известным число яиц, тогда как в другом удается определить только численность личинок или перешедшего к независимому существованию потомства. Поэтому, сравнивая один вид или популяцию с другими, важно быть уверенным в том, что такое сравнение вообще возможно.

5. СМЕРТНОСТЬ

Определения

Смертность характеризует гибель особей в популяции В определенной степени это понятие является антитезой рождаемости (сказанное относится и к некоторым производным от них понятиям). Подобно рождаемости, смертность можно выразить числом особей, погибших за данный период (число смертей за определенный период), или же в виде специфической смертности — по отношению к числу особей, составляющих всю популяцию или ее часть. *Экологическая, или реализуемая, смертность* — гибель особей в данных условиях среды — величина, которая, подобно экологической рождаемости, отнюдь не остается постоянной, а изменяется в зависимости от условий среды и состояния самой популяции. Существует некоторая теоретическая *минимальная смертность* — постоянная величина, характеризующая гибель особей в идеальных условиях, при которых популяция не подвергается лимитирующим воздействиям. Максимальная продолжительность жизни особей в этих оптимальных условиях равна их *физиологической продолжительности жизни,* которая в среднем обычно намного превышает *экологическую продолжительность жизни.* Нередко значительно больший интерес представляет не смертность, а *выживание.* Если число погибших особей составляет M, то выживание равно $1—M$.

Объяснения и примеры

Рождаемость и смертность можно выразить разными способами. Поэтому, чтобы избежать путаницы, термин «смертность» нуждается в определении, а там, где это возможно, ее следует выразить в виде определенных математических символов, как указывалось в предыдущих разделах. *Специфическую смертность* обычно выражают как процент числа особей, погибших за данное время, от начальной численности по-

пуляции[1]. Поскольку нас обычно интересуют выжившие, а не погибшие организмы, целесообразнее выражать смертность в виде величины, обратной выживанию. Как и в случае рождаемости, нужно знать и минимальную величину смертности (теоретическая константа), и фактическую, или экологическую, смертность (переменная величина); первая служит основой или мерой, которая позволяет производить сравнение. Даже в идеальных условиях в любой популяции происходит гибель особей от «старости», поэтому некоторая минимальная смертность отмечается даже в самых лучших условиях, которые можно создать для организма; она будет определяться физиологической продолжительностью жизни особей. Разумеется, поскольку в природе в большинстве популяций средняя продолжительность жизни намного меньше, чем ее потенциальная продолжительность, фактическая величина смертности намного превышает минимальную. Однако в некоторых популяциях или в течение некоторых периодов смертность снижается до величины, которая в практических целях может рассматриваться как минимальная, что дает возможность определять ее в естественных условиях. Смертность, как и рождаемость, особенно у высших организмов, сильно варьирует с возрастом; в связи с этим большой интерес представляет определение специфической смертности для возможно большего числа возрастных групп или стадий развития, поскольку это позволит установить силы, которые лежат в основе механизмов, определяющих общую смертность в популяции. Целостное представление о смертности в популяциях дают *таблицы их структуры по продолжительности жизни особей*; такие таблицы, являющиеся средством статистического анализа популяций, были первоначально разработаны демографами и названы демографическими таблицами. Р. Пирл впервые использовал такую таблицу в общей биологии, применив ее для анализа данных, полученных в лабораторных исследованиях на дрозофиле (Пирл и Паркер, 1921). Диви (1947 и 1950) обобщил в виде таких таблиц данные, полученные для ряда природных популяций, начиная от коловраток до снежного барана. Со времени появления обзоров Диви эти таблицы были составлены для самых разных природных и экспериментальных популяций. В случае лабораторных популяций можно начать, скажем, с группы из 1000 молодых особей и проследить, сколько из них выживает через разные интервалы времени вплоть до исчезновения всего данного поколения. В природных условиях часто оказывается возможным определять через равные промежутки времени число выживающих особей по отношению к исходной численности популяции. Приблизительные таблицы структуры природных популяций по продолжительности жизни особей можно также составить, если известен возраст умирающих животных или если можно периодически определять возрастную структуру популяции (т. е. процент особей различного возраста).

В качестве примера рассмотрим горного барана Далля (табл. 22). Возраст баранов легко определить по рогам. Если барана загрызет волк или он гибнет по иной причине, рога долго сохраняются. А. Мьюри посвятил несколько лет полевым исследованиям взаимоотношений между волками и горными баранами в Национальном парке Мак-Кинли на Аляске. За это время он собрал множество рогов и получил превосходные данные о возрасте, в котором гибнут бараны в природных условиях, когда они подвержены всем опасностям, в том числе и нападению

[1] Как и другие аналогичные показатели, рассмотренные раньше, смертность можно выразить в процентах не к начальной, а к средней величине популяции; такой способ выражения представляет интерес для тех случаев, когда за время измерений плотность сильно изменяется.

волков (люди их не трогают, так как охота на баранов в Национальном парке Мак-Кинли запрещена). Таблица структуры популяции барана по продолжительности жизни особей (табл. 22), имеет несколько столбцов, обозначенных следующим образом: l_x — число особей в данной популяции (на каждую 1000 или другое удобное число особей), которые выживают через определенные промежутки времени (день, месяц, год и т. д., см. столбец x); d_x — число особей, погибающих через последовательные интервалы времени; q_x — смертность в течение последовательных интервалов времени (по отношению к величине исходной популяции); e_x — ожидаемая продолжительность жизни в конце каждого интервала. Как явствует из табл. 22, средний возраст баранов превышает 7 лет, и если они смогли выжить приблизительно в течение первого года, то их шансы на выживание до относительно позднего возраста, несмотря на обилие волков и другие превратности судьбы, остаются довольно высокими.

ТАБЛИЦА 22

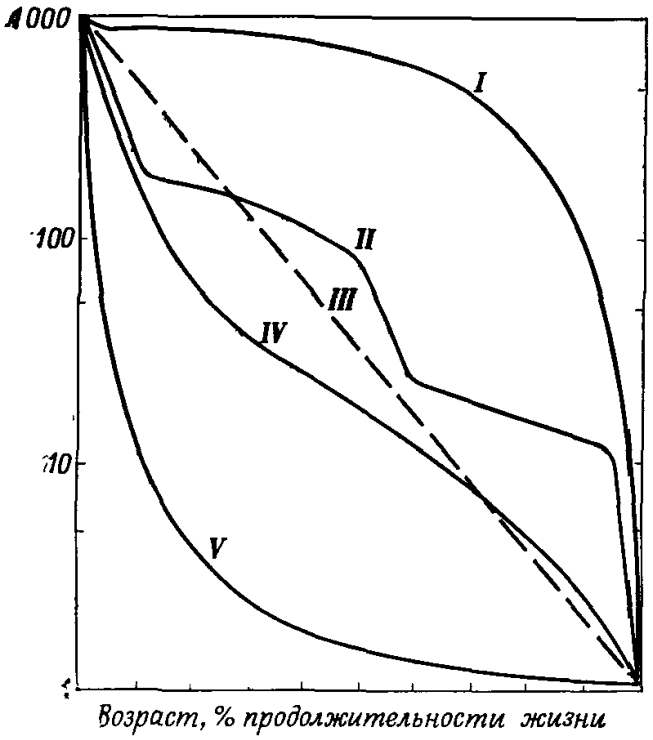
Структура популяции горного барана Далля (Ovis d. dalli)[1], *построенная на основе данных о возрасте 608 особей к моменту смерти (учитывались бараны, погибшие до 1937 г.; данные для обоих полов объединены)*[2]. *Средняя продолжительность жизни 7,09 г.*

Возраст, годы	Отклоненне возраста от средней продолжительности жизни, %	Число особей, погибших в каждом возрастном интервале на 1000 рожденных	Число особей, выжнвших в начале каждого возрастного интервала на 1000 рожденных	Смертность в начале каждого возрастного интервала на 1000 живых особей	Ожидаемая продолжительность жизни, или среднее время предстоящей жизни, у особей, достигших соответствующего возрастного интервала
x	x'	d_x	l_x	$1000\ q_x$	e_x
0—0,5	—100	54	1000	54,0	7,06
0,5—1	—93,0	145	946	153,0	—
1—2	—85,9	12	801	15,0	7,7
2—3	—71,8	13	789	16,5	6,8
3—4	—57,7	12	776	15,5	5,9
4—5	—43,5	30	764	39,3	5,0
5—6	—29,5	46	734	62,6	4,2
6—7	—15,4	48	688	69,9	3,4
7—8	—1,1	69	640	108,0	2,6
8—9	+13,0	132	571	231,0	1,9
9—10	+27,0	187	439	426,0	1,3
10—11	+41,0	156	252	619,0	0,9
11—12	+55,0	90	96	937,0	0,6
12—13	+69,0	3	6	500,0	1,2
13—14	+84,0	3	3	1000	0,7

[1] Данные Мьюри (1944) (по Диви, 1947).

[2] Небольшое число черепов было лишено рогов, но, судя по их строению, они принадлежали баранам 9 лет и старше и поэтому были распределены pro rata средн старшнх возрастных групп.

Кривые, построенные на основе таблиц структуры популяции по продолжительности жизни особей, могут быть весьма информативными. Если, взяв данные столбца l_x, откладывать интервалы времени по оси абсцисс, а число выживших особей — по оси ординат, то получится кривая, называемая *кривой выживания*. Такие кривые, построенные в полулогарифмической шкале, причем интервалы времени по оси абсцисс отложены в процентах средней (см. столбец x' табл. 22) или абсолютной продолжительности жизни, позволяют сравнивать популяции видов, значительно различающихся по длительности жизни. Кроме того, прямая линия на полулогарифмическом графике характеризует константное специфическое выживание.



Фиг. 76. Разные типы кривых выживания.

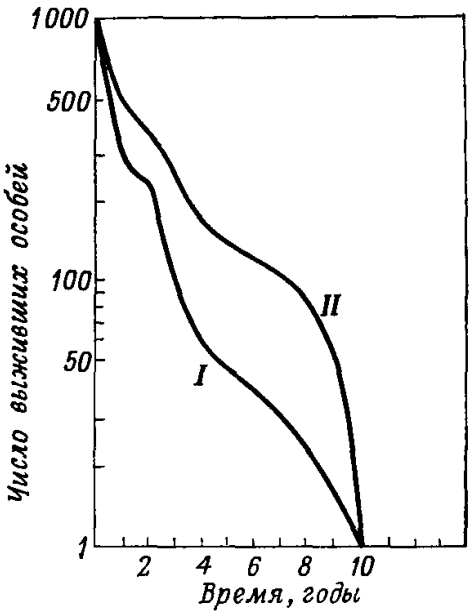
По оси ординат отложено число выживших на тысячу особей (логарифмическая шкала), а по оси абсцисс — возраст в % продолжительности жизни. *I* — выпуклая кривая (гибель в основном происходит в конце жизни); *II* — ступенчатая кривая (при переходе от одной стадии онтогенеза к другой происходит резкое изменение выживания); *III* — теоретическая кривая (прямая) (выживание для разных возрастов остается постоянным); *IV* — S-образная кривая, приближающаяся к *III*; *V* — вогнутая кривая (смертность очень высока на ранних стадиях).

Кривые выживания подразделяются на три общих типа, показанных на фиг. 76. Сильно выпуклые кривые характерны для таких видов, как баран Далля, в популяциях которых смертность почти до конца жизненного цикла остается низкой. (Мы предлагаем нанести данные из столбца l_x табл. 22 на полулогарифмическую миллиметровую бумагу и сравнить форму полученной кривой с кривыми, приведенными на фиг. 76.) Такой тип выживания характерен для многих видов крупных животных и, конечно, для человека. Прямая противоположность — сильно вогнутая кривая (фиг. 76, *V*); она получается при высокой смертности на ранних стадиях. Такой тип выживания характерен, например, для устриц и других моллюсков и ракообразных, а также для дуба; на стадии свободноплавающей личинки или на стадии прорастания желудя смертность чрезвычайно высока, но как только организм прочно закрепится на благоприятном для него субстрате, ожидаемая продолжительность жизни значительно возрастает. К промежуточному типу относятся кривые выживания тех видов, у которых специфичная для каждой возрастной группы величина выживания остается более или менее постоянной, так что в полулогарифмической шкале кривые приближаются к диагонали (фиг. 76, *III* и *IV*). «Ступенчатой» кривой выживания можно ожидать в тех случаях, когда на последовательных стадиях жизненного цикла величина выживания существенно различается, как у насекомых, относящихся к группе Holometabola (т. е. у насекомых с полным превращением, например бабочек). На изображенной кривой (фиг. 76, *II*) крутые участки соответствуют стадиям яйца, зародыша в период окукливания, а также кратковременно существующим взрослым формам; уплощенные участки соответствуют стадиям личинки и куколки, которые гибнут в меньшей степени (Ито, 1959). Вероятно, в мире не существует популяции с постоянным возрастным выживанием на протяжении всей жизни (фиг. 76, *III*); однако слабо вогнутая, или *S*-образная, кривая (фиг. 76, *IV*) характерна для многих птиц, мышей и кроликов. В этих случаях величина смертности высока у молодых особей, а у взрослых (в возрасте 1 год и старше) она ниже и более постоянна.

Ито (1959) отметил, что форма кривой выживания связана со степенью родительской заботы или с другими механизмами защиты потомства. Так, кривые выживания для медоносной пчелы и дрозда (которые защищают свое потомство) значительно менее вогнуты, чем кривые для кузнечика и сардины (не защищают потомства). У последних видов

отсутствие защиты компенсируется откладкой значительно большего числа яиц.

Как показано на фиг. 77, форма кривой выживания может изменяться в зависимости от плотности популяции. Тейбер и Десмен (1957) использовали данные по возрастной структуре при построении кривых для двух стабильных популяций оленя, живущего в Калифорнии в зарослях чапарраля (описание среды такого типа см. в гл. 14, стр. 509). Кривая выживания для более плотной популяции имеет сильно вогнутую форму. Иными словами, у оленей, живущих на окультуренной территории, где обеспеченность пищей увеличена за счет планомерных выжиганий, отмечается меньшая ожидаемая продолжительность жизни, чем у оленей с неокультуренной территории, что, вероятно, связано с более интенсивной охотой, внутривидовой конкуренцией и т. д. С точки зрения охотника окультуренная территория более благоприятна, но «с точки зрения оленя» на менее заселенной территории больше шансов выжить.



Фиг. 77. Кривые выживания для двух стабильных популяций чернохвостого оленя, живущих в зарослях чапарраля в Калифорнии (Тейбер и Десмен, 1957).

Популяция с высокой плотностью *I* (около 40 оленей на 1 км²) находится на окультуренной территории, где в результате планомерных выжиганий более интенсивен рост открытого кустарника и травяного покрова. Популяция с низкой плотностью *II* (около 17 оленей на 1 км²) находится на неокультуренной территории, где выжиганий старого кустаринка не производилось 10 лет. На недавно выжженных территориях может прокормиться популяция оленей с плотностью до 57 особей на 1 км², но эта популяция нестабильна, и поэтому по данным о распределении в ней различных возрастных групп построить кривые выживания не удается.

Ясно, что ни величину популяции, ни ожидаемое направление ее изменения (в сторону увеличения или уменьшения) нельзя определить только на основании сведений о величине смертности. Для этого требуется учитывать также рождаемость и другие характеристики популяции.

Чтобы подготовить основу для создания математических моделей роста популяций, которые будут рассмотрены в последующих разделах, целесообразно ввести в таблицу структуры популяции по продолжительности жизни особей также сведения о возрастной рождаемости (приплод на одну самку в единицу времени). Мы приводим две такие сокращенные таблицы, в которые включены данные как о выживании, так и о рождаемости (табл. 23 и 24). В табл. 23 представлен ряд упрощенных гипотетических данных, иллюстрирующих принципы и методы расчетов. Табл. 24 основана на фактических данных, полученных при исследовании лабораторной популяции рисового долгоносика. Обозначения x, d_x и l_x соответствуют ранее описанным; величины специфической возрастной рождаемости представлены в столбце m_x. Перемножив величины l_x и m_x и сложив произведения для разных возрастных классов, получим величину, которую можно назвать чистой величиной репродукции (R_0). Таким образом,

$$R_0 = \Sigma l_x \cdot m_x.$$

Здесь l_x относится только к самкам. Чистая величина репродукции, равная 1,9 в табл. 23, показывает, что число потомков на каждую самку составляет 1,9. Если число самок равно числу самцов, то за одно поколение популяция почти полностью обновляется. В лабораторной популяции долгоносика при наиболее благоприятных условиях численность увеличивается за каждое поколение в 113,6 раза (т. е. $R_0 = 113{,}6$!)

ТАБЛИЦА 23

Гипотетическая популяция с простым жизненным циклом

Возраст	Выживание, специфическое для данного возраста	Смертность, специфическая для данного возраста	Рождаемость, специфическая для данного возраста, потомство на самку в возрасте x	
x	l_x	d_x	m_x	$l_x m_x$ [1)]
0	1,00	0,20	0	0,00
1	0,80	0,20	0	0,00
2	0,60	0,20	1	0,60
3	0,40	0,20	2	0,80
4	0,20	0,10	2	0,40
5	0,10	0,05	1	0,10
6	0,05	0,05	0	0,00
7	0,00			

$\Sigma l_x m_x = R_0 = 1{,}90.$

1) Величина l_x взята для начала каждого возрастного периода.

В природе в стабильных условиях величина R_0 для популяции должна составлять около единицы. Перис и Пителка (1962), пользуясь таблицей структуры популяции по продолжительности жизни особей и величинами l_x и m_x для разных возрастных классов, рассчитали, что величина R_0 для популяции мокрицы *Oniscus* составляет 1,02; это свидетельствует о приблизительном равновесии между смертностью и рождаемостью.

ТАБЛИЦА 24

Лабораторная популяция рисового долгоносика (Calandra oryzae) при оптимальных условиях (29 °С, влажности риса 14%). Число самок равно числу самцов (Бирч, 1948)

Сравниваемые возрасты, недели	Выживание, специфическое для данного возраста	Специфическая рождаемость, число самок в потомстве на 1 самку в возрасте x		Сравниваемые возрасты, недели	Выживание, специфическое для данного возраста	Специфическая рождаемость, число самок в потомстве на 1 самку в возрасте x	
x	l_x	m_x	$l_x m_x$	x	l_x	m_x	$l_x m_x$
4,5	0,87	20,0	17,400	12,5	0,59	11,0	6,490
5,5	0,83	23,0	19,090	13,5	0,52	9,5	4,940
6,5	0,81	15,0	12,150	14,5	0,45	2,5	1,125
7,5	0,80	12,5	10,000	15,5	0,36	2,5	0,900
8,5	0,79	12,5	9,875	16,5	0,29	2,5	0,800
9,5	0,77	14,0	10,780	17,5	0,25	4,0	1,000
10,5	0,74	12,5	9,250	18,5	0,19	1,0	0,190
11,5	0,66	14,5	9,570				

$R_0 = 113{,}560$

Нужно подчеркнуть, что на скорость роста популяции и другие показатели оказывают сильное влияние сроки размножения. Давление отбора может приводить к возникновению различных адаптивных изменений в жизненном цикле; при этом может сдвинуться время начала размножения, но не изменится общее число потомков или же может измениться продукция или «размер кладки», но не будет затронуто время размножения. Эти и многие другие стороны динамики популяции можно выявить с помощью таблиц структуры популяции по продолжительности жизни особей.

6. ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ

Определения

Возрастная структура популяции является ее важной характеристикой, которая, как это было показано на примерах, рассмотренных в предыдущем разделе, оказывает влияние как на рождаемость, так и на смертность. Соотношение различных возрастных групп в популяции определяет, следовательно, ее способность к размножению в данный момент и показывает, чего можно ожидать в этом отношении в будущем. Обычно в быстро растущих популяциях значительную часть составляют молодые особи, в стабильных популяциях распределение возрастных групп более равномерно, а в популяциях с уменьшающейся численностью больше старых особей. Однако возрастная структура популяции может меняться и без изменения ее численности. Для каждой популяции характерна некоторая «нормальная», или стабильная, возрастная структура, к которой направлено изменение ее реальной возрастной структуры. Коль скоро достигается стабильная возрастная структура, необычное увеличение рождаемости или смертности вызывает ее временное изменение, после чего происходит спонтанное возвращение к стабильному состоянию.

Объяснения

По отношению к популяции можно выделить три экологических возраста, названных Боденхеймером (1938) *пререпродуктивным, репродуктивным и пострепродуктивным.* Длительность этих возрастов относительно продолжительности жизни сильно варьирует у разных организмов. У современного человека эти три «возраста» более или менее одинаковы, на каждый из них приходится примерно треть жизни. Древний человек имел значительно более короткий пострепродуктивный период. Для многих растений и животных характерен очень длительный пререпродуктивный период. У некоторых животных, особенно насекомых, пререпродуктивный период чрезвычайно длителен, репродуктивный период очень короток, а пострепродуктивный период отсутствует. Классические примеры — поденки (Ephemeridae) и семнадцатилетняя саранча. У поденок личиночное развитие в воде занимает от одного до нескольких лет, а во взрослом состоянии они живут всего несколько дней. Саранча обладает чрезвычайно длительным циклом развития (впрочем, не обязательно семнадцатилетним), но взрослые насекомые живут менее одного сезона. Очевидно, что при интерпретации данных о возрастной структуре необходимо учитывать продолжительность различных экологических возрастов.

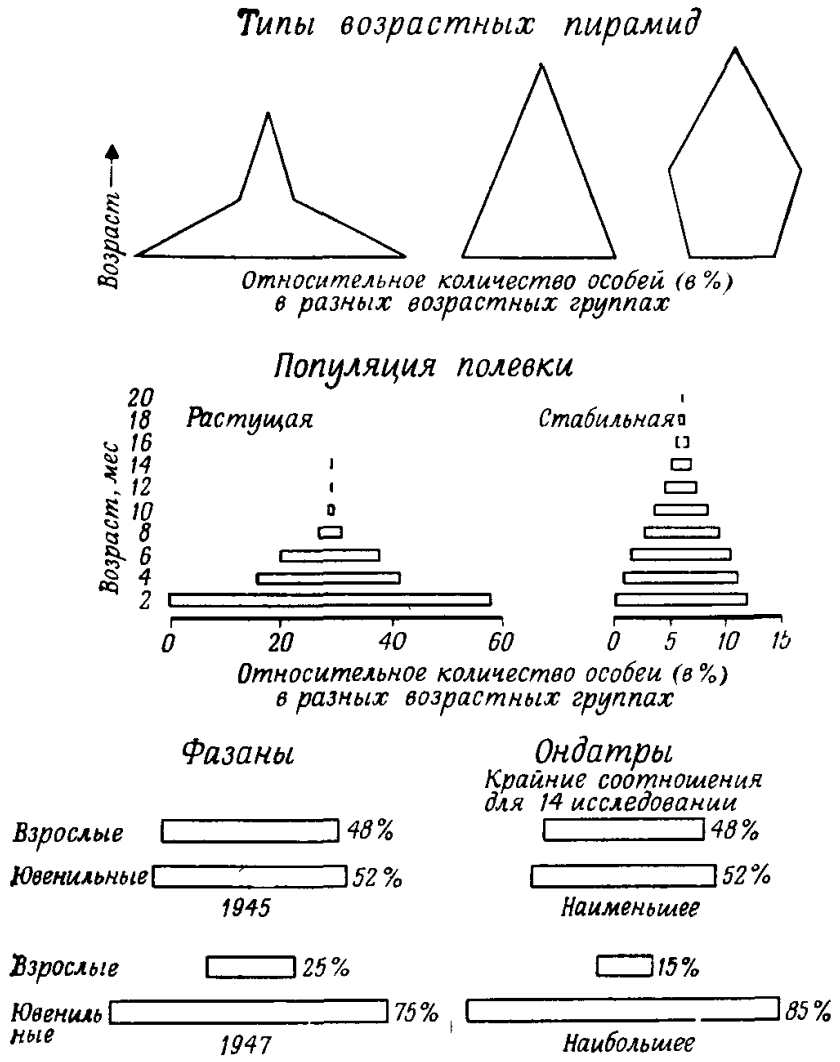
Исходя из теоретических соображений, Лотка (1925) показал, что в популяции имеет место тенденция к установлению стабильной возрастной структуры и что если это стабильное состояние из-за временного притока или оттока особей в другую популяцию нарушается, то при восстановлении нормальных условий возрастная структура вновь будет стремиться достигнуть прежнего состояния. Конечно, более устойчивые изменения должны привести к возникновению нового стабильного распределения возрастов. Лотка пишет:

«...смертность существенно варьирует в зависимости от возраста, и поэтому можно было бы предположить, что при рассмотрении скорости увеличения популяции необходимо учитывать точные данные о распределении возрастов. Это предположение, однако, основано на допущении, что возрастная структура сама по себе подвержена изменениям. Действительно, картина распределения организмов по возрастам меняется, но это происходит лишь в определенных ограниченных пределах. Некоторые типы возрастной структуры практически никогда не встречаются, и если в результате произвольного вмешательства или стихийных бедствий распределение организмов по возрастам

в изолированной популяции принимает совершенно необычный вид, то это нарушение вскоре начинает сглаживаться. Фактически существует некоторый стабильный тип распределения организмов по возрастам, и реальное распределение колеблется вблизи этого распределения, возвращаясь к нему в тех случаях, когда происходит его нарушение вследствие постороннего вмешательства. Характер распределения в изолированной популяции (т. е. когда вселение и выселение ничтожны) легко вывести...»

Математическое обоснование этого параметра и метод вычисления теоретического стабильного распределения особей по возрастам выходят за рамки нашей книги (см. Лотка, 1925, гл. 9, стр. 110—115). Скажем лишь, что для установления возрастной структуры популяции необходимы данные таблиц о распределении организмов по продолжительности жизни особей и сведения о специфической скорости роста (разд. 2 и 7).

Представление о стабильном распределении организмов по возрастам весьма важно. Как и в случае такой константы, как максимальная рождаемость, характер стабильного распределения дает основу для оценки фактически наблюдаемого распределения. Это еще одна константа, которая позволяет нам разобраться в кажущейся путанице переменных в природе. Целостная теория популяции исходит из того, что популяция есть, разумеется, реальная биологическая единица с определенными биологическими константами и определенными пределами изменений, которые совершаются по отношению к этим константам.

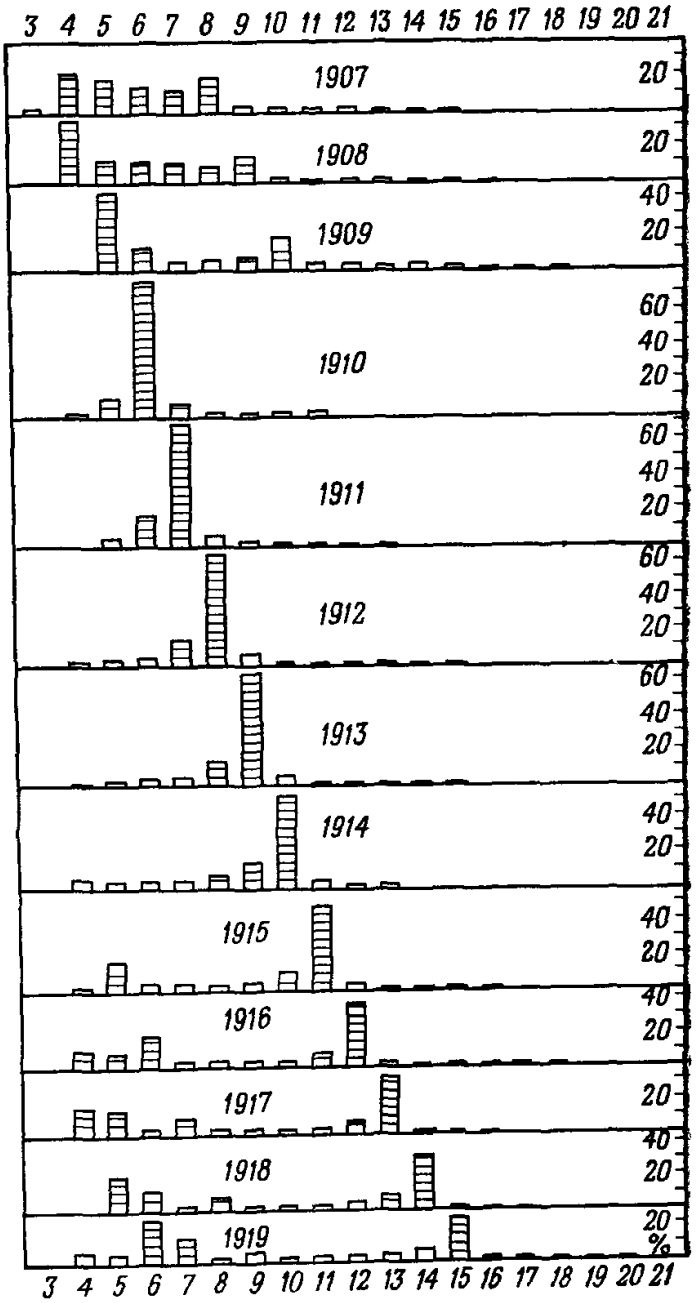


Фиг. 78. Возрастные пирамиды.

Вверху — три типа возрастных пирамид, характеризующих популяции с большой, умеренной и малой численностью (в процентах) молодых особей. *В середине* — возрастные пирамиды лабораторной популяции полевки *Microtus agrestis*; *слева* — экспоненциальный рост популяции в нелимитированных условиях среды, *справа* — рождаемость и смертность равны (Лесли и Рэнсон, 1940) *Внизу* — наименьшее и наибольшее соотношение между числом ювенильных и взрослых особей у фазанов (Кимболл, 1948) и ондатры (Петрайдс, 1950).

Примеры

Данные о распределении возрастов удобно представлять в форме многоугольных, или возрастных, пирамид (не путать с экологическими пирамидами, гл. 3), в которых число особей или их процент в различных возрастных группах обозначается шириной последовательных горизонтальных прямоугольников. Верхние пирамиды на фиг. 78 иллюстрируют три гипотетических случая: слева — пирамида с широким основанием — высокий процент молодых особей; в середине — колоколообразный многоугольник — умеренное соотношение молодых и старых особей; справа — пирамида в форме урны — процент молодых особей низок. Последнее обычно характерно для старых или уменьшающихся в размерах популяций. Пирамиды для полевки на фиг. 78 показывают стабильное распределение возрастов в условиях максимальной скорости увеличения популяции (слева) и в отсутствие роста (справа), когда рождаемость уравновешивается смертностью. В быстро растущих популяциях значительно больше доля молодых особей.



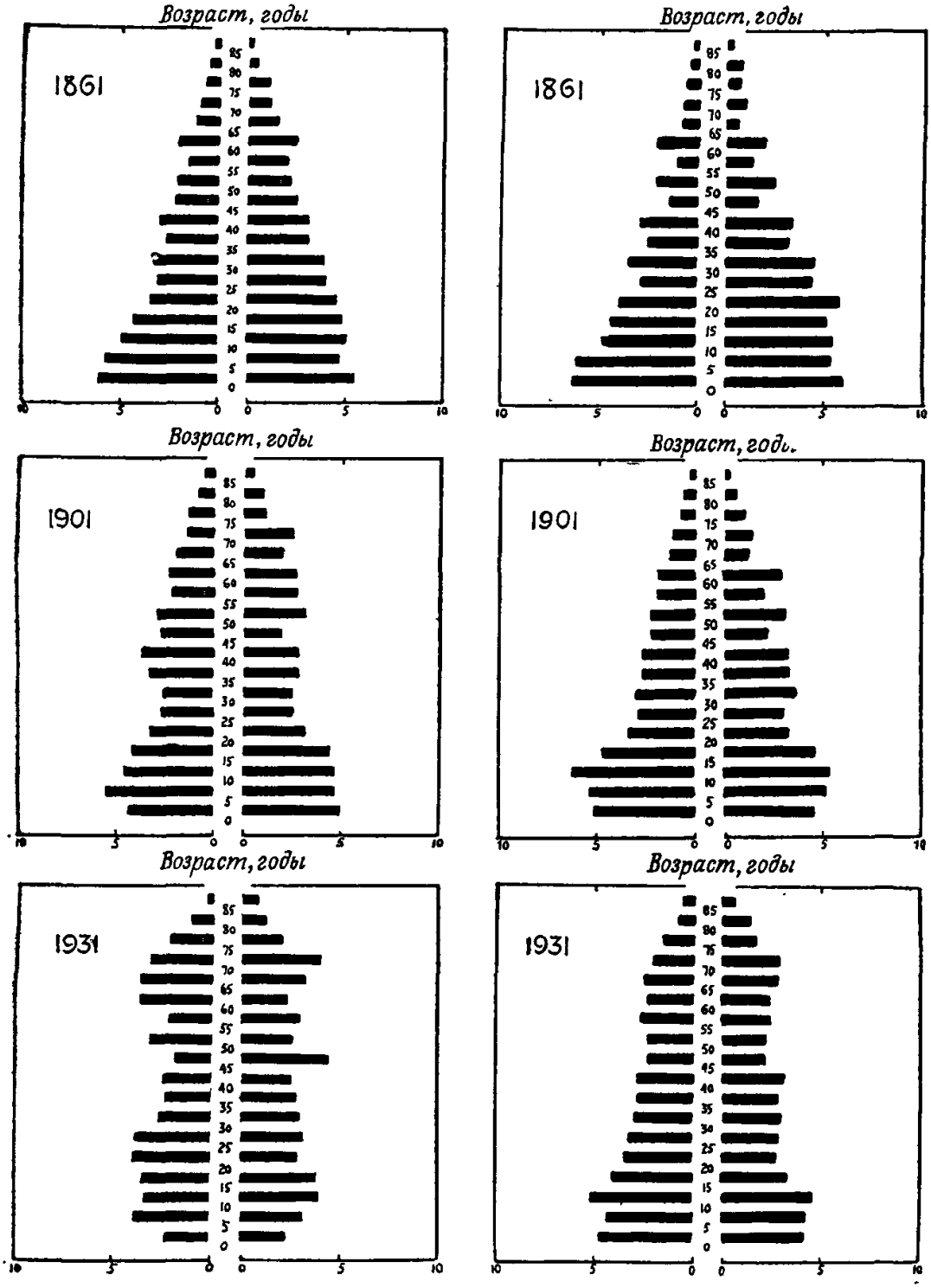
Фиг. 79. Доминирование одной возрастной группы у рыб (Хьёрт, 1926).

Показана возрастная структура промысловых уловов сельди в Северном море за период с 1907 по 1919 г. В 1904 г. значительная часть популяции была представлена годовиками; этот годовой класс доминировал в популяции в течение многих лет. Поскольку рыбы моложе 5 лет сетями не ловятся, годовой класс 1904 г. не был выявлен до 1909 г. Возраст рыб (указан на горизонтальной оси) определяли по зонам роста на чешуе, которые образуются ежегодно, подобно годичным кольцам деревьев.

У промысловых птиц и млекопитающих соотношение числа животных первого года жизни и животных старших возрастов, определяемое в конце охотничьего сезона (осень или зима) путем исследования выборок, производимых охотоведами, служит показателем того, в каком направлении происходило изменение. Высокий процент ювенильных особей по сравнению со взрослыми, как это видно из диаграмм, изображенных на фиг. 78 внизу, в общем указывает на то, что сезон размножения сложился удачно и что если смертность ювенильных особей не будет чрезмерной, то можно ожидать увеличения популяции в следующем году. Наиболее высокий процент (85%) ювенильных особей ондатры (фиг. 78, внизу справа) отмечался в популяции, которая в течение нескольких предыдущих лет интенсивно отлавливалась; общее

сокращение популяции, вероятно, привело к повышению рождаемости у выживших особей. Таким образом, говоря словами Лотки, популяция начала «спонтанно» возвращаться к стабильному распределению возрастов, которое, вероятно, должно находиться где-то между указанными крайними состояниями.

Усовершенствование методов определения возраста привело к углублению знаний о возрастной структуре популяций диких животных. Обнаружено, что у кроликов хорошим показателем возраста служит вес хрусталика. Используя этот показатель, Меслоу и Кейт (1968) изучили



Фиг. 80. Возрастные пирамиды человека (для двух местностей в Шотландии) (Дарлинг, 1951).

Пирамиды слева относятся к округу с неблагоприятными условиями; у пирамиды, характеризующей возрастную структуру к 1931 г., отмечается расширение в верхней части. Пирамиды справа относятся к местности с более благоприятными условиями. Численность каждой возрастной группы дается в процентах от общей величины популяции. Число мужчин на каждой диаграмме приведено слева, число женщин — справа.

возрастную структуру популяций американского зайца-беляка, для которого, как описано в разд. 9, характерна выраженная цикличность численности. В периоды быстрого увеличения популяции (за год или два до достижения максимальной численности) 76% особей в летней популяции имели возраст 1 год, причем на долю трехлетних особей и особей большего возраста приходилось всего 4%. Напротив, в годы, когда размеры популяции уменьшались, т. е. непосредственно перед низшей точкой цикла изменений численности, 35% особей имели возраст 3 года и более и примерно столько же приходилось на долю однолетней возрастной группы.

«Доминирование какой-либо возрастной группы» часто наблюдается в популяциях рыб, для которых вообще характерна очень высокая потенциальная рождаемость. Когда в результате необычно высокого выживания икры и личинок значительную часть популяции составляют однолетние особи, в течение нескольких последующих лет размножение подавляется. Классический пример в этом отношении — сельдь в Северном море (фиг. 79). Рыбы возрастной группы 1904 г. доминировали в уловах, начиная с 1910 г. (когда особи этой возрастной группы достигли 6-летнего возраста; в это время они уже достаточно крупны и эффективно вылавливаются сетями, используемыми в рыбных промыслах) и до 1918 г. Следовательно, даже в 14-летнем возрасте рыбы этой группы все еще превышали по численности рыб более молодых возрастных групп! Мы наблюдаем здесь нечто вроде компенсаторного механизма, когда высокое выживание обусловливает высокую вероятность снижения выживания в последующие годы. Экологи, работающие в области ихтиологии, пытаются в настоящее время выяснить, какие условия среды обусловливают такой необычный, но встречающийся время от времени характер выживания.

В качестве последнего примера приведем возрастные пирамиды популяций человека в двух местностях Шотландии (фиг. 80). В 1861 г. обе популяции были молодыми и мощными; к 1901 г. в них сложилась возрастная структура, характерная для стационарных популяций. К 1931 г. на диаграмме одной из популяций было отмечено расширение в верхней части (сравнительно мало детей, значительную долю составляют старики), что явилось результатом ухудшения условий существования. Эти диаграммы интересны еще в том отношении, что они показывают, как одновременно с возрастной структурой популяции можно отразить и распределение по полу[1].

7. ПОТЕНЦИАЛЬНАЯ СКОРОСТЬ ЕСТЕСТВЕННОГО РОСТА ПОПУЛЯЦИИ

Определения

Когда среда не оказывает ограничивающего влияния (пространство, пища, другие организмы не являются лимитирующими факторами), специфическая скорость роста (т. е. скорость роста популяции на особь) для данных микроклиматических условий постоянна и максимальна. В этих благоприятных условиях скорость роста характерна для некоторой специфической возрастной структуры популяции и служит единственным показателем наследственно обусловленной способности популяции к росту. Ее можно обозначить буквой r, являющейся экспонентой

[1] Попытки объяснить такие кардинальные явления в жизни человечества только биологически, без анализа социальных условий маскируют истинную картину. — *Прим. ред.*

в дифференциальном уравнении роста популяции в *нелимитированной среде* при специфических физических условиях:

$$dN/dt = rN; \qquad r = dN/(Ndt). \tag{1}$$

Отметим, что это то же выражение, которое использовалось в разд. 3. Параметр r можно охарактеризовать как *мгновенную скорость роста популяции.* Путем элементарного интегрирования получаем следующую экспоненциальную зависимость:

$$N_t = N_0 e^{rt}, \tag{2}$$

где N_0 — численность в нулевое время, N_t — численность в момент времени t, а e — основание натуральных логарифмов. Логарифмируя обе части равенства, получаем уравнение в форме, удобной для проведения расчетов:

$$\ln N_t = \ln N_0 + rt; \qquad r = \frac{\ln N_t - \ln N_0}{t}. \tag{3}$$

Пользуясь последним выражением, можно вычислить показатель r по данным двух измерений величины популяции (N_0 и N_t или вообще в любые два момента времени в фазе нелимитированного роста; в этом случае в приведенном уравнении вместо N_0 и N_t надо подставить величины N_{t_1} и N_{t_2}, а вместо t — разность $t_2 - t_1$).

Показатель r — это фактически разность между специфической мгновенной скоростью рождений (т. е. рождаемостью в единицу времени на одну особь) и специфической мгновенной скоростью гибели организмов и может быть выражен в виде

$$r = b - d. \tag{4}$$

Общая скорость роста популяции в отсутствие лимитирующего влияния среды (r) зависит от возрастного состава и вклада в репродукцию различных возрастных групп. Таким образом, вид может характеризоваться несколькими величинами r в зависимости от структуры популяции. Когда устанавливается стационарное и стабильное распределение возрастов, специфическую скорость роста называют *показателем потенциального роста популяции* или r_{max}. Часто эту максимальную величину r называют иначе — *биотический* или *репродуктивный потенциал.* Разность между r_{max}, или биотическим потенциалом, и фактической скоростью роста в данных лабораторных или полевых условиях используют как меру *сопротивления среды,* которая характеризует сумму всех лимитирующих факторов среды, препятствующих реализации биотического потенциала.

Объяснения

Переходим к рассмотрению показателя, в котором обобщаются такие частные показатели, как рождаемость, смертность и возрастная структура (каждый из них весьма важен, но сам по себе мало что дает), и постараемся выяснить вопросы, представляющие реальный интерес, а именно: как происходит рост популяции в целом, каких изменений следует ожидать в характере ее роста в различных условиях среды, каковы максимальные возможности популяции в этом отношении и в какой степени они отличаются от ее реальных возможностей? Для обозначения максимальной репродуктивной способности Чепмен (1928) предложил термин *биотический потенциал.* Он определил его как «врожденное свойство организма к размножению и выживанию, т. е. к увеличению численности; это своего рода алгебраическая сумма числа молодых особей,

производимых за каждый цикл размножения, числа репродукций за данный промежуток времени, соотношения полов и общей способности к выживанию при данных физических условиях». Представление о биотическом, или *репродуктивном, потенциале,* рассматриваемое некоторыми как чисто описательное (см. Грэхем, 1952), нашло широкое применение. Однако весьма общий характер определения биотического потенциала, данного выше, привел к тому, что разные люди вкладывают в него разный смысл. Для одних он означает некоторую туманную репродуктивную способность, таящуюся в популяции, которая была бы просто ужасающей, но, к счастью, никогда не проявляется в полной мере благодаря воздействию среды («в неконтролируемых условиях потомки одной пары мух через несколько лет весили бы больше, чем земной шар»). Другие понимают его просто как то максимальное число яиц, семян, спор и т. д., которые может продуцировать наиболее плодовитая особь, хотя обычно такое представление имеет мало смысла применительно к популяции, поскольку в большинстве популяций все особи не способны непрерывно поддерживать максимальную продуктивность.

Лотка (1925), Даблин и Лотка (1925), Лесли и Рэнсон (1940), Берч (1948) и другие выразили это довольно широкое представление о биотическом потенциале посредством математических терминов, понятных на любом языке (однако подчас лишь с помощью хороших математиков!). Хорошо сказал по этому поводу Бирч (1948): «Если попытаться количественно выразить «биотический потенциал» Чепмена в виде одного показателя, то, по-видимому, лучше всего использовать для этого параметр r, поскольку он характеризует внутренне присущую животным способность к увеличению численности при отсутствии лимитирующих влияний среды». Как будет отмечено далее, показатель r часто используется также для количественного выражения «репродуктивной приспособленности» в генетическом смысле.

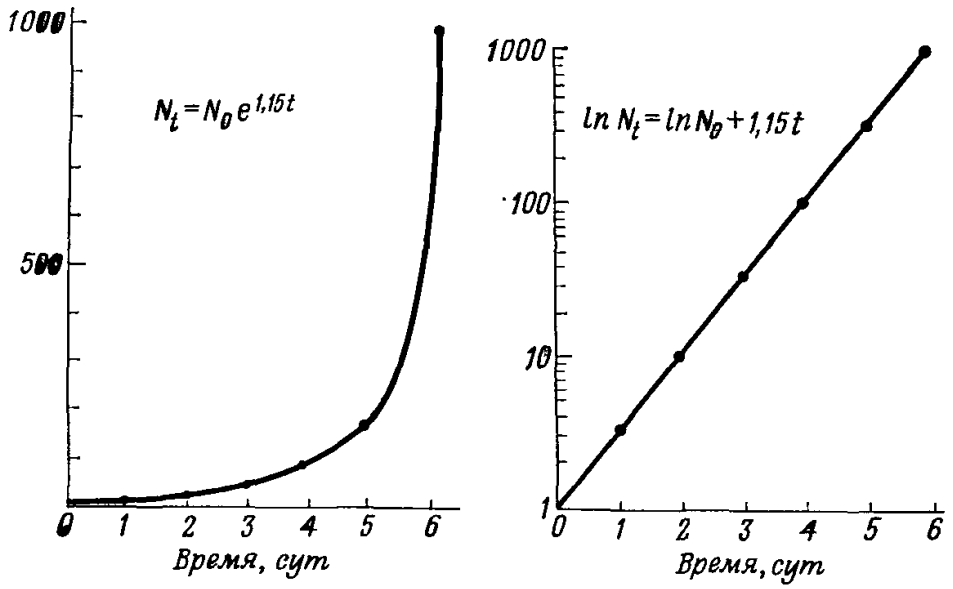
Если вспомнить о кривых роста, обсуждавшихся в разд. 3, то r— это специфическая скорость роста ($\Delta N/N\Delta t$) для случая экспоненциального роста популяции. Нетрудно видеть, что уравнение (3), приведенное в разд. «Определения», есть уравнение прямой. Поэтому величину r можно получить графически. Если кривую роста вычертить на логарифмической или полулогарифмической шкале, то при экспоненциальном росте график зависимости логарифма численности популяции от времени будет иметь вид прямой, а r будет наклоном этой прямой. Чем круче наклон, тем больше показатель потенциального роста. На фиг. 81 одна и та же кривая роста изображена двумя способами: слева численность (N) отложена на арифметической, а справа — на логарифмической шкале. В этом примере рассматривается гипотетическая популяция микроорганизмов, рост которой в течение 6 сут происходил по экспоненциальной кривой; каждые 2 сут происходило десятикратное увеличение популяции. Наклон прямой на полулогарифмическом графике составляет 1,15; это и есть величина r. В этом нетрудно убедиться, подставляя в уравнение (3) любые две величины, характеризуюшие численность популяции, например плотность на 2-е и 4-е сутки:

$$r = \frac{\ln N_{t_2} - \ln N_{t_1}}{t_2 - t_1};$$

$$r = \frac{\ln 100 - \ln 10}{2}.$$

Взяв значения натуральных логарифмов из таблицы, получаем

$$r = \frac{4{,}6 - 2{,}3}{2} = 1{,}15.$$



Фиг. 81. Кривая роста одной и той же популяции, построенная двумя разными способами.

Число особей (*N*) отложено в линейном (*слева*) и в логарифмическом (*справа*) масштабе. Рассматривается гипотетическая популяция микроорганизмов, в течение 6 суток растущая по экспоненте, так что каждые двое суток популяция увеличивается в 10 раз. Объяснение уравнений см в тексте.

Показатель потенциального роста популяции r не следует путать с чистой величиной репродукции R_0, рассмотренной в разд. 5 (табл. 24); R_0 характеризует время генерации и не подходит для сравнения популяций с разным временем генерации. Однако среднее время генерации T связано с R_0 и r следующим образом:

$$R_0 = e^{rT}; \qquad \text{отсюда } T = \frac{\ln R_0}{r}.$$

Зависимость между T, R_0 и r для популяций различных животных в графической форме представлена на стр. 52 книги Слободкина (1962). В природных популяциях в непродолжительные периоды, когда пища имеется в изобилии, отсутствуют перенаселенность, враги и т. д., экспоненциальный характер роста проявляется нередко. В таких условиях популяция в целом увеличивается с огромной скоростью, хотя размножение каждого отдельного организма происходит при этом нисколько не быстрее, чем раньше, т. е. специфическая скорость роста остается постоянной. «Цветение» планктона, упомянутое в предыдущих главах, взрыв численности вредителей или рост бактерий в свежей среде — хорошие примеры ситуаций, в которых рост часто бывает логарифмическим. Подобный характер изменений отмечается и для многих других явлений, например поглощения света, мономолекулярных химических реакций и др. Очевидно, такой экспоненциальный процесс не может продолжаться долго, а часто и вовсе не реализуется. Как будет показано в последующих разделах, взаимоотношения с другими популяциями, а также сопротивление со стороны внешней среды очень скоро снижают скорость роста и различным образом изменяют его характер.

Примеры

В табл. 25 приводится показатель потенциального роста для насекомых, грызунов и человека, а также некоторые другие показатели, связанные с этим показателем. Предполагается, что для грызунов и насекомых при 29 °С величина показателя соответствует r_{max} (биотический

потенциал), поскольку популяции, для которых проводились эти расчеты, содержались в лаборатории при условиях, предельно близких к оптимальным. Чрезвычайно большие различия потенциальной способности к размножению различных популяций особенно четко выявляются при сопоставлении двух последних столбцов, в которых показано, сколько раз популяция воспроизводит себя в условиях, обеспечивающих экспоненциальный рост, а также время, требуемое для удвоения популяции. Эти два параметра математически связаны с величиной показателя потенциального роста следующим образом:

Предельная частота воспроизводства $\lambda = e^r$; $\ln \lambda = r$.

ТАБЛИЦА 25

Сравнительные данные, связанные со скоростью роста популяций некоторых насекомых и грызунов

Организм и условия	Показатель потенциального роста r		Среднее время генерации T, недели	Чистая скорость репродукции R_0	Предельная частота воспроизводства[1] e^r		Время удвоения[2], недели
	неделя	год			неделя	год	
Calandra (рисовый долгоносик)[3] при оптимальной температуре (29 °С)	0,76	39,6	6,2	113,56	2,14	$1{,}58 \cdot 10^{16}$	0,19
Calandra[3] при 23 °С	0,43	22,4	10,6	96,58	1,54	$5{,}34 \cdot 10^{8}$	1,61
Calandra[3] при 33,5 °С	0,12	6,2	9,2	3,38	1,13	493	5,78
Tribolium castaneum[5] при оптимальной температуре (28,5 °С)	0,71	36,8	7,9	275,0	2,03	$1{,}06 \cdot 10^{5}$	0,96
Pediculus humanus[7] (человечья вошь)	0,78	40,6	4,4	30,93	2,18	$4{,}27 \cdot 10^{16}$	0,88
Microtus agrestis[4] при оптимальных лабораторных условиях	0,088	4,5	20,2	5,9	1,09	90	7,90
Rattus norvegicus[6] (серая крыса) при оптимальных лабораторных условиях	0,104	5,4	31,1	25,66	1,11	221	6,76

[1] Сколько раз популяция воспроизводит себя за указанное время.
[2] Время, требуемое для удвоения популяции, равно $0{,}6931/r$.
[3] Бирч (1948).
[4] Лесли и Рэнсон (1940).
[5] Лесли и Парк (1949).
[6] Лесли (1945).
[7] Эванс и Смит (1952).

На примере рисового долгоносика можно видеть, что при температуре выше и ниже оптимальной способность популяции к увеличению изменяется. Разность между величинами r_{max} и r при температуре, отличной от оптимальной (но в диапазоне, совместимом с жизнью), служит показателем регулирующего действия среды в отсутствие перенаселенности. Однако очевидно, что даже при менее благоприятных температурах популяция в отсутствие лимитирующего влияния биотических условий все еще способна увеличиться за год в несколько сот раз. Насекомых часто рассматривают как наиболее серьезных конкурентов человека, и наше счастье, что в регулировании их численности мы зависим не только от физических факторов (и опрыскивателей!). Паразиты, болезни, хищники, межвидовая и внутривидовая конкуренция и другие биологические факторы дают нам в руки мощные средства контроля, если мы хотя бы только способствуем их действию. Чем больше мы бу-

дем знать о способах «сопротивления биотической среды», тем лучше будем вооружены в «войне» с насекомыми.

Для организмов, еще более мелких, чем насекомые, показатель потенциального роста может оказаться даже выше величин, приводимых в табл. 25. Смит (1963) обнаружил, что величина r для *Daphnia* (мелкое ракообразное) в среде с нелимитированным питанием составляет 0,44 в сутки или 3,08 в неделю. В другой статье Смит (1954) высказывает предположение, что колебания r для живых организмов могут охватывать диапазон величин, отличающихся на 6 порядков.

8. ТИПЫ РОСТА ПОПУЛЯЦИЙ И ПРЕДСТАВЛЕНИЕ О ЕМКОСТИ МЕСТООБИТАНИЯ

Определения

Характер увеличения численности популяции может быть различным, и в связи с этим выделяют различные типы роста популяций. По форме кривых роста, построенных на арифметической шкале, можно выделить два основных типа: рост, описываемый *J-образной* или *S-образной кривой*. Эти два противоположных типа роста в соответствии с особенностями разных организмов и условий среды могут различным образом сочетаться и модифицироваться. При J-образной форме кривой роста плотность быстро увеличивается по экспоненте (как показано на фиг. 81), но затем, когда начинает действовать сопротивление среды или другой лимитирующий фактор (обычно более или менее резко), рост популяции внезапно прекращается. Этот тип роста может быть описан простым экспоненциальным уравнением, рассматривавшимся в предыдущем разделе:

$$\frac{dN}{dt} = rN \qquad \textit{с определенным пределом для } N.$$

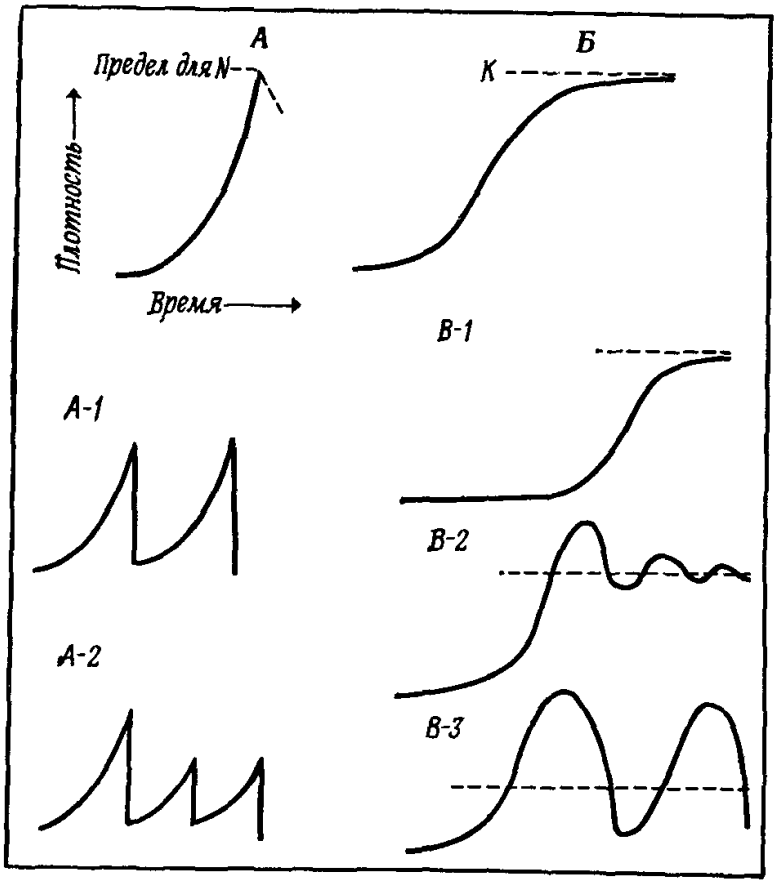
При описываемом S-образной кривой росте увеличение популяции вначале происходит медленно (начальная фаза, или фаза положительного ускорения), затем быстрее (эту фазу, вероятно, можно назвать фазой приближения к логарифмическому росту), но вскоре под влиянием сопротивления среды рост популяции постепенно начинает замедляться (фаза отрицательного ускорения). Это замедление по мере увеличения сопротивления становится все более выраженным, и в конце концов достигается и начинает поддерживаться более или менее устойчивое равновесие. Такой тип роста можно описать простым логистическим уравнением

$$\frac{dN}{dt} = rN\frac{(K-N)}{K}.$$

Верхний предел увеличения численности популяции, представленный в уравнении константой K, называется *верхней асимптотой* S-образной кривой или *пределом роста*. При росте, описываемом J-образной кривой, равновесное состояние может и не наступить, однако верхний предел будет в этом случае обусловлен предельной величиной для N. Два описанных типа роста и некоторые их варианты схематически показаны на фиг. 82.

Объяснения

Когда несколько особей интродуцируются или свободно распространяются на незанятой территории (как это бывает, например, в начале сезона), часто удается наблюдать характерный тип роста популяции. Та



Фиг. 82. Некоторые типы кривых роста популяций прн изображении в линейном масштабе (Никольсон, 1954).

J-образная кривая (экспоненциальный рост) (*А*), S-образная кривая (*Б*) и некоторые их разновидности *А-1* и *А-2* — осцилляции, выявляемые при экспоненциальном росте. *В-1, В-2, В-3* — некоторые (но далеко не все) возможные варианты роста, когда имеется разрыв во времени между увеличением плотности организмов, вызванным появлением новых особей и проявлением тормозящего влияния этого увеличения плотности на рост популяции (такой рост характерен для высших растений и животных). Если питательные вещества и другие необходимые для жизни факторы накоплены еще до того, как начался рост популяции, то ее численность может «перескочить» через предельный уровень, как показывают кривые *А-2* и *В-2* (это объясняет, почему новые пруды и озера часто богаче рыбой, чем старые).

часть кривой роста, которая соответствует увеличению популяции, при построении этой кривой в арифметической шкале часто принимает форму буквы S или J (фиг. 82, *А* и *Б*). Интересно отметить, что два основных типа роста, описываемые этими кривыми, сходны с двумя типами метаболизма или роста, описанными для отдельных особей (Берталанфи, 1957). Однако неясно, имеется ли причинная связь между ростом особей и ростом популяций. При нынешнем уровне наших знаний можно лишь привлечь внимание к самому факту сходства этих процессов.

Нетрудно видеть, что приведенное выше уравнение J-образной кривой роста представляет собой то же самое экспоненциальное уравнение, которое было рассмотрено в предыдущем разделе, с той лишь разницей, что величина N имеет в нем предел; это означает, что относительно неограниченный рост внезапно останавливается, когда популяция исчерпывает свои ресурсы (пища, жизненное пространство), когда наступают внезапные заморозки или вмешивается другой сезонный фактор или когда внезапно заканчивается сезон размножения (например, при переходе к диапаузе, как описано в гл. 5, разд. 4). После того как верхний предел для N окажется достигнутым, плотность может либо некоторое время оставаться на этом уровне, либо, как это часто случается, сразу же резко падает, в связи с чем отмечаются «релаксационные осцилляции» (фиг. 82, *А-1* и *А-2*), которые Никольсон назвал «триггерной импульсацией плотности»; по-видимому, они характерны для природных

популяций многих организмов, таких, как «зацветающие» водоросли, однолетние растения, некоторые насекомые, а возможно, и лемминги в тундре.

Другой, также нередко наблюдаемый тип роста может быть выражен в арифметической шкале по отношению к времени S-образной кривой. Характерная форма кривой обусловлена постепенным усилением действия неблагоприятных факторов (сопротивление среды) по мере увеличения плотности популяции; в этом отношении такой тип роста является прямой противоположностью ранее рассмотренному, при котором популяция начинает испытывать сопротивление среды почти в конце своего роста. По этой причине Никольсон (1954), говоря о таком росте, назвал его «обусловленным плотностью». В простейшем случае усиление действия неблагоприятных факторов в зависимости от плотности является линейным. О таком простом, или «идеальном», росте говорят, что он является логическим или удовлетворяет логистическому уравнению[1]; это уравнение было приведено выше для характеристики S-образной кривой. Его можно записать следующими тремя способами (четвертая, интегральная форма приведена на следующей странице):

$$\frac{dN}{dt} = rN\frac{(K-N)}{K}, \text{ или } = rN - \frac{r}{K}N^2, \text{ или } = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right),$$

$$N = \frac{K}{1 + e^{a-rt}},$$

где dN/dt — скорость роста популяции (изменение численности во времени); r — специфическая скорость роста, или показатель потенциального роста, рассматривавшийся в разд. 6; N — величина популяции (численность); K — максимальная возможная величина популяции, или «верхняя асимптота»; e — основание натуральных логарифмов и a — константа интегрирования, определяющая положение кривой относительно начала координат; эта константа равна значению $\ln(K-N)/N$ при $t=0$.

Ясно, что это уравнение отличается от экспоненциального уравнения, приведенного в предыдущем разделе, лишь тем, что оно содержит выражения. $(K-N)/K$, $(r/K)N^2$ или $(1-N/K)$. Эти последние выражения представляют собой три разных показателя, характеризующих сопротивление среды, создаваемое вследствие роста популяции, который по мере приближения к пределу вызывает все большее уменьшение скорости потенциальной репродукции. Выраженные в словесной форме, эти уравнения означают следующее:

Скорость увеличения популяции	равна	Максимально возможной скорости (нелимитированной специфической скорости роста, умноженной на число особей в популяции)	умноженной на	Степень реализации максимальной скорости
			или минус	Нереализованное увеличение

Итак, можно сказать, что описанная модель роста основывается на трех компонентах: константе скорости роста r, показателе величины популяции N и показателе влияющих на популяцию лимитирующих факторов $1-N/K$.

---

[1] Впервые логистическое уравнение было предложено П. Ферхульстом в 1838 г.; им широко пользовался Лотка, а в 1920 г. его «переоткрыли» Пирл и Рид. Его математический вывод и способы построения кривых см. у Пирла (1930).

Логистическое уравнение можно записать также в форме, характеризующей скорость увеличения на одну генерацию R:

$$\frac{dN}{dt} = N \ln R \left(\frac{K-N}{K} \right).$$

Необходимо подчеркнуть, что, хотя рост многих популяций микроорганизмов, растений и животных как в лабораторных, так и в природных условиях может быть описан S-образной кривой, это вовсе не означает, что увеличение таких популяций подчиняется логистическому уравнению. Существует много математических уравнений, решение которых можно представить графически в виде S-образных кривых; в частности, это справедливо почти для любого уравнения, в котором увеличение отрицательных факторов находится в какой-либо зависимости от плотности. Следует избегать простой подгонки под кривую. Чтобы провести сравнение экспериментальных данных с теоретической кривой, необходимо убедиться в том, что показатели, входящие в уравнение, действительно характеризуют те воздействия, которые определяют регулирование популяции. Простая ситуация, когда сопротивление среды возрастает линейно при увеличении плотности, по-видимому, имеет место только в популяциях организмов с простым жизненным циклом, например дрожжей, растущих в ограниченном пространстве (как это происходит в культуре; см. фиг. 83). В популяциях более высокоорганизованных растений и животных, обладающих сложными жизненными циклами и длительными периодами индивидуального развития, изменения, вероятно, отсрочены во времени, в результате чего характер роста модифицируется и создается ситуация, при которой, говоря словами Никольсона (1954), рост обусловлен «запоздалой плотностью». В таких случаях кривая роста более вогнута (требуется более длительный период для того, чтобы рождаемость оказалась эффективной), причем почти всегда популяция «перескакивает» через верхнюю асимптоту, и прежде чем численность в конце концов установится на этом уровне, она претерпевает ряд осцилляций (фиг. 82, кривая *B-2*). Вангерски и Каннингем (1956, 1957) предложили модифицированный вариант логистического уравнения, которое позволяет учитывать два типа временно́й отсрочки в реакциях популяции: 1) время, нужное для того, чтобы в неблагоприятных условиях началось увеличение численности, 2) время, нужное для того, чтобы в неблагоприятных условиях, связанных с перенаселением, начали изменяться рождаемость и смертность. Обозначив эти промежутки времени соответственно как $t-t_1$ и $t-t_2$, получаем

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN_{(t-t_1)} \frac{K - N_{(t-t_2)}}{K}.$$

При исследовании такого уравнения на аналоговой вычислительной машине обнаружились «выбросы», или «всплески», плотности и ее осцилляции с уменьшающейся во времени амплитудой, как показано на фиг. 82, *B-2*. Диви (1958) высказал предположение, что такой тип роста наиболее распространен и, очевидно, должен наблюдаться в популяциях человека, если регуляция их численности осуществляется только вследствие «самоперенаселе́ния» (т. е. если отсутствует «внешнее» регулирование, например систематическое планирование семьи). Причина этого проста, и в местном масштабе мы действительно нередко наблюдаем такие «выбросы». Когда экономические условия благоприятны, люди позволяют себе иметь много детей, затем, 10—20 лет спустя (временная отсрочка), школы и жилой фонд оказываются перегруженными, поскольку люди редко способны «предвидеть» свои будущие по-

требности. В быстро растущих городах (рост которых часто обусловлен усилением иммиграции) такого рода «выбросы» и последующие осцилляции удается выявить почти всегда. Умеренные осцилляции при разумном перспективном планировании не приносят вреда. Действительно, даже по опыту инженеров мы знаем, что много легче иметь дело с «затухающими осцилляциями», чем с изменением, характеризующимся чисто асимптотической кривой. Опасность заключается в возрастании вероятности такой ситуации, когда численность всех городов возрастает одновременно, так что потребности превысят имеющиеся ресурсы и возвращение к нормальному состоянию окажется невозможным ни с помощью переселения в другое место, ни путем перевода из другого места свободного капитала (поскольку в этом «другом месте» будет такая же стрессовая ситуация).

Предложены многочисленные модификации основного логистического уравнения, в которых авторы пытались учесть сложные онтогенетические взаимодействия, характерные для высших организмов. Смит (1963), например, предложил ввести в него константу поддержания c (скорость замещения при насыщении), так что член уравнения, характеризующий предел потенциального роста, стал зависеть от величины r/c; в такой форме это уравнение позволило более точно описать рост популяции дафний в условиях недостатка пищи. Слободкин (1962, гл 9) детально обсуждает возможности введения в уравнение коэффициентов первого, второго и третьего порядков, которые могли бы характеризовать соответственно конкуренцию, метаболические изменения в среде и общественные взаимодействия.

Примеры

На фиг. 83 изображена простейшая S-образная кривая, а на фиг. 84 — J-образные кривые. Фиг. 84 показывает, что в благоприятные годы наблюдалось быстрое увеличение численности трипсов вплоть до конца сезона, после чего их плотность так же быстро снижалась. В менее благоприятные годы форма кривой роста была ближе к S-образной.

ТАБЛИЦА 26

Рост дрожжей в культуре[1]

Время, ч	Фактическая биомасса дрожжей	Биомасса, вычисленная по логистическому уравнению[2]	Биомасса, вычисленная по экспоненциальному уравнению[3] (цифры округлены)	Время, ч	Фактическая биомасса дрожжей	Биомасса, вычисленная по логистическому уравнению[2]	Биомасса, вычисленная по экспоненциальному уравнению[3] (цифры округлены)
0	9,6	9,9	9,6	10	513,3	506,9	2042
1	18,3	16,8	17	11	559,7	562,3	3504
2	29,0	28,2	28	12	594,8	600,8	5904
3	47,2	46,7	48	13	629,4	625,8	↓
4	71,1	76,0	82	14	640,8	641,5	
5	119,1	120,1	139	15	651,1	651,0	
6	174,6	181,9	238	16	655,9	656,7	
7	257,3	260,3	408	17	659,6	660,7	↓
8	350,7	348,2	694	18	661,8	662,1	14 765
9	441,0	433,9	1238				

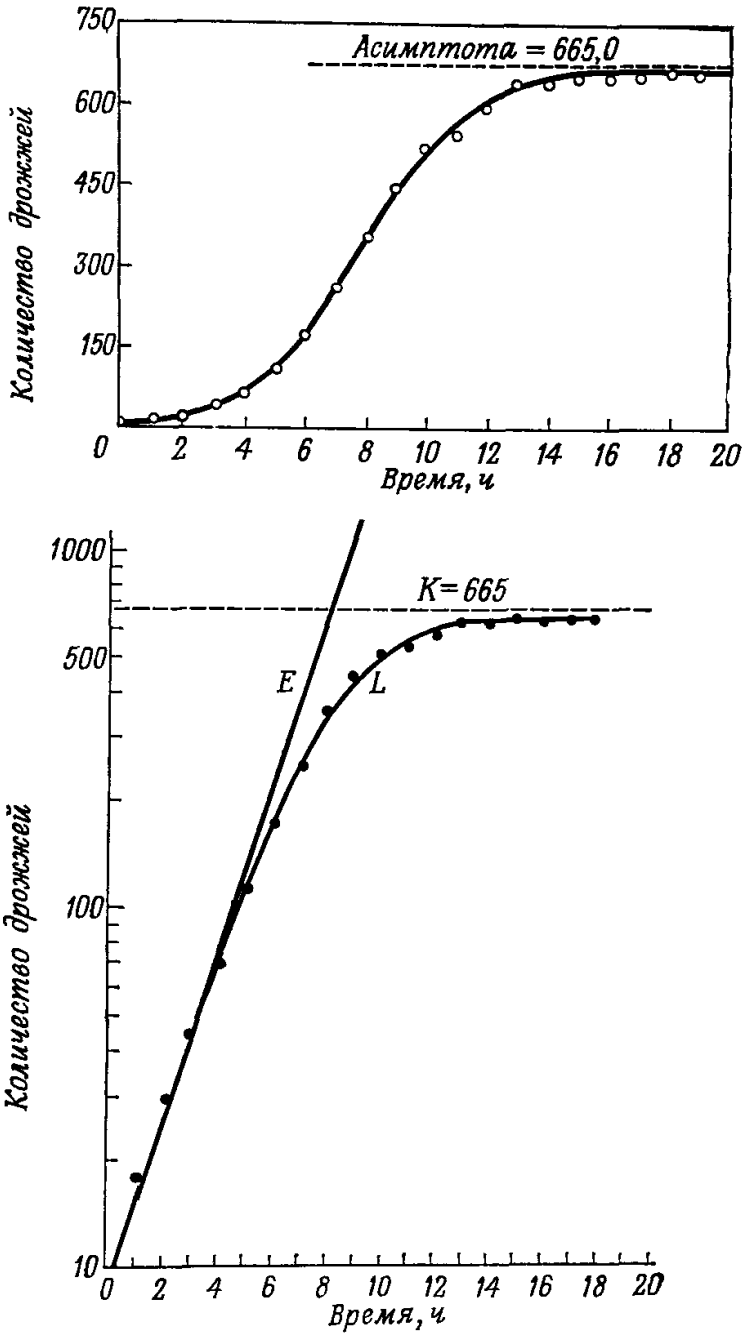
[1] Данные Карлсона (по Пирлу, 1927).

[2] $N = \dfrac{665}{1 + e^{4,1896 - 0,5355t}}$.

[3] $N_t = N_0 e^{0,5355t}$ $(N_0 = 9,6)$.

Следует отметить, что J-образную кривую в общем можно рассматривать как участок S-образной кривой, просто факторы среды в этом случае начинают лимитировать скорость процесса до того, как существенную роль начнут играть внутренние факторы ограничения численности.

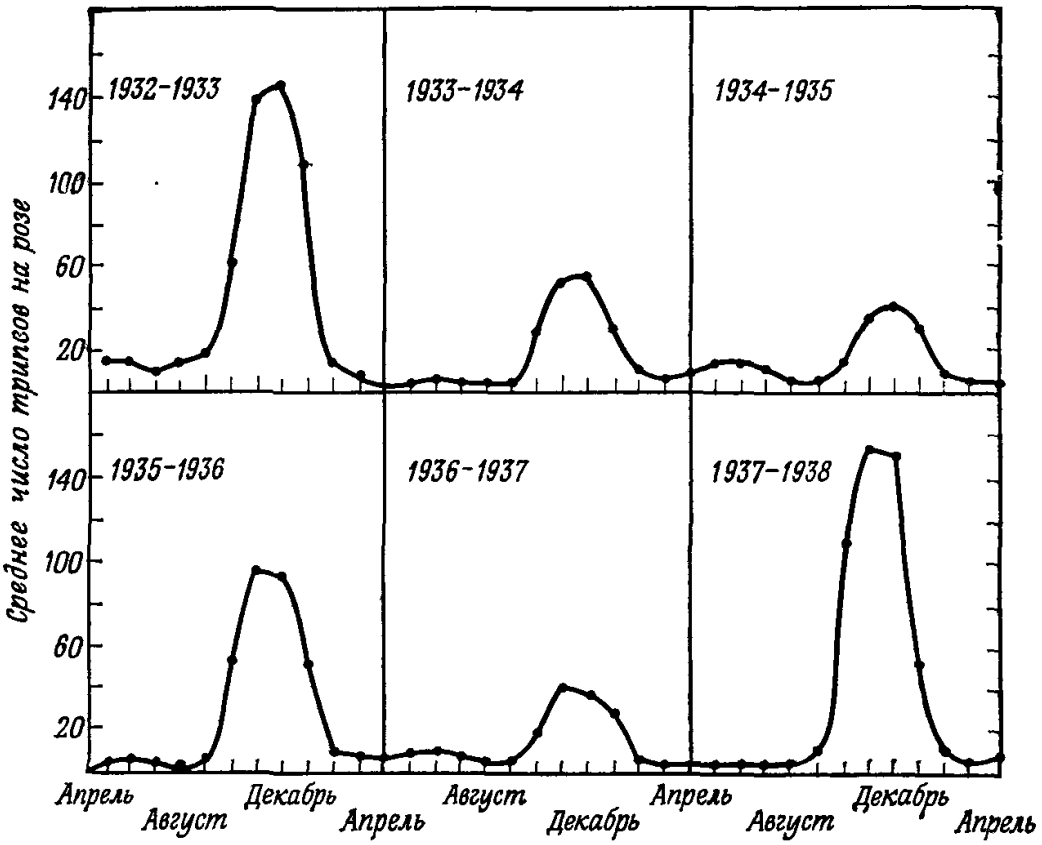
На фиг. 83 представлены графики роста дрожжей в линейном (вверху) и полулогарифмическом (внизу) масштабах, соответствующие логистическому уравнению. Обратите внимание на то, что полулогарифмический график имеет не S-образную форму, а форму перевернутой буквы J. На фиг. 83 внизу приведена также экспоненциальная кривая (E), описывающая рост, не ограниченный размерами сосуда, содержащего культуру, и плотностью популяции. Фактические данные и уравнения приведены в табл. 26; обратите внимание на то, что эти уравнения соответствуют интегральной форме логистического и экспоненциального уравнений, в которые вместо констант K, a и r подставлены реальные величины. Фактический (наблюдаемый) рост дрожжей в течение первых 3 ч был по существу экспоненциальным, однако в дальнейшем он значительно замедлился и приобрел особенности, характерные для логистического роста. Площадь, ограниченную двумя кривыми (фиг. 83, внизу), можно принять за меру сопротивления среды. Полулогарифмический график имеет то преимущество, что отклонения от прямой позволяют судить об изменениях скорости роста популяции (dN/dt); чем больше изгиб кривой, тем значительнее изменения.



Фиг. 83. Рост дрожжей в культуре.

Тип роста, описываемый простой S-образной кривой. Сопротивление среды (в данном случае вредные факторы, обусловленные жизнедеятельностью самих организмов) линейно зависит от плотности. Кружки — наблюдаемые величины роста, сплошные линии — кривые, построенные по уравнениям. *Вверху* — рост дрожжей, представленный в линейном масштабе; точки ложатся на логистическую кривую. *Внизу* — те же данные (*L*), представленные в полулогарифмическом масштабе; приведена также экспоненциальная кривая (*E*), показывающая, каким был бы рост при отсутствии самоограничивающих влияний. Соответствующие данные и уравнения см. в табл. 26 (по Пирлу, 1927; верхний рисунок — из работы Олли и др., 1949).

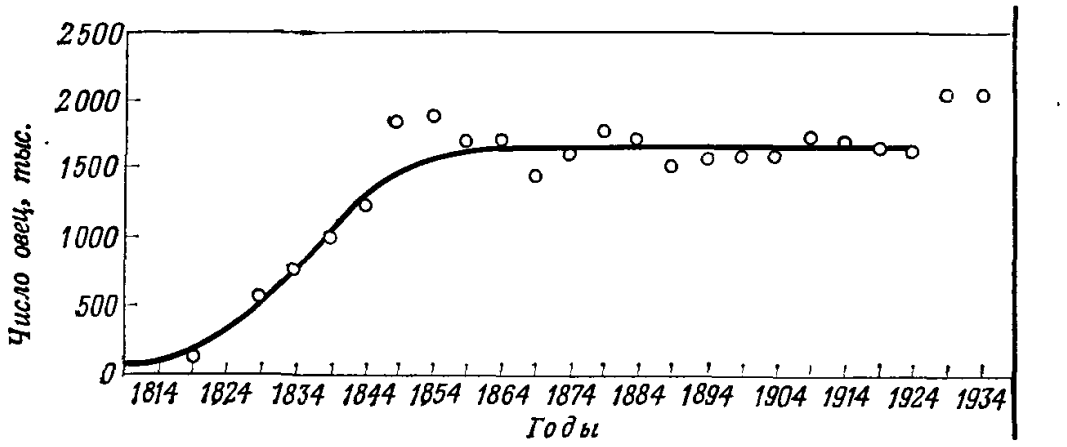
Хотя простой логистический рост, вероятно, характерен лишь для мелких организмов или для организмов с простым жизненным циклом,



Фиг. 84. Сезонные изменения величины популяции взрослых трипсов, живущих на розах (Девидсон и Андреварта, 1948).

S-образные кривые роста наблюдаются и у крупных организмов при вселении их в новую среду, временно не оказывающую лимитирующего влияния. В этом случае возможны, как указано в начале данного раздела, и колебания численности. Пример такой ситуации представлен на фиг. 85. Примерно в 1800 г. на остров Тасмания интродуцировали овец, и в дальнейшем проводился довольно точный их учет. Изменение численности овец происходило по S-образной кривой, на которой отмечаются умеренные колебания относительно асимптоты (около 1 700 000 овец). Разумеется, некоторые колебания, отмечавшиеся после 1860 г., по-видимому, обусловлены климатическими факторами.

Об S-образном характере роста говорит также тот факт, что в популяциях «нормальных» размеров, обнаруживаемых в стабильных



Фиг. 85. Рост популяции овец, интродуцированных в новую местность (на остров Тасмаиия).

Кружки соответствуют средним велнчииам за 5-летний период (Девидсои, 1938).

экосистемах, скорость роста обычно является функцией плотности. Теннер (1966) обнаружил статистически достоверную отрицательную корреляцию между скоростью роста и плотностью для двух третей исследованных лабораторных и природных популяций насекомых и позвоночных (всего было исследовано 63 популяции), для которых имелись соответствующие данные в литературе. Интересно, что *популяция человека была единственной, для которой была установлена выраженная положительная корреляция!* Однако и популяции многих животных могут время от времени «ускользать» от регулирующего влияния плотности, что выражается в независимости или даже усилении их роста при увеличении плотности. Сходная ситуация, по-видимому, возникает и в растительных популяциях. Харпер и др. (1965) сообщили, что приживание проростков лимитируется плотностью при неблагоприятных условиях и не лимитируется при благоприятных условиях. В следующем разделе мы рассмотрим случаи осцилляций и взрывов численности, с тем чтобы попытаться выявить механизмы, лежащие в основе изменений численности в «нормальных» условиях, когда ее отклонения от асимптоты менее выражены.

9. ФЛУКТУАЦИИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ И ТАК НАЗЫВАЕМЫЕ «ЦИКЛИЧЕСКИЕ» ОСЦИЛЛЯЦИИ

Определения

Когда популяция перестает расти и величина $\Delta N/\Delta t$ в среднем достигает нуля, плотность популяции обнаруживает тенденцию к флуктуациям относительно верхнего асимптотического, или предельного, уровня роста; это имеет место даже в популяциях, характеризующихся самолимитирующимся ростом или другими формами регуляции по принципу обратной связи. Такие флуктуации могут возникать либо в результате изменений физической среды, вследствие чего повышается или снижается верхний предел численности, либо в результате внутрипопуляционных взаимодействий, либо, наконец, в результате взаимодействия с соседними популяциями. Таким образом, флуктуации могут происходить даже при постоянных условиях среды, например в лаборатории. Для природных популяций важно различать: 1) сезонные изменения их величины, которые регулируются в основном онтогенетическими адаптациями, сопряженными с сезонным изменением факторов среды, и 2) годичные флуктуации. Для удобства последние можно разделить на две группы: а) флуктуации, обусловленные различием физических факторов среды в течение года, т. е. внешними по отношению к популяции факторами, и б) осцилляции, связанные с динамическими изменениями популяции, т. е. с внутренними по отношению к популяции факторами. В общем первые, как правило, нерегулярны и обнаруживают четкую связь с одним или несколькими главными лимитирующими физическими факторами (такими, как температура, осадки), в то время как последние часто настолько регулярны, что их можно назвать «циклами» (виды, в популяциях которых имеет место такое изменение, часто называют «циклическими»). Как было показано в предыдущем разделе, резкие осцилляции свойственны популяциям с J-образным типом роста, а затухающие осцилляции — популяциям с S-образным типом роста, в которых в связи с особенностями жизненного цикла составляющих их видов наблюдается некоторая временна́я задержка реакции на увеличение плотности. Само собой разумеется, что на все типы флуктуаций оказывают влияние как внешние, так и внутренние факторы.

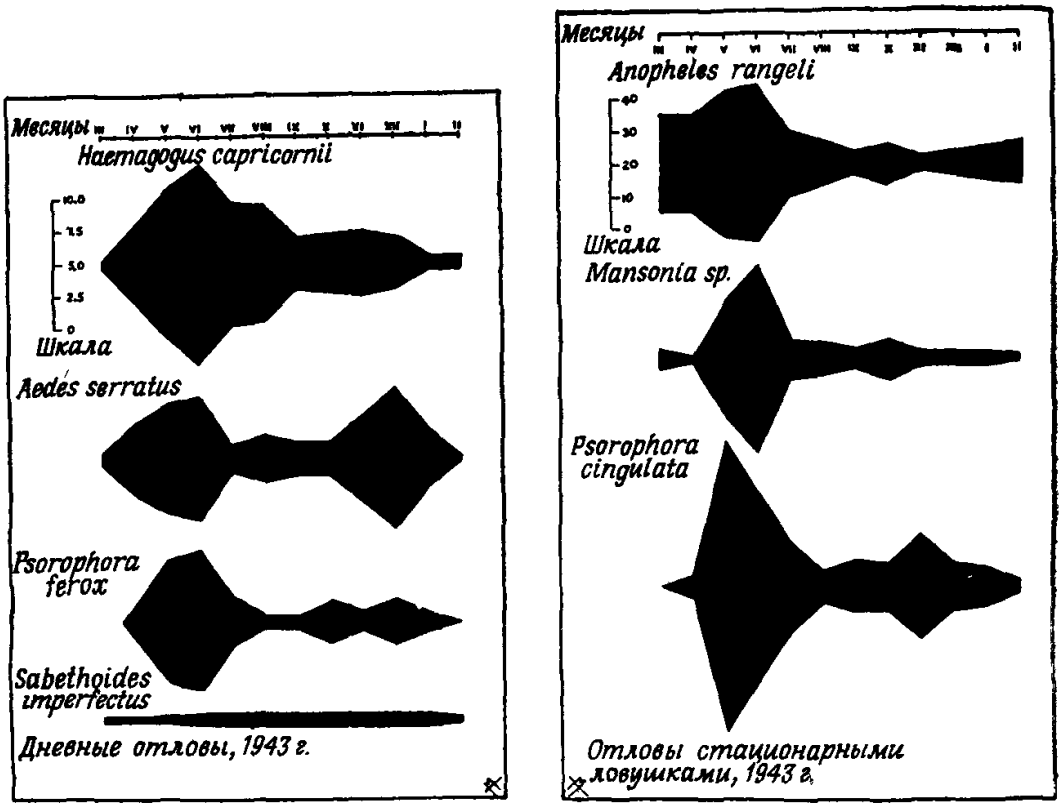
Проблема состоит в том, чтобы установить роль каждого из них или по крайней мере выявить в каждом конкретном случае основной фактор. Неоднократно отмечалось, что флуктуации плотности видовых популяций от года к году сильнее выражены в относительно простых экосистемах, в которых в сообщество объединено относительно мало популяций (т. е. при небольшом видовом разнообразии, гл. 6), как, например, в арктических сообществах и в сообществах насаженного соснового леса.

Объяснения и примеры

1. Примеры различных типов колебания плотности популяций. Выяснение механизмов, лежащих в основе изменений численности популяций, — очень важная экологическая проблема, которая еще далеко не разрешена. Как отмечено выше, флуктуации возникают под влиянием внешних физических условий, например климатических изменений. Такие флуктуации мы должны классифицировать как внешне обусловленные, поскольку они вызываются факторами, внешними по отношению к популяции или сообществу, т. е. небиологическими. В то же время очевидно, что флуктуации возникают и под действием внутренних факторов, по крайней мере частично связанных с самим сообществом (хищничество, болезни, врожденный тип роста). Часто довольно трудно выяснить относительную роль этих факторов. Подчас мы можем лишь констатировать, что определенные типы флуктуаций или осцилляций характерны для определенных популяций в определенных районах, но установить их причины не способны. Мы уже говорили о том, что в ответ на нарушение физических условий популяции могут реагировать компенсаторными изменениями; таким образом, можно подтвердить следующий основной принцип: чем выше уровень организации и зрелости сообщества и чем стабильнее условия, тем меньше амплитуда флуктуаций плотности популяции со временем. Вопрос о развитии гомеостаза сообщества мы рассмотрим в гл. 9.

Сезонные изменения величины популяции хорошо всем знакомы. Тучи москитов и комаров, леса, полные птиц, заросшие амброзией поля, — все это бывает в свое время, в другие сезоны популяции этих организмов могут сходить практически на нет. Хотя в природе трудно найти популяции животных, микроорганизмов и травянистых растений, которые не изменялись бы по сезонам, наиболее выраженные флуктуации отмечаются у организмов с ограниченным периодом размножения и особенно у организмов с коротким жизненным циклом или со значительными сезонными различиями распределения в пространстве (например, у мигрирующих животных). На фиг. 84 показаны не только J-образные кривые роста (при высоких плотностях отсутствует равновесное состояние), но также сезонные и годичные флуктуации, выявленные в результате систематических многолетних исследований. Подобные изменения, по-видимому, типичны для большинства насекомых, а также большинства однолетних растений и «однолетних» животных. В гл. 11 (фиг. 148) описаны местообитания, подробно изученные и смоделированные сезонные циклы популяций планктона в пресноводных и морских системах.

Выраженные сезонные изменения плотности популяций характерны как для тропической, так и для умеренной и арктической зон. Бейтс (1945), например, обнаружил, что только у одного из семи тропических видов комаров относительная численность не подвержена сезонным изменениям (фиг. 86). В тропиках флуктуации часто связаны с периодом дождей, но они могут быть обусловлены и различного рода периодич-

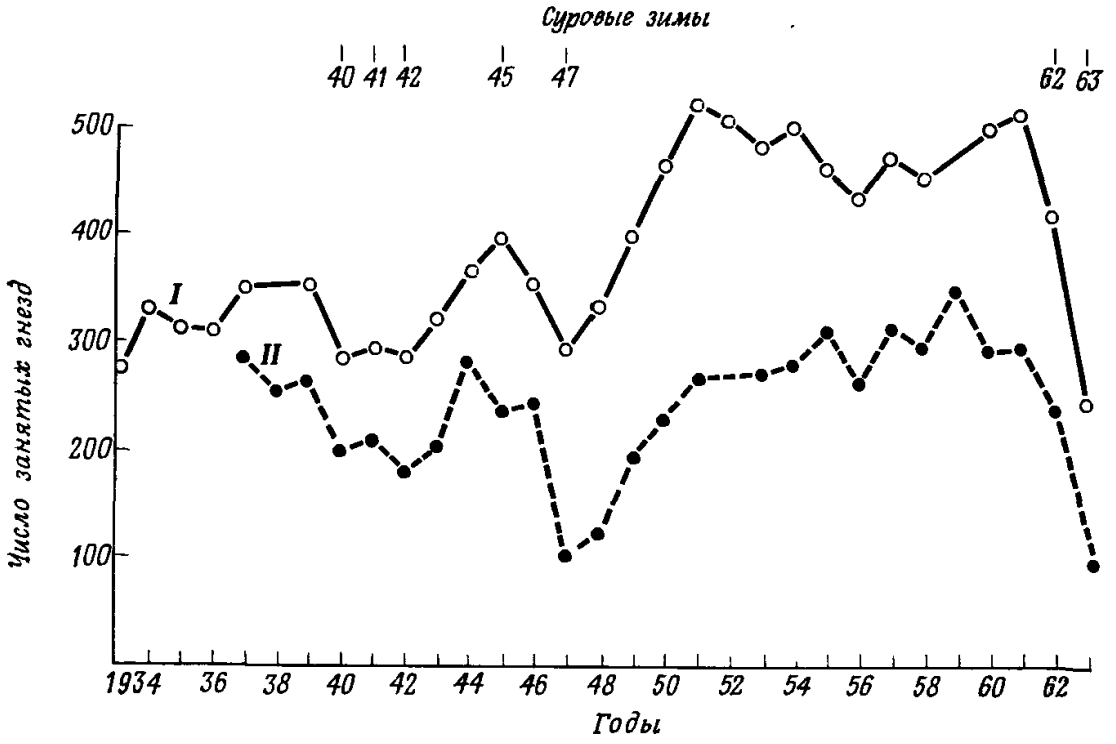


Фиг. 86. Сезонные изменения численности семи видов комаров в условиях тропиков в восточной Колумбии (Бейтс, 1945).

ностью в сообществе. У насекомых и птиц, например, плотность может колебаться в зависимости от периодичности цветения и плодоношения растений, которая имеет место в лесах даже в отсутствие периодичности дождей.

Типичный пример довольно нерегулярного изменения величины популяции, коррелирующего, по-видимому, с погодными условиями, представлен на фиг. 87. В течение многих лет популяция цапли в двух местностях Великобритании оставалась относительно постоянной; по-видимому, это было связано с тем, что местные условия в этот период были довольно стабильными и соответственно мало колебался и верхний уровень допустимых для популяции размеров. Однако в годы, следовавшие после лет с суровыми зимами (указаны на фиг. 87 вверху), происходило резкое снижение, а затем восстановление плотности. Синхронность изменений плотности в обеих местностях свидетельствует о том, что их причина — увеличение смертности в зимнее время. Всегда проводить исследование более чем на одном участке — вот хорошее правило для полевого эколога! Случилось так, что наиболее детально были исследованы популяции птиц; эти исследования представляют значительный вклад в теорию популяции. Обзор исследований популяций птиц принадлежит Лэку (1966).

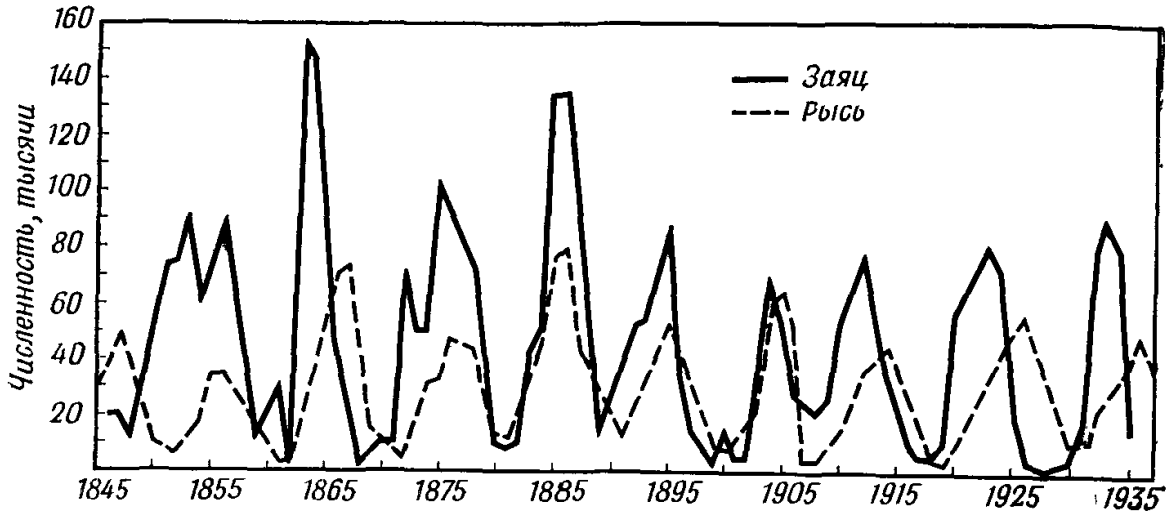
Весьма интересное и не до конца еще понятое явление — изменения плотности, не связанные ни с сезонными, ни с какими-либо явными годичными изменениями, но имеющие четкую периодичность осцилляции или циклы численности с пиками и спадами через каждые несколько лет, так что нередко оказывается возможным заранее прогнозировать величину популяции. Такие случаи известны у млекопитающих, птиц, насекомых, рыб и растений (продукция семян) в северных зонах. Хорошо известны 9—10- и 3—4-годичные циклы у млекопитающих. Классическим примером 9—10-годичного цикла может служить изменение численности американского зайца-беляка и рыси (фиг. 88). Приблизитель-



Фиг. 87. Изменение численности серой цапли (*Ardea cinerea*) в двух местностях Великобритании за период с 1933 по 1963 г. (Лэк, 1966).

Снижение численности связано с наступлением холодных зим. *I* — бассейн Темзы; *II* — Чешир и Ланкастер.

но с 1800 г. компания Гудзонова залива в Канаде проводила учет шкурок всех добытых пушных зверей. Если представить эти данные в виде графика, то оказывается, что, например, численность популяции рыси на протяжении всего этого длительного времени достигает максимума каждые 9—10 лет (в среднем через 9,6 г.). Пики численности часто сменяются резкими спадами, когда рысь в течение нескольких лет встречается чрезвычайно редко. У зайца-беляка наблюдается такой же цикл, но пики его численности, как правило, на год или более предшествуют пикам у рыси. Поскольку рысь сильно зависит от зайца, служащего ей пищей, ясно, что цикл хищника связан с циклом добычи, однако двуединство хищник — добыча не полностью отражает причинно-следственную связь обоих циклов, поскольку такие циклы численности зайца отмечаются и там, где рысь не водится. Более короткие, 3—4-годичные циклы характерны для многих представителей семейства мышиных (леммингов, мышей, полевок), обитающих на севере, и их хищников (особенно белой совы и лисиц). Классические примеры — циклы изменения численности леммингов в тундре, а также песца и белой совы (Элтон, 1942). Каждые три или четыре года на огромной территории северной тундры обоих континентов численность леммингов (два вида рода *Lemmus* в Евразии и один в Северной Америке и один вид рода *Dicrostonyx* в Северхной Америке) катастрофически возрастает, вслед за чем, часто за один сезон, резко падает. Песцы, лисы и совы, численность которых с ростом их обеспеченности пищей увеличивается, вскоре также уменьшаются в количестве. Совы могут при этом в поисках пищи мигрировать к югу, в США (иногда вплоть до штата Джорджия). Внезапная миграция птиц в этих случаях, по-видимому, происходит только в одном направлении, если обратный перелет и совершается, то лишь единичными особями. Популяция сов, таким образом, в результате миграционного рассредоточения резко уменьшается. Эти осцилляции совершаются с такой регулярностью, что орнитологи в США могут точно предсказать появление сов каждые 3—4 года. Поскольку эти птицы

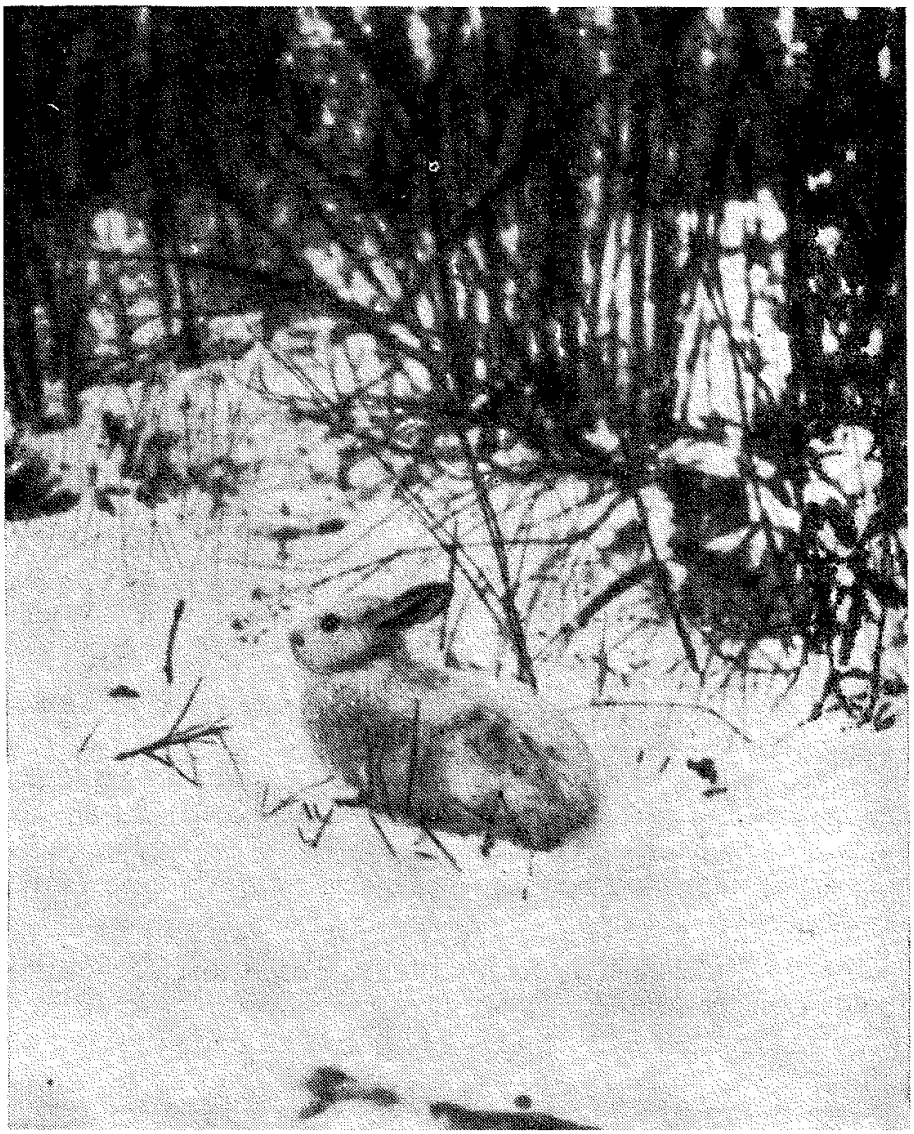


Фиг. 88. Изменение численности рыси и американского зайца-беляка (Мак-Лулич, 1937).

По данным о числе шкурок, полученных компанией Гудзонова залива. Классический пример циклических колебаний плотности популяции.

хорошо заметны и появляются повсюду вокруг городов, они привлекают к себе большое внимание, их изображения появляются в газетах, а местные набивщики чучел выставляют их шкурки. В период между вселениями белая сова ни в Соединенных Штатах, ни на юге Канады не встречается или очень редка. Гросс (1947) и Шелфорд (1943) проанализировали данные о вселениях сов и показали, что они коррелируют с периодическим снижением численности леммингов — основной их пищи. В Европе (но, по-видимому, не в Северной Америке) во время пика численности плотность леммингов становится избыточной, и они начинают мигрировать. Элтон (1942) живо описал «миграции» леммингов в Норвегии. Животные проходили через деревни в таком количестве, что собаки и кошки, которые вначале нападали на них, просто переставали их замечать. Достигнув моря, многие из них тонули. Таким образом, движение леммингов, подобно вторжению сов, является односторонним. Такие впечатляющие миграции совершаются, однако, не каждые четыре года, а только в годы с особенно высоким пиком численности. Часто сокращение численности популяции происходит и без всякого переселения животных из тундры или с гор.

На фиг. 90 приведены два примера многолетней регистрации значительных осцилляций численности питающихся листвой насекомых в европейских лесах. Такие хорошо выраженные циклы были выявлены главным образом для северных лесов, особенно для посадок хвойных деревьев. Как показано на фиг. 90, плотность может изменяться в пределах диапазона величин, различающихся более чем на пять порядков. Например, плотность куколок *Bupalus* (гусеницы перед окукливанием падают на лесную подстилку, что позволяет легко проводить их учет) изменяется от менее чем одной на 1000 м^2 до более 10 000 на 1000 м^2 (от 0,001 до 10 на 1 м^2). Легко представить, что 10 000 потенциальных бабочек на каждые 1000 м^2 за каждую из нескольких сезонных генераций более чем достаточно для образования такого числа гусениц, чтобы они смогли уничтожить всю листву и даже погубить деревья, как это часто и случается. Циклы гусениц, поедающих листья, не столь регулярны, как колебания численности зайца-беляка; длительность этих циклов равна 4—10 годам (в двух приведенных примерах пики численности повторялись в среднем каждые 7,8 и 8,8 года). Циклы у различных видов не синхронны. Хорошо известные примеры сходной периодичности — циклические вспышки численности еловой листовертки-почкоеда

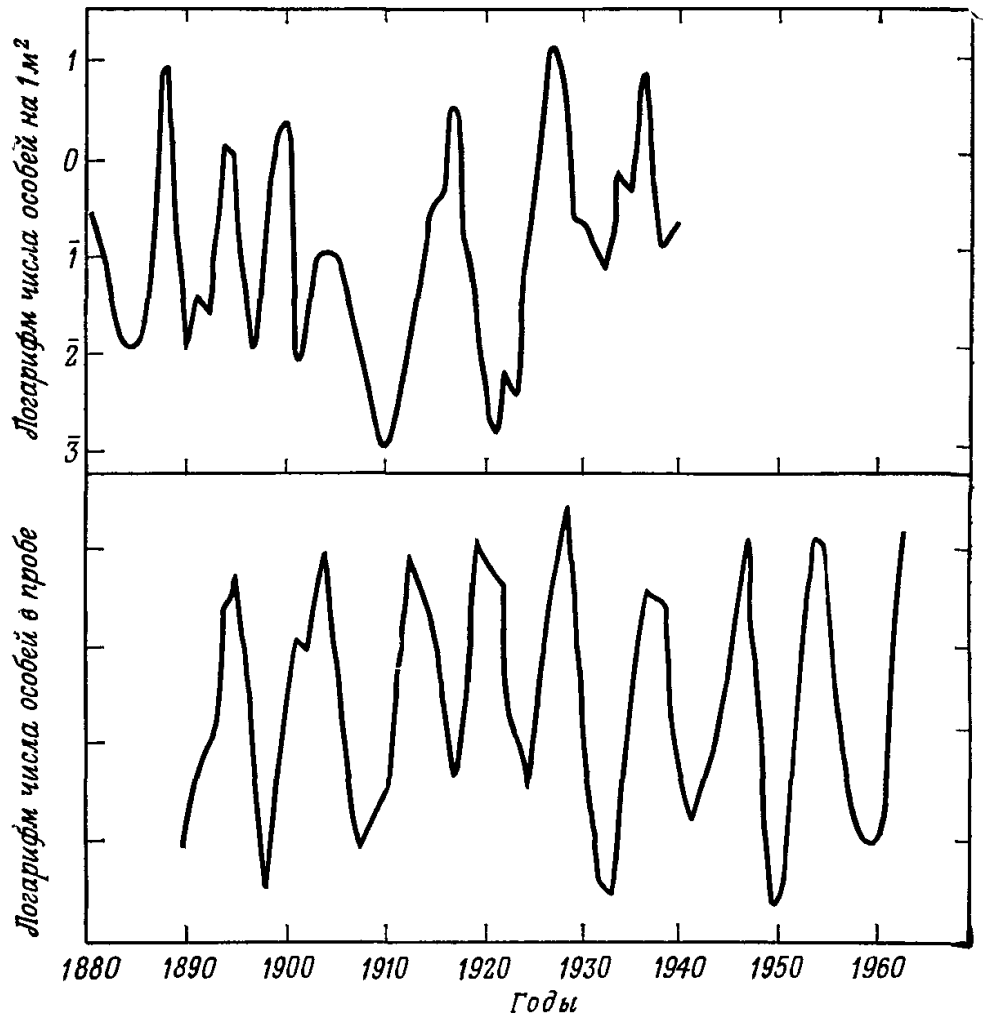


Фиг. 89. Американский заяц-беляк, хорошо известный экологам в связи с резко выраженными циклическими изменениями его численности (фиг. 88).
Изображен заяц в зимнем наряде. Было показано, что смена темного летнего наряда на белый зимний контролируется длительностью фотопериодов.

и гусеницы кольчатого коконопряда в северных районах Северной Америки. Как будет показано в гл. 9, «сопряженная эволюция» взаимодействий насекомого и дерева вызывает циклические изменения во всей экосистеме.

Пожалуй, наиболее известные примеры колебаний численности у насекомых — ее циклы у саранчи и кузнечиков. Сведения о вспышках численности странствующей саранчи (*Locusta migratoria*) в Евразии восходят к временам античности (Карпентер, 1940а). Саранча живет в пустынях или полуаридных зонах и многие годы не совершает миграций, не поедает посевов и не привлекает к себе внимания. Однако время от времени плотность популяции саранчи достигает чудовищных размеров, под влиянием скученности саранча претерпевает морфологические изменения[1] и начинает переселяться на культивируемые земли, пожирая все на своем пути. Уваров (1957) отметил, что возделывание почвы и избыточный выпас скота не уменьшают, а увеличивают вероятность вспышки, потому что мозаичное чередование растительности и голой земли (куда насекомые откладывают яйца) способствует экспо-

[1] Оседлые и мигрирующие формы имеются у многих видов саранчовых; часто их описывали как разные виды, пока не были установлены их истинные взаимоотношения.



Фиг. 90. Колебания численности двух видов бабочек, личинки которых питаются иглами хвойных.

Вверху: Bupalus в сосновых лесах Литцлингена (ФРГ); другие виды деревьев здесь вырубаются (Варли, 1949). *Внизу: Zeiraphera griseana* в лиственных лесах долины Энгадин, Швейцария (Бальтеисвайлер, 1964).

ненциальному росту популяции. По-видимому, мы имеем здесь дело с популяционным взрывом, обусловленным и нестабильностью, и простотой условий. Вероятно, как и у леммингов, не каждый популяционный максимум сопровождается миграцией, поэтому частота этого бедствия не обязательно отражает периодичность осцилляций плотности. Но при всем том между 1695 и 1895 гг. вспышки регистрировались по крайней мере каждые 40 лет. Новый исторический обзор, посвященный подъемам и спадам численности пустынной саранчи, принадлежит Валоффу (1966).

Описаны сопряженные осцилляции численности некоторых растений и животных. Продукция семян в хвойных лесах часто имеет «циклический» характер, и соответствующие осцилляции наблюдаются также у птиц и других животных, питающихся семенами.

2. Теории, объясняющие механизмы резких циклических изменений численности популяций. Как уже отмечалось, флуктуации вверх и вниз от уровня равновесия, по-видимому, характерны для большинства популяций. В принципе этого и следовало ожидать — ведь природная среда не остается постоянной. Однако тот факт, что циклы изменения численности имеют регулярный характер, тогда как изменения в природе часто далеко не регулярны, кажется парадоксальным. Эти осцилляции имеют две поразительные особенности: 1) сильнее всего они выражены, как явствует из приведенных примеров, в менее сложных экосистемах северных районов, 2) хотя макси-

мальная численность может одновременно отмечаться на обширной территории, у вида, обитающего в разных районах, ее пики отнюдь не всегда совпадают во времени. Теории, выдвинутые для объяснения циклических изменений плотности, можно подразделить на 1) метеорологические теории, 2) теории случайных флуктуаций, 3) теории взаимодействия популяций, 4) теории взаимодействия трофических уровней. В следующих разделах мы дадим их краткий обзор.

Все попытки выявить связь между регулярными осцилляциями и климатическими факторами оказались безуспешными, несмотря на тот факт, что синхронность и четкая выраженность осцилляций в северных районах, казалось бы, наводят на мысль о существовании циклических событий за пределами местной экосистемы. Одно время полагали, что циклы рыси и другие 10-годичные циклы объясняются цикличностью солнечных пятен, с которой связаны основные изменения погоды. Однако Мак-Лулич (1937) и другие показали, что в действительности здесь нет корреляции. Не выявлено и достаточно широкой по масштабам климатической цикличности с периодом в 3—4 года. Но даже если бы существовала достоверная корреляция, проблема все еще не была бы решена, поскольку нужно показать, как именно солнечные пятна и другие климатические факторы действуют на рождаемость, смертность, распределение организмов в пространстве и другие показатели, характеризующие популяции. Как мы уже отмечали, делать какие-либо выводы, основываясь только на существовании корреляций между явлениями, ничего не зная об их механизмах, далеко не безопасно.

Пальмгрен (1949) и Коул (1951 и 1954) высказали предположение, что осцилляции, кажущиеся нам регулярными, возможно, являются следствием случайных изменений комплекса биотических и абиотических условий среды, в которых находится популяция; если это так, то ни один из факторов нельзя считать важнее остальных. Кейт (1963) провел детальный статистический анализ циклов у северных птиц и млекопитающих и пришел к выводу, что десятилетний цикл является «реальным» (не случайным), хотя доказать, что более короткие циклы не являются следствием случайных флуктуаций, обычно было трудно. Показано, что 7—10-годичный цикл характерен, кроме зайца-беляка и рыси, также для воротничкового рябчика, причем этот цикл на огромном пространстве Канады и приозерных штатов совершается синхронно и обычно коррелирует с циклом зайца. Сходные по длительности циклы выявлены у лугового тетерева, куропатки, ондатры, лисицы, однако в этих случаях они более ограничены по своим масштабам и менее регулярны. Интересно, что интродуцированная в северные области Северной Америки серая куропатка, по-видимому, «усвоила» 10-годичный цикл; впрочем, данные на этот счет недостаточны, поскольку продолжительность акклиматизации серой куропатки невелика. Кейт пришел к заключению, что 10-годичная цикличность характерна только для северного биома хвойных лесов и его экотонов в Северной Америке (карту этого района см. на фиг. 184) и не обнаруживается в Европе. В то же время имеется достаточно данных, свидетельствующих о том, что 7—10-годичный цикл лесных насекомых-вредителей характерен для Европы.

Если климатические факторы, случайные или неслучайные, не являются основной причиной резких осцилляций, то вполне естественно искать эти причины в самих популяциях, т. е. обратиться к анализу «внутренних факторов». Имеются факты, свидетельствующие о том, что предполагаемые механизмы, вероятно, действуют сопряженно с изменением погодных и других физических условий. Как уже говорилось при обсуждении типов роста популяций, осцилляций плотности можно ожи-

дать для популяций, в которых некоторое время происходит более или менее неограниченный экспоненциальный рост, поскольку такие популяции, вероятнее всего, выйдут за пределы, определяемые лимитирующим фактором, нежели достигнут состояния устойчивого равновесия. Чем проще экосистема (т. е. чем меньше видов ее составляет и чем больше действует в ней лимитирующих факторов), тем больше вероятность временной неустойчивости. Перенаселение (неизбежно сменяемое снижением численности) в таком случае могло бы вызвать осцилляции, подобные тем, которые изображены на фиг. 82, *В-3*, с периодом, пропорциональным скорости потенциального роста; такие осцилляции могли бы возникать или усиливаться также вследствие взаимодействия хищник — жертва. Как мы покажем в дальнейшем, система из одной жертвы и одного хищника, специализировавшегося на питании этой жертвой, может колебаться даже при постоянных физических условиях среды в лаборатории (Утида, 1957), однако такие простые системы хищник — жертва либо прекращают существование, либо их осцилляции со временем сглаживаются (фиг. 105). Как было отмечено в предыдущем разделе, популяции нередко «вырываются» за пределы, определяемые емкостью местообитания (которая обусловлена абиотическими и биотическими факторами); представление о том, что такие «прорывы» некоторых популяций в северных экосистемах происходят не беспорядочно, а через регулярные промежутки времени, было положено в основу так называемой «теории циклического перенаселения».

Накапливается все больше фактов, говорящих в пользу того, что значительные осцилляции плотности популяций сопровождаются физиологическими и генетическими изменениями составляющих их особей. Вопрос о том, служат ли эти изменения причиной осцилляций или они являются адаптациями к таким осцилляциям, в настоящее время спорен, но большинство исследователей сходятся на том, что такие изменения по крайней мере могут влиять на периодичность или амплитуду осцилляций. Основываясь на медицинской теории стресса, выдвинутой Селье (теория общего адаптационного синдрома), Кристиан и его сотрудники (см. Кристиан, 1950, 1961 и 1963, Кристиан и Дэвис, 1964) собрали многочисленные данные как для природных, так и для лабораторных популяций, показывающие, что в условиях перенаселенности у высших позвоночных происходит увеличение надпочечников; это один из симптомов сдвига нейро-эндокринного равновесия, который в свою очередь сказывается на поведении животных, репродуктивном потенциале и устойчивости к заболеваниям и другим стрессовым воздействиям. Комплекс таких изменений нередко вызывает стремительное падение плотности популяции. Например, зайцы-беляки при максимальной плотности часто гибнут от «шока», который, как было показано, связан с увеличением надпочечников и другими признаками нарушения эндокринного равновесия. Веллингтон (1957, 1960) обнаружил, что гусеницы кольчатого коконопряда *Malacosoma* на подъеме цикла численности строят удлиненные легко смещающиеся паутинные гнезда, что позволяет им активно двигаться в поисках листьев, служащих для них пищей. При достижении пика численности гусеницы теряют активность, сооружают компактные гнезда, мало питаются и в большей степени подвержены заболеваниям. Взрослые особи, выращенные из таких вялых личинок, также были неактивными и для откладки яиц не перемещались на большие расстояния. У листовертки-почкоеда (циклы численности которой показаны на фиг. 90) «сильные» и «слабые» физиологические расы, которые «почти наверняка определяются генетически» (подробные данные по экологии этого вида см. в работе Кларка, Грейер, Хьюза и Морриса, 1967, стр. 124—136), появляются соответственно в фазе низ-

кой и высокой плотности. Читти (1960, 1967) высказал предположение, что сходными генетическими сдвигами можно объяснить различия в агрессивном поведении и выживании, наблюдающиеся в различные фазы циклов у полевок. Такие «адаптационные синдромы», вероятно, служат механизмами затухания осцилляций, препятствующими слишком сильным флуктуациям, которые могли бы нарушить функционирование экосистемы и служить угрозой выживанию видов.

Теории четвертой группы основаны на представлении, согласно которому регуляция циклов численности осуществляется на уровне экосистемы, а не на уровне популяции. Разумеется, изменения плотности, охватывающие диапазон в несколько порядков величины, должны сказываться не только на вторичном трофическом уровне (хищники и жертвы), но также на первичном звене трофической цепи — растениях и травоядных животных. Рассмотрим в качестве примера «гипотезу возврата питательных веществ» Шульца (1964, 1969), предложенную для объяснения небольших колебаний плотности популяций тундры. Согласно этой гипотезе, которая подтверждается данными исследований круговоротов неорганических веществ, в результате сильного объедания растительности леммингами в годы взрыва их численности в последующие годы происходит уменьшение доступных минеральных питательных веществ (особенно фосфора), и питательная ценность пищи леммингов сильно уменьшается. В связи с этим рост и выживание молодых особей значительно снижаются. В течение третьего и четвертого года питательные вещества возвращаются в цикл, растительный покров восстанавливается и экосистема вновь может обеспечить высокую плотность леммингов.

Мы довольно подробно рассмотрели случаи резкого изменения численности не потому, что они так уж часто встречаются в природе, а в связи с тем, что при их исследовании обнаруживаются функции и взаимодействия, вероятно, имеющие более общий характер, но не всегда с очевидностью проявляющиеся при лучшей регуляции плотности. Проблема циклических осцилляций в каждом конкретном случае может быть сведена к установлению того, определяются ли они в основном одним или несколькими факторами или же их причины слишком многочисленны и разобраться в них не представляется возможным, хотя и ясно, что общая структура взаимосвязей может быть понята на основе того, что Коул (1957) назвал «вторичной простотой», имея в виду «закономерности, в основе которых лежит случайное распределение чисел». Первая ситуация, конечно, возможна в простых экосистемах, как экспериментальных, так и природных; последняя более вероятна для сложных экосистем.

Теперь перейдем к анализу более общей проблемы регуляции численности популяций.

10. РЕГУЛЯЦИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ И ПРЕДСТАВЛЕНИЕ О ЗАВИСЯЩЕЙ И НЕ ЗАВИСЯЩЕЙ ОТ ПЛОТНОСТИ РЕГУЛЯЦИИ

Определения

В простых по своей структуре экосистемах, подверженных воздействию физических стрессов или находящихся под влиянием необычных или нерегулярных внешних факторов, численность популяции обычно зависит от погоды, течений, лимитирующих химических факторов, загрязнения и т. д. В экосистемах со сложной структурой или ие подвер-

женных физическим стрессам регуляция, как правило, осуществляется за счет биологических факторов. Все экосистемы и все популяции имеют выраженную тенденцию эволюционировать на основе естественного отбора таким образом, чтобы достигнуть состояния саморегуляции (поскольку перенаселение не благоприятно ни для одной популяции!), хотя достигнуть этого состояния в условиях стрессового влияния среды трудно. Ниже мы перечисляем логические следствия этой общей теории.

Любой фактор — неважно, лимитирующий или благоприятный — может быть: 1) *не зависящим от плотности* (определяющим плотность), если его влияние не зависит от величины популяции, или 2) *зависящим от плотности* (определяемым плотностью), если его действие на популяцию есть функция ее плотности. Влияние факторов второй группы обычно усиливается по мере приближения к верхнему пределу плотности, но оно может подчиняться также обратной зависимости: с увеличением плотности влияние уменьшается. Факторы, влияние которых находится в прямой зависимости от плотности популяции, действуют подобно регулятору числа оборотов на двигателе; их рассматривают как один из главных механизмов, предотвращающих перенаселение и способствующих установлению устойчивого равновесия. Действие климатических факторов часто (но отнюдь не всегда) не зависит от плотности, тогда как действие биотических факторов (конкуренция, паразиты, патогенные влияния и т. д.) часто (но опять-таки не всегда) зависит от нее.

Объяснения

Как отмечалось выше, общая теория регуляции численности популяций логически вытекает из представлений о биотическом потенциале, типах роста и колебаниях плотности относительно предельного уровня. В предыдущей главе (стр. 190) мы говорили о том, что нередко есть явная корреляция между теорией и той средой, которую изучает теоретик! Так, экологи, работающие в местностях с резко неблагоприятными условиями (например, в засушливых районах) или имеющие дело с мелкими организмами (насекомыми или планктоном), для которых характерен короткий жизненный цикл, высокий биотический потенциал и высокая интенсивность метаболизма на грамм, а следовательно, и относительно небольшой урожай на корню на единицу пространства в единицу времени, большее внимание обращают на: 1) значение периода времени, в течение которого происходит увеличение скорости роста (r); 2) значение не зависящих от плотности факторов, таких, как погода, в определении продолжительности благоприятных периодов; 3) второстепенную роль внутрипопуляционных факторов самоограничения численности; 4) отсутствие стабильной плотности у всех видов, даже в стабильных экосистемах. Все эти моменты подчеркнуты в известной книге Андреварты и Бирча (1954). Экологи, изучающие благоприятные условия среды (сады в Англии, коралловые рифы, тропические леса) или крупные организмы (птиц, млекопитающих, деревья) с продолжительным жизненным циклом, численность и биомасса которых более четко отражают поток энергии, обращают внимание главным образом на: 1) значение зависящих от плотности факторов и прежде всего — внутривидовой конкуренции, оказывающей лимитирующее влияние на популяцию (как в уравнении S-образного роста), и различных межвидовых регулирующих влияний (межвидовая конкуренция, паразиты и т. д), 2) стабильность плотности, 3) значение биологических механизмов регуляции. Характерно, что исследователи, имеющие дело с ограниченными популяциями мелких организмов, такими, как бактерии

или мучные хрущаки в культуре, также обращают особое внимание на эти последние аспекты, что в общем не удивительно, поскольку общая биомасса на единицу объема в культурах больше, чем это обычно наблюдается в природе. В равной мере не стоит удивляться и тому, что на исследователей, имеющих дело с монокультурами зерновых и древесных растений, не производит впечатления эффективность биологической регуляции! Анализ теорий регуляции, зависящей от плотности, содержится в статьях Никольсона (1954, 1957 и 1958) и Лэка (1954) (см. также приложение к работе Лэка, 1966).

Приступая к интенсивным исследованиям конкретных популяций, мы прежде всего не должны забывать об интеграции на уровне сообщества и экосистемы, поскольку (как подчеркивалось в гл. 2) часть (популяция) никогда нельзя понять без рассмотрения целого (экосистемы) и наоборот. В тех случаях, когда к какому-либо трофическому уровню относится много видов (например, растительноядные насекомые в лесу), популяционная экология любого отдельно взятого вида не будет иметь смысла, если мы не будем знать, что делают в это же самое время его «коллеги».

Следовательно, регулирование в популяции в конечном счете есть функция той экосистемы, частью которой эта популяция является. Сделанное нами противопоставление «физически регулируемых» и «биологически регулируемых» экосистем произвольно, но, хотя в данном случае мы пользуемся упрощенной «моделью», такой подход вполне оправдан, особенно в связи с тем, что в результате деятельности человека для биологических систем создаются все более неблагоприятные условия, в которых они не способны ни к самоподдержанию, ни к саморегулированию. Природные экосистемы умеренной зоны, лучше всего изученные с экологической точки зрения, с точки зрения значимости для них физических и биотических регуляторов занимают промежуточное положение. Милн (1957 и 1962) подчеркивает, что механизмы не зависящей и зависящей от плотности регуляции взаимодействуют, и указывает, что последние редко бывают «совершенными» (как при логистическом росте), в частности это обусловлено тем, что лимитирующие влияния при одной плотности более эффективны, чем при другой. В полевых исследованиях отмечалось, что какой-либо регулирующий фактор, например хищник, может быть весьма эффективным при низкой плотности добычи и совсем неэффективным при ее высокой плотности, когда изменение численности хищника наступает лишь с некоторым лаг-периодом после изменения плотности добычи. Холлинг (1961) приходит к выводу, что у насекомых при низкой плотности добычи хищничество с увеличением плотности добычи возрастает, а при высокой плотности уменьшается (т. е. находится в обратно пропорциональной зависимости от плотности).

Строго говоря, эффект следует считать не зависящим от плотности только в том случае, если влияние, которому подвергается популяция, постоянно безотносительно к ее размерам. Например, если определенному числу охотников позволяется отстрелять за сезон двух оленей и они охотятся до тех пор, пока не добудут их, то каждый год независимо от общей численности оленей будет изыматься одно и то же их количество. Однако часто говорят, что тот или иной фактор не зависит от плотности, если при изменении плотности популяции его действие остается тем же в *процентном выражении* (например, если бы каждый год изымалось 10% оленей, в этом случае, разумеется, их общее число при разной плотности было бы разным!).

Чтобы разобраться во всем этом, полезно обратиться к уравнениям роста (еще один пример ценности математических моделей). Вве-

денная в уравнение константа характеризует полностью не зависящее от плотности действие. Константа, умноженная на N (число особей в популяции), характеризует влияние, которое не зависит от плотности в процентном выражении. Любое выражение [типа $(K—N)/K$], которое с увеличением численности линейно возрастает или уменьшается, является зависящим от плотности. Отсюда следует, что прямо пропорциональная зависимость от плотности должна быть эффективным фактором для популяций с хорошей регуляцией, если мы определим *регуляцию как стремление к восстановлению величины популяции, соответствующей состоянию равновесия, а стабильность популяции — как ее стремление сохранить свой размер постоянным.*

Наиболее существенно в нашей общей теории утверждение, что «популяции имеют выраженную тенденцию эволюционировать таким образом, чтобы достигнуть состояния саморегуляции». В предыдущем разделе мы описали, как физиологические и генетические сдвиги или смена экотипов во времени могут приводить к затуханию осцилляций и ускорять возвращение к более низким уровням плотности. В 60-е годы были получены данные, показывающие, что дело вовсе не в тенденции популяций избегать гибельных отклонений в обе стороны от уровней насыщения; они эволюционируют так, что *регуляция их плотности осуществляется на значительно более низкой по сравнению с верхней асимптотой емкости местообитания, достигаемой лишь в том случае, если полностью используются ресурсы энергии и пространства.* При этом естественный отбор действует в направлении максимального повышения *качества* среды обитания особи и уменьшает вероятность гибели популяции. Случай *саморегуляции* популяции освещен в работах Винн-Эдвардса (1962 и 1965); регуляция на основе межвидовых взаимодействий, осуществляемых как процесс *генетической обратной связи,* рассматривается Пиментелом (1961 и 1968). Винн-Эдвардс установил существование двух механизмов стабилизации плотности при ее величинах, лежащих ниже уровня насыщения: 1) *территориальное поведение,* представляющее собой форму внутривидовой конкуренции, которая, как мы покажем в разд. 15, лимитирует рост популяции посредством регулирования «землепользования»; 2) *групповое поведение,* выражающееся, например, в «порядке клевания», «половом доминировании» и других поведенческих особенностях, которые нам предстоит обсудить в гл. 8. Что касается генетической обратной связи, то она служит тем механизмом, посредством которого тесно связанные популяции «навязывают» свои требования друг другу. Говоря словами Пиментела (1961), в системе растительноядное животное — растение плотность животных играет для растения роль фактора отбора, этот отбор влияет на генетическую конституцию растений, а генетическая конституция растений в свою очередь влияет на плотность животных. Взаимное влияние друг на друга организмов, входящих в пищевую цепь, совместно с генетическими механизмами обратной связи служит основой эволюции и регуляции популяций. Такого рода «сопряженная эволюция» экологически взаимосвязанных популяций будет снова, но более подробно рассматриваться в гл. 9, разд. 5.

Итак, не зависящие от плотности факторы среды вызывают изменения (по временам весьма значительные) плотности популяции, а также смещение уровня верхней асимптоты (или уровня емкости местообитания). В то же время рождаемость и смертность, зависящие от плотности, удерживают популяцию в «стационарном состоянии» или быстро возвращают ее в это состояние. Не зависящие от плотности факторы важнее для регуляции экосистем, подвергающихся воздействию внешних стрессовых влияний, тогда как зависящие от плотности факторы приоб-

ретают большее значение, когда воздействие этих стрессовых влияний уменьшается. Как и в отрегулированной кибернетической системе (фиг. 13), дополнительная регуляция по принципу отрицательной обратной связи обеспечивается взаимодействием (фенотипическим и генетическим) между популяциями различных видов, которые связаны друг с другом в пищевые цепи, и другими существенными экологическими взаимодействиями.

Примеры

Наиболее характерные примеры взаимодействий, не зависящих от плотности, — сильные бури, внезапные падения температуры и другие резкие изменения физических условий. Исследуя в течение трех лет улитку *Actaea*, живущую на скалах в приливно-отливной зоне, Фрэнк (1965) обнаружил, что бóльшая часть изменений величины популяции зависит от плотности; исключение составляют только случаи резкого увеличения смертности в годы с суровой зимой, когда внезапно откалываются целые куски скал, так что из популяции изымаются все имеющиеся на них улитки независимо от их числа. Нами уже был рассмотрен хороший случай «совершенной» зависимости от плотности у дрожжей (фиг. 83). Вероятность выявления линейной зависимости от плотности при межвидовых взаимодействиях меньше. Проведя тщательное исследование орехотворки, Варли (1947) показал, что влияние ее главного паразита, насекомого *Eurytoma curta,* может зависеть от плотности, поскольку в условиях, когда популяция хозяина велика, от этого паразита погибает большее (как в процентном, так и в абсолютном выражении) число особей хозяина (табл. 27).

ТАБЛИЦА 27

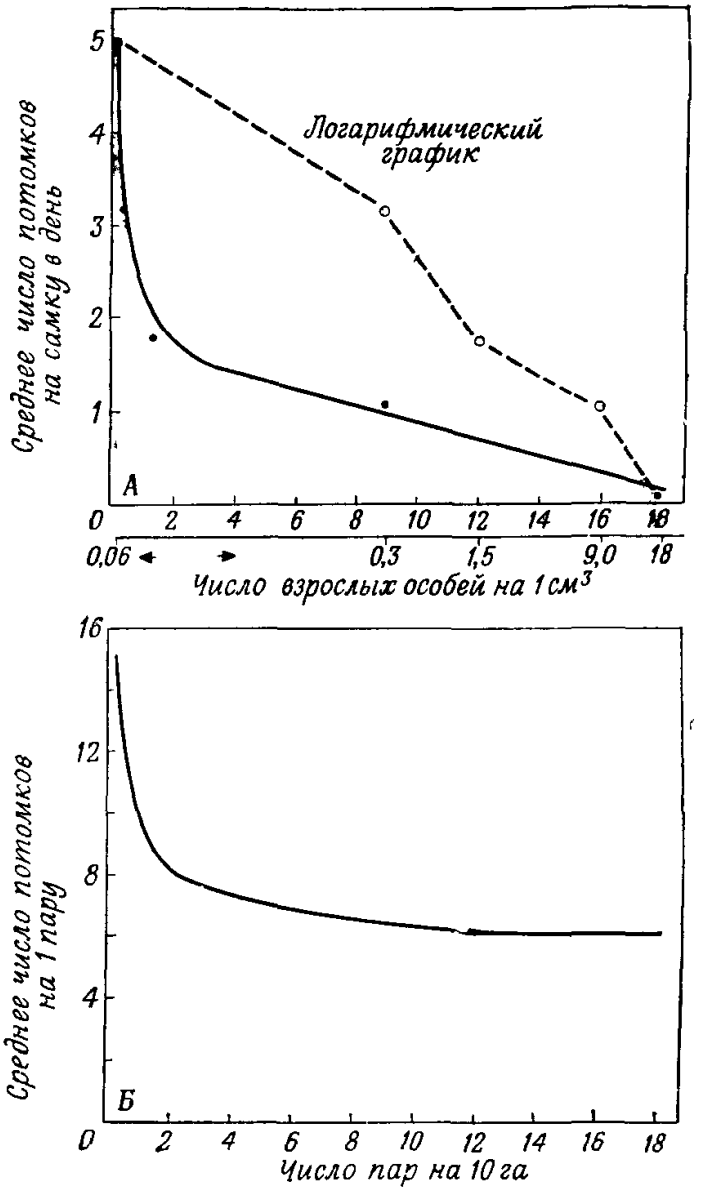
Год и величина популяции	Популяция личинок в начале сезона, число особей на 1 м²	Личинки, убитые паразитом, число особей на 1 м²	Доля популяции, уничтоженная паразитом, %
1934 (малая)	43	6	14
1935 (большая)	148	66	45

Однако в другом исследовании Варли и Эдвардс (1957) сообщили, что, когда «радиус действия» мал, как в случае паразитической осы *Mormoniella,* действие паразита на двукрылых насекомых-хозяев не обязательно зависит от плотности. Таким образом, важную роль могут играть различия в поведении. Холлинг (1965, 1966) предложил серию изящных математических моделей, в которые введены поведенческие характеристики; эти модели позволяют прогнозировать эффективность регулирующего влияния данного насекомого-паразита на насекомое-хозяина при различных уровнях плотности. Подробнее об этом см. в гл. 10.

То, что рождаемость и смертность могут изменяться в зависимости от плотности, показывают два примера, представленные на фиг. 91, один из них относится к лабораторной, а другой — к природной популяции. Видно, что с увеличением плотности в лабораторных культурах дафнии и в диких популяциях большой синицы продукция яиц и молодых особей на самку уменьшается. В обоих случаях связь по существу носит экспоненциальный характер (и может быть выражена тем же основным уравнением, которое используется для роста популяций).

Пример генетической обратной связи для случая регулирования популяций за счет межвидовых взаимосвязей приведен на фиг. 105.

Основные аспекты проблемы регулирования популяций легко усвоить с помощью графической модели, представленной на фиг. 92. В основу графика положены данные о динамике изменения конкретной популяции (популяции листоблошки, живущей на эвкалиптах), однако он иллюстрирует многие принципы, рассмотренные выше. В норме наблюдается стабилизация популяций на уровне, соответствующем низкой численности (уровень *1*, время *I* на фиг. 92), который находится намного ниже уровня *2*, достигаемого в том случае, если популяция начинает использовать все ресурсы пространства и пищи. Регуляция на уровне *1*, не зависящего от плотности хищничества и паразитизма на нимфах и зависящего от плотности хищничества птиц на взрослых особях, осуществляется за счет погоды. Временами, однако, процесс стабилизации нарушается; как правило, это происходит под влиянием необычно низких температур, вызывающих уменьшение относительной численности паразитирующих организмов, в результате чего плотность увеличивается выше регулируемого уровня (период *II*, фиг. 92). После этого она начинает стремительно возрастать по J-образной кривой (период III) вследствие того, что 1) паразитизм на нимфах становится неэффективным из-за быстрого размножения гиперпаразитов (паразитов, паразитирующих на паразитах листоблошки), 2) численность птиц-хищников возрастает медленнее, чем численность насекомых (вспомните значительные различия рождаемости у насекомых и птиц, отмеченные в табл. 21). Когда нимфы исчерпают запасы пищи, а взрослые особи — места для яйцекладки, ранее не ограниченный рост останавливается на уровне *2*. Затем наступает спад численности в результате дефолиации деревьев, возрастания хищничества птиц и муравьев, а также размножения паразитов (период *IV*). Если плотность популяции листоблошки падает ниже уровня *1*, то популяция снова попадает в зону действия механизмов регуляции и ее численность в течение ряда лет, вероятно, будет небольшой (фиг. 92, *а*). Если же плотность не снизится ниже регулируемого уровня, то может возникнуть новая внезапная вспышка численности (фиг. 92, *б*).



Фиг. 91. Зависимость рождаемости от плотности в лабораторной популяции дафнии (*А*) и в дикой популяции большой синицы (*Б*).

Кривые, показывающие снижение числа молодых особей при увеличении плотности для этих двух популяций, поразительно сходны (верхний график из работы Фрэнка, 1952, нижний — из работы Клюйвера, 1951).



Фиг. 92. Динамика численности популяции австралийской листоблошки *Cardiaspina albitextura*, кормящейся на эвкалиптах *Eucalyptus blakelyi* (Кларк, 1964; см. также Кларк, Грейер, Хьюз и Моррис, 1967, стр. 158).

В норме плотность популяции при совместном влиянии не зависящих и зависящих от плотности факторов (погода, паразиты, хищники) стабилизируется на низком уровне; однако временами популяция «ускользает» от этой естественной регуляции и «вырывается» на более высокий уровень плотности; следствием этого является обширная дефолиация деревьев Ниже уровня плотности *1* эффективно действует механизм естественной регуляции. На уровне *2* отмечается недостаток пищи и мест для яйцекладки.

Эта модель иллюстрирует некоторые трудности, встречающиеся при попытках контроля внезапных вспышек численности насекомых-вредителей на практике. Частота этих вспышек может увеличиваться под влиянием различного рода стрессов, возникающих в результате деятельности человека и часто вызывающих, подобно «необычным» погодным условиям, нарушение естественных механизмов регуляции. Часто численность популяции возрастает столь быстро, что это обнаруживается лишь в фазе экспоненциального роста, когда проводить обработку уже бесполезно. Очевидно, что если данная обработка специфически поражает данное насекомое, то контрольные измерения могут помочь предотвратить вторую вспышку. Применение инсектицидов с широким спектром действия в период *IV* может причинить больше вреда, чем пользы, поскольку при этом будут погублены также паразиты и хищники, что должно привести к увеличению вероятности второй вспышки. Когда неизвестна фаза цикла развития данной популяции или состояние других популяций, участвующих в функционировании механизма естественной регуляции, часто лучше вовсе не проводить никакой обработки.

11. ХАРАКТЕР РАССЕЛЕНИЯ ОСОБЕЙ

Определения

Расселение — это перемещение взрослых особей или семян, спор, личинок и т. д. Такое перемещение может быть трех типов: *эмиграция* — выселение с занимаемой территории, *иммиграция* — вселение на уже занятую популяцией территорию новых особей и *миграция* — периодический уход и возвращение на данную территорию.

Наряду с рождаемостью и смертностью расселение определяет характер роста популяции и ее плотность. В большинстве случаев некоторое число особей постоянно иммигрирует в популяцию или эмигрирует из нее. Обычно это слабо сказывается на популяции в целом (особенно если популяция имеет значительные размеры), поскольку перемещения

либо уравновешивают друг друга, либо компенсируются изменением рождаемости или смертности. Однако, когда расселение носит массовый характер и совершается быстро, это сильно отражается на популяции. Характер расселения особей в большой степени зависит от различных преград и от врожденной способности взрослых особей или зародышевых форм к перемещению, которую обозначают термином *вагильность (подвижность)*. Расселение служит средством захвата новых или освободившихся территорий и установления сбалансированного разнообразия. Оно служит также одним из факторов, способствующих потоку генов и видообразованию. Расселение мелких организмов и пассивно перемещающихся зародышей обычно подчиняется экспоненциальной зависимости: в местах, удаленных от места расселения на кратные расстояния, плотность уменьшается на постоянную величину. Расселение крупных, активных животных носит иной характер, оно может закончиться на некотором «заданном расстоянии», может относиться к нормальному типу или принимать иные формы.

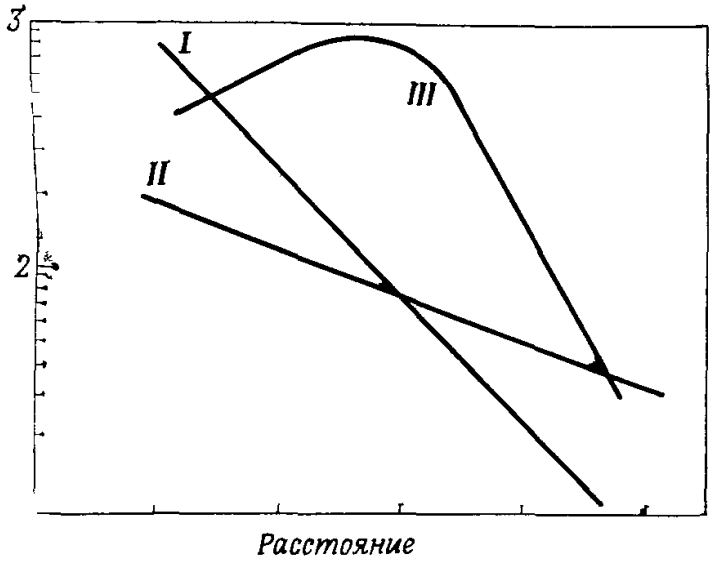
Объяснения и примеры

В настоящей главе мы часто рассматривали популяцию как своего рода изолированную от других популяций систему. Хотя это обычно и не соответствует действительности (по крайней мере в природе), верно то, что обмен между популяциями часто имеет меньшее значение, чем те «внутренние» процессы, которые мы рассматривали. В связи с широким распространением неправильных представлений о «пополнении» естественных популяций (т. е. искусственном вселении в них особей) важно установить роль расселения в конкретных случаях.

Влияние расселения на популяцию зависит, во-первых, от характера ее роста (происходит ли рост вблизи уровня верхней асимптоты или же популяция увеличивается или уменьшается) и, во-вторых, от скорости расселения. Рассмотрим эти факторы.

Если популяция «хорошо укомплектована», а действие лимитирующих факторов среды уравновешено (т. е. величина популяции близка к асимптоте), то умеренная иммиграция и эмиграция скажутся слабо, прирост или убыль при расселении приведут к компенсаторным изменениям рождаемости и смертности. Если же величина популяции находится на значительно более высоком или низком относительно асимптоты уровне, то расселение может оказать заметное влияние. Например, иммиграция может ускорить рост популяции или предотвратить ее гибель в том случае, когда ее численность снизилась до предельной величины. Мы уже видели, как эмиграция леммингов и белых сов из районов, где их численность стала слишком большой, приводит к резкому снижению величины популяций этих видов. Гаузе (1934) удалось вызвать осцилляции в системе хищник — жертва у простейших, периодически вводя «иммигрантов» в их культуры, в которых в отсутствие такой иммиграции никаких осцилляций не было. Массовое расселение может разными путями изменить структуру сбалансированной популяции. Так, вселение большого числа мальков ушастого окуня в пруд, в котором популяция этого вида либо достигла верхней предельной величины, либо приближается к ней, может привести к замедлению роста рыб и уменьшению их средних размеров. Даже если общая биомасса и останется неизменной, размеры особей окажутся слишком малы, чтобы они представили интерес для рыболовов. Представьте себе разочарование тех, кто решил путем «пополнения» водоема улучшить рыбалку!

Расселение сильно зависит от естественных преград, а также от вагильности, т. е. врожденной способности организмов к движению.



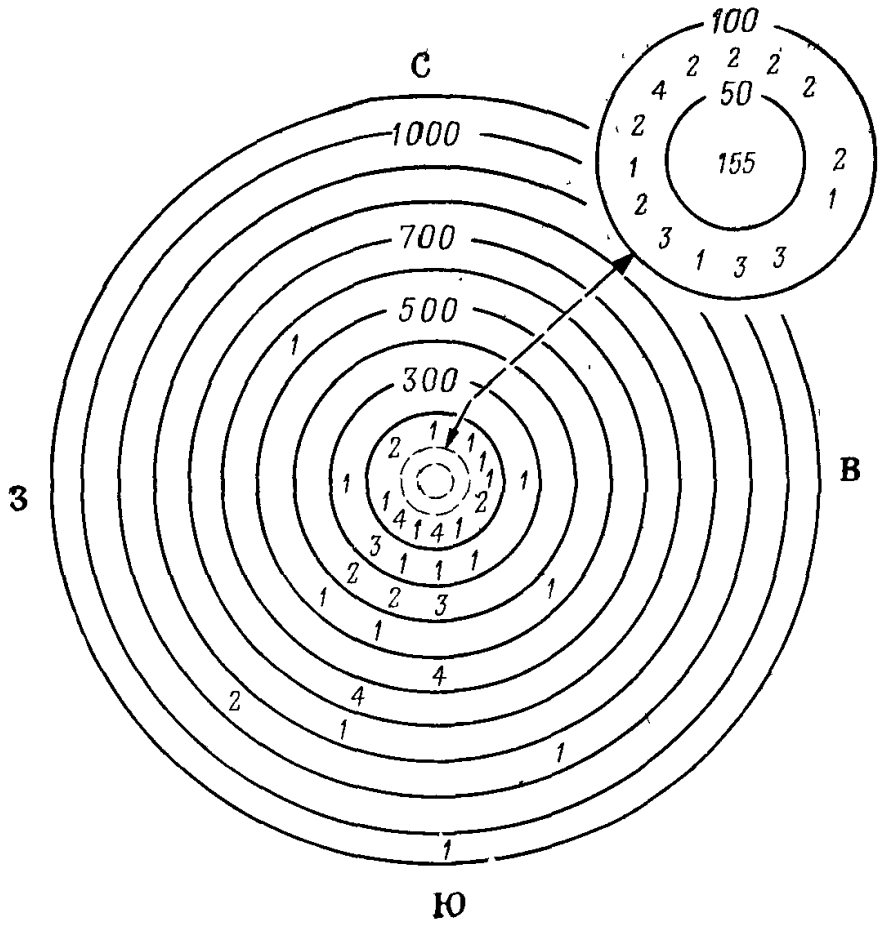
Фиг. 93. Два типа расселения особей (Вольфенбергер, 1946, данные Мак-Крири и Стирнса).
Экспоненциальный тип расселения у *Aedes sollicitans* (*I*) и *A. vexans* (*II*) и нормальное расселение у слепней (Tabanidae) (*III*).

Подвижность многих видов часто гораздо больше, чем мы думаем. Способность птиц и насекомых «забираться всюду» хорошо известна, хотя фактически значительно большей способностью к расселению обладают многие растения и более мелкие животные. Исследование форм, парящих в воздухе («воздушный планктон»), позволило показать, что не только споры, семена и микроорганизмы, но и животные, например пауки, способны перелетать таким образом на многие километры, прикрепившись к нитевидным парашютам собственного изготовления.

Вольфенбергер (1946) обобщил обширную литературу о расселении организмов. Он обнаружил, что у большинства мелких организмов проявляется тенденция к такому типу расселения, при котором уменьшение численности является логарифмической функцией расстояния. Если расстояние откладывать по логарифмической шкале, а число организмов — в линейном масштабе (по оси y — полулогарифмический график), то часто получается прямая линия. Наклон этой линии регрессии есть количественная мера расселения, которую можно использовать для сравнения популяций (например, для сравнения скорости уменьшения численности бактерий и насекомых или спор и комаров). Экспоненциальное расселение можно анализировать таким же образом, как и экспоненциальную смертность, пользуясь экспоненциальными уравнениями, приведенными в этой главе. Знание относительной подвижности и умение оценить вероятность перемещения организма на данное расстояние часто имеют большое практическое значение, например при установлении того, на каком расстоянии от человеческого жилья следует проводить мероприятия по борьбе с комарами.

У организмов с развитой нервной системой и направленным движением снижение численности по мере удаления от места расселения, конечно, может и не быть функцией логарифма расстояния. Например, пчелы и птицы предпочитают искать пищу вблизи ульев или гнезд, а не отправляться за ней на большие расстояния. Сходным образом миграция и другие перемещения, если они происходят по каким-то определенным путям или к каким-то определенным пунктам, обусловят видоспецифичный характер расселения.

Мак-Артур и Уилсон (1967) выделяют три типа расселения организмов, перемещающихся с материка на острова и с острова на остров: 1) экспоненциальный тип, при котором доля особей, продолжающих перемещение, в каждой точке пути уменьшается в зависимости от расстояния со скоростью e^{-x} (как описано выше); 2) нормальное расселение, при котором доля особей, продолжающих движение, уменьшается с расстоянием со скоростью e^{-x^2}; 3) расселение, которое можно было бы также назвать расселением на «заданное расстояние», при котором организм перемещается на определенное расстояние и прекращает дальнейшее движение; примером могут служить птицы, перелетающие с одного



Фиг. 94. Расселение молодых особей сипухи по отношению к местам гнездований (Стьюарт, 1952).

Расстояние (в мнлях; 1 мнля = 1,6 км), на которое происходит перемещение, отмечено концентрическими кругамн. Число птнц, перелетающнх на данное расстояние, указано цнфрами между кругами. В пределах 100 миль расселение ненаправленное, за пределами этого расстояния — отчетливо направленное.

острова на другой или совершающие миграции на зимовку и обратно. Примеры двух первых типов расселения приведены на фиг. 93.

Миграции представляют собой особый, крайне интересный тип расселения, при котором происходит нередко массовое перемещение целых популяций. Подобные явления возможны, разумеется, только у подвижных организмов и лучше всего они выражены у членистоногих и позвоночных. Сезонные и суточные миграции делают возможным использование районов, лишь временно пригодных для жизни, и поддерживают активность и среднюю плотность популяции на более высоком уровне. В популяциях немигрирующих организмов часто не только происходит значительное уменьшение плотности, но в неблагоприятные периоды организмы переходят в состояние временного оцепенения или спячки. Ориентация и навигация животных, мигрирующих на большие расстояния (птицы, рыбы и др.), — очень популярная сейчас область исследований и теоретических обобщений, однако здесь еще далеко не все ясно. Некоторые явления и теории рассматриваются в гл. 14, разд. 6.

На фиг. 94 показано, как эмиграция и миграция влияют на популяцию одного вида. Сипуха — мигрирующий вид на севере США и оседлый в южных областях. В обоих случаях молодые птицы стремятся удалиться от места гнездования. Как явствует из фиг. 94, это расселение идет во всех направлениях, но ограничено зоной около 160 км (этот рисунок можно было бы использовать для характеристики меры миграционной подвижности). В то же время миграция имеет направленный характер (птицы движутся к югу) и совершается на большие расстояния.

Помимо влияния на размеры и состав популяции, расселение способствует также обмену генов между популяциями и, следовательно, важно с точки зрения популяционной генетики и теории видообразования, как будет отмечено в следующих главах. Мы не затрагиваем здесь вопроса о том, какое влияние оказывает на сообщество вселение в него нового вида, а также вопроса о влиянии расселения одного вида на другой. Эти важные вопросы удобнее рассмотреть в разделе о конкуренции.

12. ПОТОК ЭНЕРГИИ В ПОПУЛЯЦИИ, ИЛИ БИОЭНЕРГЕТИКА

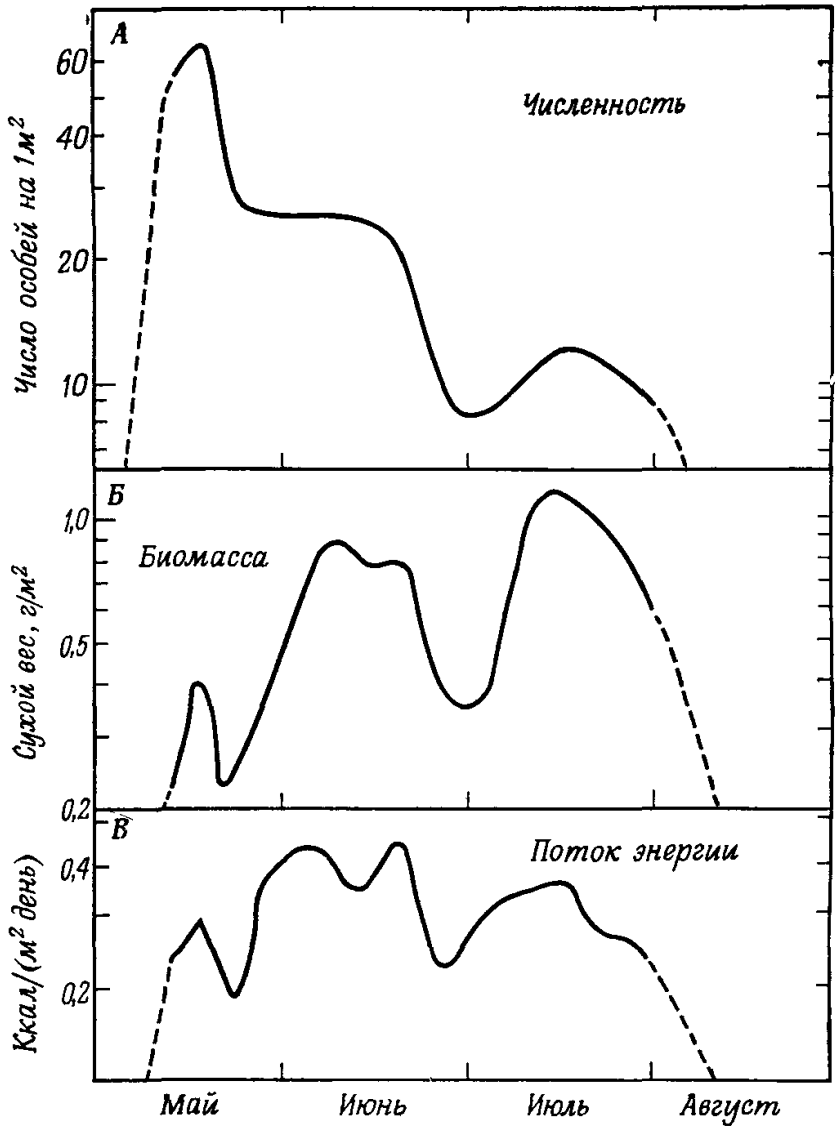
Определения

Поток энергии (т. е. темп ассимиляции) — наиболее надежная основа для оценки наблюдаемых флуктуаций плотности и определения роли популяции в пределах сообщества.

Объяснения и примеры

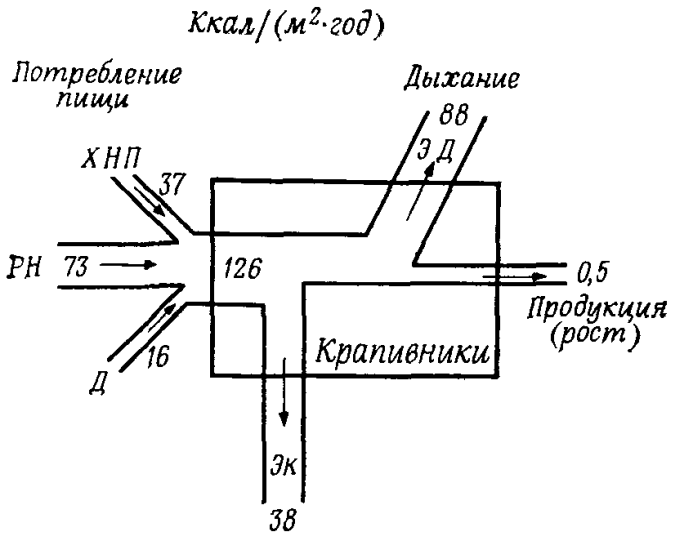
Представления о потоке энергии и продуктивности, рассмотренные в гл. 3, применимы не только на уровне экосистемы, но и на популяционном уровне. Как показано в гл. 3 (см. особенно разд. 6 и табл. 14), при численных и весовых выражениях плотности (числом особей и в единицах биомассы) происходит соответственно переоценка и недооценка значения мелких организмов; в то же время по отношению к крупным организмам справедливо обратное. В том случае, если по данным о численности и биомассе можно вычислить скорость изменения и поток энергии, удается получить более надежную оценку значения популяции в ее сообществе. Фиг. 95 иллюстрирует результаты исследования, в котором это было сделано для популяции прямокрылого *Orchelimum* в сообществе засоленного марша. Это относительно простой случай: *Orchelimum* — насекомые строго растительноядные, ведут оседлый образ жизни и имеют только одну генерацию в год; травостой состоит только из одного вида растения, служащего насекомым единственным источником пищи и убежищем. Численность и биомасса особей на 1 м^2 определялись через интервалы времени в 3—4 дня. С помощью этих данных определяли рост популяции, или продуктивность, для чего к приросту веса живых особей прибавляли вес тех особей, которые погибли за период учета численности. Продуктивность выражали в ккал/м^2 в день. Затем в лаборатории определяли потребление кислорода (дыхание) взрослых особей и нимф разного размера в зависимости от температуры. На основе этих данных для каждого промежутка времени вычисляли дыхание популяции по отношению к средней сырой биомассе и приводили эти данные к фактической температуре среды. С помощью соответствующего коэффициента (Ивлев, 1934) потребление кислорода переводили в калории. Общую скорость ассимиляции в популяции получали, складывая величины продукции и дыхания.

Как явствует из графиков, приведеных на фиг. 95, численность достигала максимальной величины в середине мая, когда из перезимовавших яиц выходили многочисленные мелкие нимфы, в течение остальной части сезона ее величина быстро уменьшалась. В тот год, когда проводилось исследование, имело место два периода значительной смертности и за каждым из них следовал период ускоренного роста выживших особей; небольшое пополнение происходило также за счет выхода нимф из новых яиц (в начале лета) и иммиграции новых особей (в конце



Фиг. 95. Численность (*А*), биомасса (сухой вес) (*Б*) и поток энергии (скорость ассимиляции) (*В*) на 1 м² в популяции *Orchelimum fidicinium*, живущего на засоленном марше в зарослях *Spartina alterniflora* (Ю. Одум, Смолли, 1959).

лета). Максимальный пик потока энергии не совпадал ни с пиком численности, ни с пиком биомассы, он был достигнут в тот период, когда популяция состояла из среднего числа нимф среднего размера, которые очень быстро росли. Другими словами, максимальное влияние популяции на болото (в смысле потребления травы) не совпадало ни с максимумом численности, ни с максимумом биомассы, хотя и было ближе к моменту достижения последнего. Обратите внимание также на то, что, в то время как численность и биомасса изменялись в 5—6 раз, поток энергии изменялся всего в 2 раза. Поскольку интенсивность метаболизма на грамм у мелких нимф была в несколько раз выше, чем у взрослых особей, для весенней популяции, имевшей большую численность и малую биомассу, была характерна почти такая же интенсивность метаболизма, как и для летней популяции, имевшей малую численность и большую биомассу. Нижний график на фиг. 95 показывает, что приблизительно $^1/_3$ ккал в день ассимилировалась популяцией на 1 м² примерно за 2,5 мес. Общий поток энергии на 1 м² за сезон составил приблизительно 28 ккал, или около 7 г сухого веса травы (4 ккал/г). Поскольку кузнечики ассимилируют приблизительно треть съеденного количества пищи (эффективность ассимиляции около 33%), то, вероят-



Фиг. 96. Годовой бюджет энергии в популяции крапивиика, обитающего на засоленном марше, штат Джорджия (Кейл, 1965).

Чистая первичная продукцня болота составляет примерно 10 000 ккал/м². ХНП — хищные насекомые и пауки; РН — растительноядные насекомые; Д — детритофагн (мелкие улитки и крабы); Эк — потерн энергии с экскрементами; ЭД — потери энергии при дыхаиии.

но, с 1 м² они изымают 21 г растений. Необходимо подчеркнуть, что неассимилированные 14 г не изменяли трофических уровней, но были доступны в качестве пищи для других первичных консументов — бактерий грибов и животных, питающихся детритом.

На этом примере мы видим, что, даже имея данные о плотности или «урожае на корню» для одного-единственного вида, можно прийти к неверным заключениям, если использовать эти данные в качестве меры значимости популяции. Правильную картину можно получить только на основании совокупных данных о численности и биомассе, а также о дыхании (на которое во многих случаях приходится большая часть потока энергии), особенно если сравниваются популяции, значительно различающиеся по размерам особей (например, муравьи и олени). Наконец, отметим, что такой энергетический подход в равной мере приложим к популяциям любых организмов (растений, животных, микроорганизмов) при любых условиях среды.

Другой пример исследования биоэнергетики популяций иллюстрирует диаграмма потока энергии, приведенная на фиг. 96. Болотные крапивники обитают на том же самом засоленном марше, что и описанные выше кузнечики, но в сезон размножения они сосредоточиваются только на узких полосах высокотравья по берегам протоков, образующихся в приливной зоне. Здесь их экологическая плотность достигает 100 особей на гектар (биомасса около 0,03 г сухого веса, или 0,18 ккал на 1 м²), что равно общей плотности всех птиц в спелом лесу. Поскольку в этом местообитании крапивник — единственный представитель воробьиных, его популяция занимает нишу (определение этого термина см. на стр. 303), которая, как правило, занимается многовидовыми популяциями. Как показано на диаграмме, потребности в энергии за год у этой популяции покрываются за счет пищи примерно такого состава: 60% растительноядных насекомых, 30% хищных насекомых и пауков и 10% животных, поедающих детрит (мелкие улитки и крабы). В сезон гнездования крапивники выедают за день четверть биомассы насекомых и пауков вблизи своих гнездовий; столь высокая степень хищничества оказывается возможной вследствие высокой продуктивности жертвы и иммиграции новых организмов из окружающих участков болота, не занятых крапивниками. Хотя энергетические потребности популяции крапивника покрываются всего примерно 2% чистой первичной продукции болота, их влияние на первичный и вторичный трофические уровни благодаря выеданию организмов-консументов, связанных в пищевой цепи, весьма значительно. Это исследование Кейла (1965) — одно из наиболее полных исследований, в нем подробно проанализирована не только энергетика популяции, но также экосистема, функциональной частью которой она служит. Такие исследования выявляют истинную «значи-

мость» популяции; установить ее с такой же степенью точности лишь на основании учета численности особей (т. е. определяя только величину N) невозможно.

13. СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ; ХАРАКТЕР РАСПРЕДЕЛЕНИЯ (ДИСПЕРСИИ) ОРГАНИЗМОВ В ПРОСТРАНСТВЕ

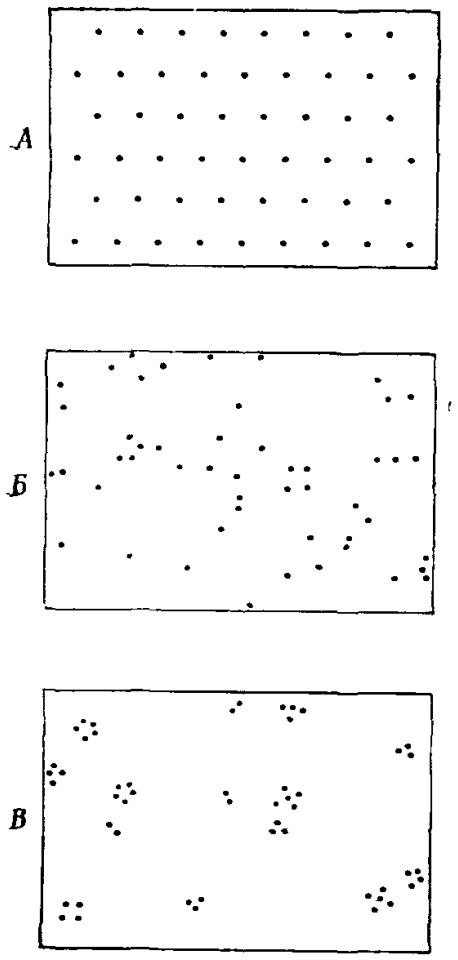
Определения

Распределение особей в популяции может быть 1) случайным, 2) равномерным, 3) групповым (нерегулярным, но и не случайным) (фиг. 97). Случайное распределение в природе встречается довольно редко; оно наблюдается в тех случаях, когда среда очень однородна, а организмы не стремятся объединиться в группы. Равномерное распределение может встречаться там, где между особями очень сильна конкуренция, или существует антагонизм, способствующий равномерному распределению в пространстве. Чаще всего наблюдается образование различного рода скоплений. Если особи в популяции стремятся образовывать группы определенного размера (например, пары у животных, вегетативные клоны у растений), то распределение *групп* может оказаться более близким к случайному. Установление типа распределения, степени агрегированности, а также размеров и продолжительности сохранения групп совершенно необходимо для понимания природы популяции и особенно для точного измерения ее плотности. Так, методы выборок и статистического анализа, вполне надежные при анализе случайного или равномерного распределения, могут оказаться совершенно непригодными для исследования группового типа распределения.

Объяснения

Три основных типа распределения, или «внутрипопуляционной дисперсии», упрощенно представлены на фиг. 97. В каждом четырехугольнике — примерно одинаковое число особей. При групповом распределении (B) группы могут быть одинакового или разного размера и распределяться случайно, равномерно или в свою очередь объединяться в группы второго порядка, между которыми находятся большие незанятые промежутки. Иными словами, можно выделить 5 типов распределения: 1) равномерное, 2) случайное, 3) случайное групповое, 4) равномерное групповое, 5) групповое с образованием скоплений групп. Все эти типы распределения, несомненно, встречаются в природе. Как явствует из фиг. 97, малые выборки, взятые из трех представленных на фигуре популяций, дадут совершенно различные результаты. При малой выборке из популяций с групповым распределением будут получены либо слишком высокие, либо слишком низкие величины в пересчете на всю популяцию. Таким образом, при исследовании «групповых» популяций выборки должны быть бóльшими, а планирование эксперимента более тщательным, чем при исследовании «негрупповых» популяций.

Напомним, что случайное распределение, на котором базируются стандартные статистические методы, характеризуется так называемой нормальной кривой. Такого типа распределения в природе можно ожидать в тех случаях, когда на популяцию одновременно действуют многочисленные, незначительные по величине факторы. Если же, как это обычно бывает, доминирует всего несколько основных факторов (вспом-



Фиг. 97. Три основных типа распределения особей, пар и групп особей в популяции.
А. Равномерное распределение
Б. Случайное распределение.
В. Групповое распределение (распределение групп нерегулярное).

ните принцип лимитирующих факторов), причем у растений и животных сильно выражена тенденция к образованию скоплений с целью (или в результате) размножения, то распределение вряд ли будет совершенно случайным. Однако, как предполагает Коул (1946), неслучайное, или «контагиозное», распределение организмов можно рассматривать как результат случайного распределения групп, содержащих разное число особей (как на фиг. 97, *В*), или же группы могут быть распределены равномерно (или по крайней мере не совсем случайно). Иными словами (мы берем крайний случай), лучше определить методом выборок, скажем, число колоний муравьев, а затем установить число особей на колонию, нежели пытаться подсчитать численность муравьев в случайных выборках.

Предложены многочисленные методы, позволяющие определять тип разобщенности и степень сгруппированности особей в популяции (для случаев, когда это не самоочевидно), однако здесь еще предстоит сделать очень многое. Упомянем лишь два метода. Один из них состоит в сравнении фактической встречаемости групп разного размера, выявленной в серии выборок, с распределением Пуассона, показывающим частоту совместной встречаемости групп из 0, 1, 2, 3, 4 и т. д. особей при случайном распределении. Так, если встречаемость групп малого размера (в том числе «пустых» выборок) и больших групп больше, а групп среднего размера меньше ожидаемой, то мы имеем дело с групповым распределением. Противоположное соотношение свидетельствует о равномерном распределении. Для установления достоверности наблюдаемого отклонения от распределения Пуассона проводят статистический анализ.

Этот общий метод имеет, однако, тот недостаток, что на результаты может оказывать влияние величина выборки. Пример использования распределения Пуассона для анализа случайного распределения пауков показан в табл. 28 и 29. На 8 из 11 площадок пауки распределялись случайно. Неслучайное распределение имело место на площадках с наименее однородной растительностью.

Для случайного распределения характерно то, что дисперсия (V) равняется среднему (m); если дисперсия больше или меньше среднего, то мы имеем дело соответственно с групповым и равномерным (регулярным) типом распределения. Таким образом, при случайном распределении $V/m=1$; стандартная ошибка $=\sqrt{2/n-1}$. Если с помощью стандартного статистического анализа установлено, что отношение дисперсия/среднее достоверно больше единицы, то это значит, что распределение является групповым; если это отношение достоверно меньше единицы, то мы имеем дело с равномерным распределением, а если оно равно единице, — со случайным распределением. Такой подход также иллюстрируется в табл. 28 и 29.

ТАБЛИЦА 28

Численность и распределение пауков (Lycosidae) *на площадках залежи площадью 0,1 га*[1])

Вид	Участок	Численность на квадрат	Критерий χ-квадрат из распределения Пуассона	Вид	Участок	Численность на квадрат	Критерий χ-квадрат из распределения Пуассона
Lycosa timuqua	1	31	8,90[2])	*L. carolinensis*	2	16	0,09
	2	19	9,58[2])		5	23	4,04
	3	15	5,51		6	15	0,05
	4	16	0,09	*L. rabida*	3	70	17,30[2])
	5	45	0,78		4	16	0,09
	6	134	1,14				

[1]) Кюнцлер (1958).
[2]) Достоверно при 5%-ном уровне значимости, т. е. неслучайно; на всех других участках распределение было случайным.

ТАБЛИЦА 29

Среднее, дисперсия и распределение в пространстве двух видов мелких моллюсков в иле приливной зоны в штате Коннектикут[1]

Вид и возраст	Среднее	Дисперсия	Отношение дисперсия/среднее[2]	Вид и возраст	Среднее	Дисперсия	Отношение дисперсия/среднее[2]
Mulinia lateralis				*Gemma gemma*			
Все возрасты	0,27	0,26	Случайное	Все возрасты	5,75	11,83	Групповое
				1-й год	4,43	7,72	Групповое
				2-й год	1,41	1,66	Случайное

[1] Джексон (1968).
[2] При недостоверном отклонении от единицы (5%-ный доверительный уровень) распределение характеризуется как случайное, а при величинах, достоверно превышающих единицу, — как групповое.

Другой метод, предложенный Дайсом (1952), заключается в измерении каким-либо стандартным способом фактического расстояния между особями. Построив далее график, на котором квадратный корень расстояния представлен как функция частоты, получим частотный многоугольник, форма которого будет свидетельствовать о характере распределения. Симметричный многоугольник (что соответствует нормальной колоколообразной кривой) свидетельствует о случайном, скошенный вправо многоугольник — о равномерном, скошенный влево — о групповом распределении (особи располагаются ближе друг к другу, чем ожидалось). Степень «скошенности» можно оценить количественно. Этот метод лучше применять для растений и неподвижных животных, но его можно использовать и для оценки распределения в пространстве колоний животных или их постоянных «обиталищ» (лисьих логовищ, нор грызунов, птичьих гнезд и т. д.).

Подробнее о статистическом анализе пространственного распределения единиц популяции см. у Грейг-Смита (1957), Скеллама (1952) и Пиелу (1960).

Примеры

Парк (1934) обнаружил, что личинки малого мучного хрущака в своей очень однородной среде обычно распределены случайным образом: их наблюдаемое распределение соответствует распределению Пу-

ассона. У некоторых паразитов и хищников, например у одного из видов пауков, рассматриваемых в табл. 28 и 29, и других подобных ему «одиноких волков», также иногда наблюдается случайное распределение (в соответствии с этим и их поведение, направленное на обнаружение своих хозяев или добычи, имеет характер «случайного поиска»). Джексон (1968) сообщил о случайном характере распределения у моллюска *Mulinia lateralis* в илистых наносах приливной зоны. Таким же было распределение двухлетних особей *Gemma gemma,* однако для однолетних особей и всей популяции *Gemma* закономерность оказалась иной: в связи с яйцеживорождением (т. е. сохранением молодых особей в теле самки в период личиночного развития) наблюдается объединение в группы. Результаты этого исследования представлены в табл. 29. Обратите внимание на то, что в популяции со случайным распределением дисперсия близка к среднему, а в популяции с групповым распределением — значительно больше среднего. Условия среды в зоне илистого наноса очень однородны, а межвидовая конкуренция выражена слабо; оба эти обстоятельства способствуют случайному распределению.

У лесных деревьев, достаточно высоких, чтобы их кроны образовали часть общего полога, распределение, согласно Дайсу (1952), может быть равномерным, поскольку конкуренция за свет у деревьев столь сильна, что у них отмечается тенденция отстоять друг от друга на равные расстояния, т. е. тенденция распределяться «скорее равномерно, нежели случайно». Поля зерновых культур, фруктовые сады, посадки сосны могли бы служить еще лучшими примерами. Кустарники в пустыне часто распределяются очень равномерно, так, словно их специально посадили рядами; вероятно, дело здесь в интенсивной конкуренции (быть может, связанной, в частности, с выделением антибиотиков) в среде с низкой влажностью (фиг. 194 и 195). Как будет показано в разд. 15 этой главы, тенденция к более равномерному распределению может быть обусловлена также «территориальностью». Что касается группового распределения, то читателю не придется далеко ходить за примерами!

Из нескольких беспозвоночных — обитателей лесной подстилки, исследованных Коулом (1946 и 1946а), случайное распределение было выявлено только у пауков; Коул сообщает также о другом исследовании, в котором случайное распределение удалось установить у 4 из 44 растений. Все остальные виды в той или иной степени объединены в группы. Эти примеры дают нам некоторое представление о том, с какими ситуациями мы можем столкнуться в природе. В следующем разделе мы остановимся на вопросе об агрегации подробнее.

14. СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ, АГРЕГАЦИЯ И ПРИНЦИП ОЛЛИ

Определения

Как показано в предыдущем разделе, в большинстве популяций раньше или позже отмечается образование скоплений особей. Такие скопления возникают 1) вследствие местных различий условий среды, 2) под влиянием суточных и сезонных изменений погоды, 3) в связи с процессом размножения, 4) в результате социального притяжения (у высших животных). Степень агрегации, наблюдаемая в популяции, зависит, таким образом, от характера местообитания (однородное или неоднородное), от погоды или других физических факторов, характера размножения вида и его «общительности». Агрегация может усиливать конкуренцию между особями за питательные вещества, корм или жиз-

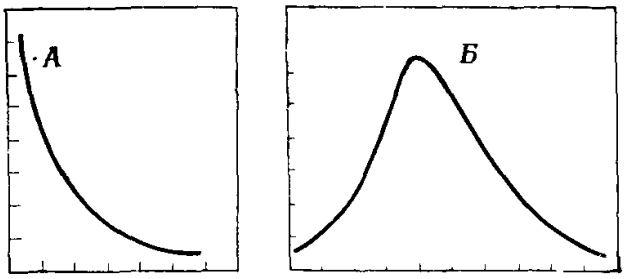
ненное пространство, однако это неблагоприятное следствие агрегации более чем уравновешивается тем, что она способствует выживанию группы в целом. У особей, объединенных в группу, по сравнению с одиночными особями нередко наблюдается снижение смертности в неблагоприятные периоды или при нападении других организмов, поскольку в группе поверхность их соприкосновения со средой по отношению к массе меньше и поскольку группа способна изменять микроклимат или микросреду в благоприятном для себя направлении. Степень агрегации (так же как и общая плотность), при которой наблюдается оптимальный рост и выживание популяции, варьирует в зависимости от вида и условий, поэтому как «недонаселенность» (или отсутствие агрегации), так и перенаселенность могут оказывать лимитирующее влияние. Это и есть принцип Олли.

Объяснения и примеры

У растений агрегация может возникать под влиянием первых трех из перечисленных факторов, тогда как у высших животных сильно выраженная агрегация может быть результатом действия всех четырех факторов; хороший пример — огромные стада северных оленей или карибу, которые образуются в условиях очень неоднородной арктической среды. Исследуя распределение трех видов растений на одной залежи в штате Мичиган, Кейн и Эванс (1952) обнаружили, что часть исследуемой местности была слишком влажной для всех этих видов; так под влиянием физической среды может возникать неслучайное распределение. На заселенной площади степень агрегации у трех видов была различной, у золотой розги (*Solidago*) распределение было почти случайным, а у видов *Lespedeza* отмечалась выраженная тенденция к образованию скоплений. *Lespedeza* обычно размножается вегетативно, побегами от корневой системы, в этом случае, следовательно, агрегация по крайней мере отчасти объясняется репродуктивными особенностями.

В целом для растений, а вероятно, и для некоторых низших животных применимо экологическое правило, согласно которому тенденция к агрегации находится в обратной зависимости от подвижности зачатков (семян, спор и т. д.) (Уивер и Клеменс, 1929). Возможно, многие из вас наблюдали, что кедр, хурма и другие растения, у которых семена не имеют приспособлений, способствующих их переносу, почти всегда концентрируются около материнского растения или вдоль заборов и в других местах, где птицы и другие животные укрывают семена. В то же время амброзия, травы и даже сосна, семена которых легко разносятся ветром, распределены по территории значительно более равномерно.

Агрегация существенно сказывается на выживании организмов. Группа растений способна лучше противостоять действию ветра, более эффективно снижать потери воды, чем отдельные особи. Однако у зеленых растений вредный эффект конкуренции за свет и питательные вещества обычно очень быстро перевешивает преимущества от объединения в группу. Лучше всего положительное влияние объединения в группу на выживание выражено у животных. Олли (1931, 1938, 1951) провел много экспериментов и подытожил обширную литературу в этой области. Он обнаружил, например, что рыбы в группе могут выдерживать бóльшую дозу яда, введенного в воду, чем изолированные особи. В то же время если изолированных особей помещали в воду, в которой до того жила группа рыб, то устойчивость к яду повышалась. В данном случае нейтрализации действия яда способствовало выделение слизи и других секретов. Другой пример положительного влияния объедине-



Фиг. 98. Иллюстрацня принципа Олли (Олли и др, 1949).

В некоторых популяцнях рост и выживанне максимальны прн малых размерах популяцнн (*А*), а в другнх благодаря внутрнвидовой протокооперацнн наиболее благопрнятен промежуточный размер популяцни (*Б*) В последнем случае вредна как «перенаселенность», так и «недонаселенность»

ния в группу на выживание — пчелы: пчелы в улье или просто в скоплении выделяют и сохраняют достаточно тепла для выживания всех особей при температуре, при которой они погибли бы, если бы находились в изоляции. Колониальные птицы нередко неспособны успешно размножаться, если размер колоний уменьшается (Дарлинг, 1938). Олли указывает, что такая примитивная кооперация (протокооперация), обнаруживаемая даже у животных очень примитивных таксонов, есть начало общественной организации, в разной степени развитой у животных и достигающей кульминации у человека (что, как мы очень надеемся, важно для выживания!). Принцип Олли схематически иллюстрируется на фиг. 98.

«Общественная агрегация» в том виде, в каком она встречается у общественных насекомых и позвоночных (в противовес пассивной агрегации как реакции на общий фактор среды), характеризуется определенной организацией, в частности групповой иерархией и специализацией особей. При иерархии (которая может выражаться, например, в «порядке клевания» у птиц) особи часто связаны между собой четкими связями доминирования — подчинения; она может принимать и более сложную форму, при которой особи связаны отношеннями лидерства, доминирования и кооперации, как, например, в группах некоторых птиц и насекомых, ведущих себя почти как единое целое. В таких группах может иметься вожак, однако столь же часто ни одна особь не занимает главенствующего положения; особи в группе следуют действиям других особей так, словно «им известно, к чему они стремятся» (Скотт, 1956). Как показано в разд. 10, подобные типы общественной организации не только благоприятны для популяции как целого, они могут играть известную роль и в регуляции численности популяции.

Замечательная организация общественных насекомых была предметом многочисленных исследований (особенно много сделали в этой области В. Уилер и А. Эмерсон, см. Олли и др., 1949, гл. 24). Наиболее развитые формы общественной организации среди насекомых мы встречаем у термитов (отряд Isoptera), а также у муравьев и пчел (отряд Hymenoptera). У наиболее специализированных видов разделение труда достигается существованием трех «каст»: особей, выполняющих функцию размножения (например, царица у пчел), рабочих (их задача — добывание пищи) и солдат (они защищают колонию); каждая каста имеет характерные морфологические особенности. Как будет показано в следующей главе, такая адаптация приводит к групповому отбору не только в пределах вида, но и в группах тесно связанных видов.

Принцип Олли вполне приложим и к человеку. Вероятно, «городская агрегация» благоприятна для человека, но лишь до определенного предела[1]. Как показано на фиг. 98, увеличение плотности выше определенной величины оказывает угнетающее действие даже на те популяции, которые выигрывают от внутривидовой специализации особей. На по-

[1] Пример неудачный, так как игнорируются специфические (качественные) особенности биологического и социального уровней организации — *Прим. ред.*

вестке дня стоит сейчас вопрос объективной оценки оптимальной величины городов. Города, так же как и колонии пчел и термитов, могут во вред себе оказаться слишком большими!

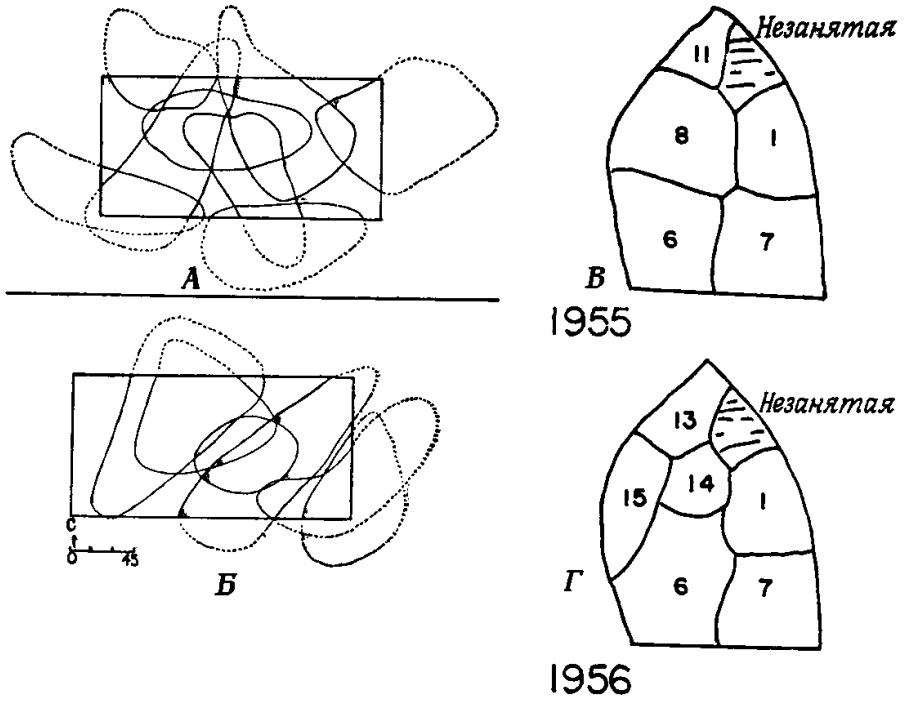
15. СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ. ИЗОЛЯЦИЯ И ТЕРРИТОРИАЛЬНОСТЬ

Определения

Факторы, способствующие изоляции или разделению в пространстве особей, пар или мелких групп, составляющих популяцию, вероятно, распространены не так широко, как факторы, содействующие агрегации, но тем не менее они весьма важны, особенно для регуляции размеров популяций (посредством внутривидовых, межвидовых механизмов или же и тех и других). Обычно изоляция возникает как следствие 1) конкуренции между особями за пищу при ее недостатке или 2) прямого антагонизма. В обоих случаях это может привести, как было показано в разд. 13, к случайному или равномерному распределению особей, поскольку близкие соседи уничтожаются или изгоняются. Активность особей, пар или семейных групп у позвоночных и высших беспозвоночных обычно ограничена определенной зоной, называемой *индивидуальным* или семейным участком. Если этот участок активно защищается, то его называют *территорией.* По-видимому, в наибольшей степени территориальность выражена у позвоночных и некоторых членистоногих, обладающих сложным репродуктивным поведением, проявляющимся, в частности, в гнездостроении, откладке яиц, заботе о потомстве и его защите. Однако мы включаем в понятие *территориальности* любой активный механизм, посредством которого происходит разобщение в пространстве особей или групп особей, хотя и понимаем, что рискуем при этом вызвать недовольство сторонников семантического пуризма; наше определение позволяет нам говорить о территориальности не только у животных, но также у растений и микроорганизмов. У высших животных изоляция определяется, по-видимому, поведенческими механизмами (нервная система); у низших животных и растений она имеет химическую природу (выделение антибиотиков или «аллелопатических» веществ, которые будут рассматриваться в следующем разделе). Итак, изоляция уменьшает конкуренцию, способствует сохранению энергии в критические периоды, предотвращает перенаселение и истощение запасов пищи у животных и биогенных веществ, воды и света у растений. Иными словами, территориальность благоприятствует регуляции численности популяции на уровне, более низком, нежели уровень насыщения. В этом смысле территориальность есть явление общеэкологическое, отнюдь не ограниченное какой-то одной таксономической группой, скажем птицами (у которых этот феномен, кстати, очень хорошо изучен).

Объяснения и примеры

Агрегация усиливает конкуренцию, но в то же время создает многочисленные преимущества. Разобщение особей в популяции уменьшает конкуренцию, но, вероятно, приводит к утрате преимуществ, обеспечиваемых групповым образом жизни. Дольше всего будет сохраняться в ходе эволюции такая структура, которая обеспечивает длительное преимущество для жизни вида. Во всяком случае, в природных популяциях мы часто встречаем организацию обоих типов. В популяциях некоторых видов их можно наблюдать попеременно (дрозды, например, уединяются на своих территориях в период размножения и объединя-



Фиг. 99. Индивидуальные участки и территории (охраняемые индивидуальные участки) у различных животных.

А и *Б* — индивидуальные участки коробчатой черепахи (*Terrapene carolina*) на площади 2 га (*А* — самцы, *Б* — самки) Этот вид не охраняет своих индивидуальных участков, и они перекрываются (Стикель, 1950). *В* и *Г* — территории певчих дроздов (*Turdus philomelos*) в Ботаническом саду в Оксфорде (Англия) в 1955 и 1956 гг. Цифры — номера окольцованных самцов в каждой территориальной паре; обратите внимание на то, что три особи (*1, 6* и 7) оба года занимали одни и те же территории, две другие особи на следующий год не вернулись, и на их территории поселились три новые особи Обычно преуспевающие особи занимают одну и ту же территорию до самой смерти (Лэк, 1966)

ются в стаи к зиме), так что они используют преимущества обеих систем организации! Кроме того, особи разного возраста и пола могут вести себя по-разному в один и тот же сезон (например, у взрослых выражена территориальность, а молодые объединяются в группы).

Мы уже обсуждали значение внутривидовой конкуренции для разобщения деревьев в лесу и кустарников в пустыне (разд. 10 и 13). Теперь необходимо остановиться на механизмах разобщения, основанных на активном антагонизме, наблюдаемом у высших животных. У многих животных основные виды жизнедеятельности ограничены некоторым определенным участком, или домовым участком, размеры которого могут варьировать от нескольких квадратных сантиметров до многих квадратных километров, как у пумы. Поскольку зоны владения часто перекрываются, достигается лишь частичная изоляция (фиг. 99, слева). Крайнее выражение разобщения — территориальность (фиг. 99, справа). Найс (1941) подразделила территориальное поведение птиц на несколько основных типов: а) охраняется участок, где происходит спаривание, выведение и кормление птенцов, б) охраняется участок, где происходит спаривание и гнездование, но не кормление, в) охраняется только тот участок, на котором происходит спаривание, г) охраняется только гнездо, д) охраняются участки, не связанные с размножением. В первом случае охраняемый участок может быть весьма обширным, большим, чем нужно для обеспечения пищей родителей и потомства. Например, крошечный комаролов (его вес около 3 г) охраняет территорию в среднем около 1,8 га, но добывает пищу со значительно меньшей площади вокруг гнезда (Рут, 1969). При охране территорий прямые столкновения на границах сведены до минимума. Владельцы заявляют о своих правах с помощью песни или других «ритуальных» форм поведения, и этого обычно бывает достаточно для отпугивания особей своего вида. По-

скольку в начале периода гнездования участок, охраняемый птицами, часто больше, чем в конце, когда потребность в пище максимальна, и поскольку многие птицы, рыбы и рептилии, проявляющие территориальное поведение, вообще не защищают участков, на которых они кормятся, репродуктивная изоляция и регуляция, по-видимому, имеют большее значение для выживания, чем изоляция, связанная только с добыванием пищи. Благодаря территориальности не только предотвращается перенаселение, она способствует также быстрому восстановлению численности в тех случаях, когда гибнет необычно много родительских пар. Дело в том, что всегда имеется некоторое число особей, не размножающихся из-за нехватки места; они быстро занимают освободившиеся участки.

Удобно наблюдать территориальное поведение весной на мелководье прудов, заселенных черными или ушастыми окунями. Самцы охраняют «гнездо», или «ложе» (очищенный участок дна), и прилежащую зону. В случае приближения другой рыбы самец растопыривает свои яркоокрашенные плавники и устремляется навстречу нарушителю границы. Поскольку это поведение наблюдается как до, так и после того, как самка отметала икру, ясно, что самец охраняет именно определенный участок, а не только потомство.

16. ТИПЫ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ МЕЖДУ ДВУМЯ ВИДАМИ

Определения

Взаимодействие популяций двух видов теоретически можно выразить в виде следующих комбинаций символов: 00, ——, ++, +0, —0, +—. Три из них (++, ——, +—) в свою очередь обычно подразделяются. В результате мы получаем девять типов важных взаимодействий (см. схему классификации Хэскела, 1949, в адаптации Беркхолдера, 1952): 1) *нейтрализм,* при котором ассоциация двух популяций не сказывается ни на одной из них; 2) *взаимное конкурентное подавление,* при котором обе популяции активно подавляют друг друга; 3) *конкуренция из-за ресурсов,* при которой каждая популяция неблагоприятно действует на другую при борьбе за пищевые ресурсы в условиях их недостатка; 4) *аменсализм,* при котором одна популяция подавляет другую, но сама не испытывает отрицательного влияния; 5) *паразитизм* и 6) *хищничество,* при которых одна популяция неблагоприятно воздействует на другую в результате прямого нападения, но тем не менее зависит от другой; 7) *комменсализм,* при котором одна популяция извлекает пользу из объединения, а для другой это объединение безразлично; 8) *протокооперация,* при которой обе популяции получают преимущества от объединения, но их связь не облигатна; 9) *мутуализм,* при котором связь популяций благоприятна для роста и выживания обеих, причем в естественных условиях ни одна из них не может существовать без другой (табл. 30). Чтобы оценить значение указанных взаимодействий для роста и выживания популяций, можно воспользоваться основным уравнением роста популяций (см. разд. 8), вводя в него положительный, отрицательный или нулевой члены.

Все эти типы взаимодействия можно встретить в среднем сообществе, но их легко обнаружить и изучить, по крайней мере качественно, даже в сложных сообществах. Тип взаимодействия данной пары видов может изменяться в зависимости от условий или на последовательных стадиях их жизненных циклов. Так, в какой-то момент отношения двух видов можно охарактеризовать как паразитизм, в другой — как ком-

ТАБЛИЦА 30

Анализ взаимодействия популяций двух видов[1]

Тип взаимодействия[2]	Виды 1	Виды 2	Общий характер взаимодействия
1. Нейтрализм	0	0	Ни одна из популяций не оказывает на другую влияния
2. Конкуренция, непосредственное взаимодействие	—	—	Прямое взаимное подавление обоих видов
3. Конкуренция, взаимодействие из-за ресурсов	—	—	Опосредованное подавление, возникающее, когда появляется недостаток в каком-либо факторе, используемом обоими видами
4. Аменсализм	—	0	Одна популяция подавляет другую, но сама не испытывает отрицательного влияния
5. Паразитизм	+	—	Популяция паразита (1) обычно меньше, чем популяция хозяина (2)
6. Хищничество	+	—	Популяция хищника (1) обычно больше, чем популяция добычи (2)
7. Комменсализм	+	0	Популяция комменсала (1) получает пользу от объединения с популяцией хозяина (2), для которого это объединение безразлично
8. Протокооперация	+	+	Взаимодействие друг с другом полезно для обеих популяций, но не является облигатным
9. Мутуализм	+	+	Облигатное взаимодействие, полезное для обеих популяций

[1] 0 — существенное взаимодействие между популяциями отсутствует; + благоприятное действие на рост, выживание или другие характеристики популяции (в уравнение роста входит положительный член); — ингибирующее действие на рост или другие характеристики популяции (в уравнение роста входит отрицательный член).

[2] Типы 2—4 можно классифицировать как «отрицательные взаимодействия», типы 7—9 — как «положительные взаимодействия», типы 5 и 6 подпадают под обе эти категории.

менсализм и, наконец, в следующий эти взаимоотношения могут быть полностью нейтральными. Исследование упрощенных сообществ и постановка лабораторных экспериментов позволяют вычленять различные взаимодействия и изучать их количественно. Существенную помощь в этом отношении могут оказать также математические модели, созданные на основе этих исследований, особенно в тех случаях, когда влияние отдельных факторов не удается проанализировать на основе простых наблюдений или экспериментов.

Что касается общей картины экосистемы, то необходимо отметить, что 9 описанных типов взаимодействий можно свести к двум более общим типам, а именно к *отрицательным и положительным взаимодействиям*. Здесь следует подчеркнуть два важных принципа: 1) *в ходе эволюции и развития экосистем существует тенденция к уменьшению роли отрицательных взаимодействий за счет положительных, увеличивающих выживание взаимодействующих видов (гл. 9);* 2) *в недавно сформировавшихся или новых ассоциациях вероятность возникновения сильных отрицательных взаимодействий больше, чем в старых ассоциациях* (см. разд. 17).

Объяснения

Общеизвестен тип взаимодействия популяций, при котором одна из них влияет на скорость роста и смертность другой. Члены одной популяции могут поедать членов другой, конкурировать с ними за пищу,

выделять вредные продукты или еще как-нибудь влиять на другую популяцию. Популяции могут быть также полезными одна для другой, причем польза в одних случаях оказывается обоюдной, а в других односторонней. Как было отмечено выше в разделе «Определения» и показано в табл. 30, взаимодействия такого рода подразделяются на несколько категорий. Для того чтобы выяснить, как эти взаимодействия могут влиять на рост и выживание популяций, целесообразно, прежде чем переходить к обсуждению конкретных случаев, рассмотреть некоторые гипотетические и упрощенные модели. Мы уже говорили о том, что для выяснения действия различных факторов в сложных ситуациях в природе, а также для более точного определения понятий и большей четкости рассуждений полезно пользоваться «моделями» в форме уравнений роста.

Если рост одной популяции можно схематически представить и описать с помощью уравнения (см. разд. 8), то влияние другой популяции можно выразить членом, который изменяет рост первой популяции. В зависимости от типа взаимодействия в уравнение можно подставлять разные члены. Например, при наличии конкуренции скорость роста каждой популяции равна нелимитированной скорости за вычетом величины, характеризующей влияние собственного перенаселения (которое возрастает с увеличением популяции), и величины, характеризующей вредное влияние другого вида, N_2 (которая с увеличением численности обоих видов, N_1 и N_2, также возрастает):

$$\frac{dN}{dt} = rN - \left(\frac{r}{K}N^2\right) - CN_2N.$$

[Скорость роста] [Нелимитированная скорость] [Влияние роста численности] [Гов еждающее влияние другого вида]

Нетрудно видеть, что это по существу то же логистическое уравнение, которое было приведено на стр. 238, с той лишь разницей, что в нем имеется дополнительный член («повреждающее влияние другого вида»), взятый с обратным знаком. Взаимодействие такого рода может привести к разным последствиям. Если величина C для обоих видов незначительна, так что межвидовые подавляющие влияния меньше соответствующих внутривидовых влияний, то скорость роста, а вероятно, и предельная плотность несколько снизятся, но оба вида, по-видимому, смогут сосуществовать. Иными словами, подавляющие влияния со стороны другого вида будут иметь меньшее значение, чем внутривидовая конкуренция. Если рост популяции вида происходит по экспоненте (в уравнении отсутствует член, характеризующий самоограничение численности), то «сглаживание» кривой роста может произойти вследствие межвидовой конкуренции. Однако если C велико, то вид, оказывающий наибольшее влияние, либо уничтожит своего конкурента, либо принудит его перейти в иное место. Таким образом, теоретически виды, имеющие сходные потребности, не могут существовать вместе, так как велика вероятность возникновения сильной конкуренции и элиминации одного из них. В следующем разделе мы рассмотрим, как реализуются те возможности, на существование которых указывают наши модели.

Когда виды двух взаимодействующих популяций оказывают друг на друга благоприятное, а не повреждающее влияние, в уравнение вводят положительный член. В таких случаях популяции растут и процветают, достигая равновесных уровней, благоприятных для обеих. Если для роста и выживания каждой из популяций необходимо влияние другой популяции (положительный член в уравнении), то такую связь называют мутуализмом. Если же, с другой стороны, эти благоприятные влияния лишь вызывают увеличение размеров популяции или скорости

ее роста, не будучи необходимым для роста и выживания, то такое взаимодействие подпадает под определение кооперации или протокооперации (поскольку рассматриваемая кооперация не есть следствие сознательной или «разумной» деятельности, предпочтительнее пользоваться последним термином). И мутуализм, и протокооперация приводят к сходному результату: рост любой популяции в отсутствие другой либо замедлен, либо равен нулю, По достижении равновесия, обе популяции продолжают сосуществовать, обычно сохраняя определенное соотношение.

Рассмотрение популяционных взаимодействий так, как это сделано в табл. 30, или на основе уравнений роста дает возможность избежать путаницы, нередко возникающей при обсуждении терминов и определений как таковых. Например, термин *симбиоз* иногда употребляют в том же смысле, что и мутуализм, а иногда его понимают более широко, включая в него также комменсализм и паразитизм. Поскольку симбиоз буквально означает «совместная жизнь», мы используем его в этой книге в широком смысле, безотносительно к природе взаимосвязи. Термин «паразит» многие используют применительно к любому мелкому организму, живущему на или в другом организме, независимо от того, отрицательно, положительно или безразлично его влияние; в таком же смысле трактуется и предмет науки паразитологии. Часто для одного и того же типа взаимодействия существуют различные термины, что еще больше увеличивает путаницу. Однако, когда отношения представлены в схематическом виде, обычно не остается сомнений, к какому типу относить рассматриваемое взаимодействие, слово или «ярлык» оказывается в таком случае вторичным относительно механизма или его результата. Даже если бы мы вообще не смогли применить уравнения к реальным ситуациям, эти «математические модели» были бы тем не менее очень полезны для более четкого понимания, так как они позволяют количественно выразить изучаемые явления и избежать громоздких словесных дефиниций — настоящего бедствия экологии в период ее становления.

И еще одно замечание. Обратите внимание на то, что слово «вредный» ни разу не употреблялось при описании отрицательных взаимодействий. Конкуренция и хищничество снижают скорость роста популяции, подвергающейся воздействию, но этот эффект не обязательно вреден, если рассматривать его с точки зрения выживания популяции на протяжении длительного времени или с точки зрения ее эволюции. Отрицательные взаимодействия могут ускорять естественный отбор, приводя к возникновению новой адаптации. Как мы уже видели, хищники и паразиты часто полезны для популяций, не имеющих механизмов саморегуляции, для предотвращения перенаселения, следствием которого могло бы быть самоуничтожение (см. разд. 8).

Наконец, положение, что в ходе развития популяций наблюдается тенденция к уменьшению отрицательных взаимодействий и увеличению положительных, сформулированное в начале этого раздела, имеет чрезвычайно важное значение для человека. Оно будет обсуждаться в последующих разделах.

17. ОТРИЦАТЕЛЬНЫЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ, МЕЖВИДОВАЯ КОНКУРЕНЦИЯ

Определения

В самом широком смысле конкуренция — это взаимодействие двух организмов, стремящихся к одному и тому же. Межвидовая конкуренция — это любое взаимодействие между двумя или более популяциями,

которое вредно сказывается на их росте и выживании. Как показано в табл. 30, она может принимать две формы. Тенденция к экологическому разобщению, наблюдаемая при конкуренции тесно связанных или сходных в иных отношениях видов, известна как *принцип конкурентного исключения.*

Объяснения

О межвидовой конкуренции написано очень много и экологами, и генетиками, и эволюционистами. В большинстве случаев слово «конкуренция» применяется для тех ситуаций, в которых отрицательные влияния возникают вследствие уменьшения ресурсов, используемых обоими видами. Тогда непосредственные взаимодействия, такие, как взаимное хищничество или выделение вредных веществ, должны быть отнесены к иной категории явлений (как сделано в табл. 30), хотя для их обозначения и нет общепринятого термина. Межвидовые химические посредники (медиаторы) (или аллелохимические вещества, см. Уиттэкер, 1970), благодаря которым один вид имеет преимущества в конкуренции с другим, названы *аллелопатическими веществами* (см. стр. 34 и 286) или антагонистическими *алломонами* (Браун и др., 1970). Я полагаю, что такие слова, как «конкуренция», «сообщество», «популяция», широко используемые не только в науке, но и в обычном языке, следует точно определить (что мы и сделали), но при этом сохранить за ними их широкий смысл. Будет значительно меньше путаницы, если за основным термином оставить широкое значение, а затем, пользуясь соответствующими прилагательными или модифицирующими смысл термина фразами, провести «дробление» для его применения в более узких значениях. Например, мы можем говорить о конкуренции за ресурсы, «антибиотической» конкуренции или конкуренции за свет. Мы могли бы охарактеризовать конкуренцию также количественно, по степени подавляющего влияния, как это сделал Филип (1955), используя метод моделирования. Таким образом, в общем следует избегать специальных терминов, пользуясь ими лишь в тех случаях, когда необходимо охарактеризовать какое-либо очень специальное явление.

Конкурентное взаимодействие может касаться пространства, пищи или биогенных веществ, продуктов экскреции, зависимости от хищников, подверженности заболеваниям и т. д. Результаты конкуренции часто представляют огромный интерес, они были подробно исследованы как один из механизмов естественного отбора. Межвидовая конкуренция независимо от того, что лежит в ее основе, может привести либо к взаимному приспособлению двух видов, либо к замещению популяции одного вида популяцией другого, либо к тому, что один вид вынудит другой переселиться в иное место или перейти к использованию иной пищи. Неоднократно отмечалось, что близкородственные организмы, ведущие сходный образ жизни, не обитают в одних и тех же местах. Если же они живут в одном месте, то потребляют разную пищу, активны в разное время или обладают еще какими-либо различиями, благодаря которым занимают несколько различающиеся ниши. Более полно представление об экологической нише дается в следующей главе, здесь мы отметим лишь, что понятие ниши относится не только к физическому пространству, занимаемому организмом, но также к его месту в сообществе, определяемому, в частности, источником энергии и периодом активности. Не существует двух видов, которые могли бы занимать совершенно одинаковые ниши, оставаясь различными, однако некоторые виды, особенно близкородственные (и, следовательно, обладающие сходными морфологическими и физиологическими признаками), часто на-

столько сходны, что по существу для них требуется одна и та же ниша. Жесткая конкуренция наблюдается также в тех случаях, когда ниши частично перекрываются. Экспериментальные исследования и наблюдения показали, что чаще всего нишу занимает один вид. Общеизвестное явление экологического разобщения близкородственных (или сходных по иным признакам) видов получило название *принципа конкурентного исключения* (Хардин, 1960) или *принципа Гаузе* (в честь русского биолога, который впервые подтвердил его существование экспериментально) (фиг. 100).

К числу наиболее широко обсуждавшихся в литературе теоретических проблем, относящихся к явлению конкуренции, относятся закономерности, получившие название уравнений Лотки — Вольтерры (эти модельные уравнения были предложены Лоткой и Вольтеррой независимо друг от друга в 1925 и 1926 гг.). Эти уравнения представляют собой пару дифференциальных уравнений, сходных с уравнением, приведенным в предыдущем разделе. Такие уравнения можно использовать для моделирования конкуренции типа хищник — добыча, паразит — хозяин или других взаимодействий между двумя видами. Для случая конкуренции, происходящей в ограниченном пространстве, где для каждой популяции имеется определенный уровень равновесия, характеризуемый величиной K, уравнения одновременного роста можно записать в следующей форме:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \frac{K_1 - N_1 - \alpha N_2}{K_1},$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \frac{K_2 - N_2 - \beta N_1}{K_2},$$

где N_1 и N_2 — соответственно численность первого и второго видов, α — коэффициент конкуренции, характеризующий тормозящее влияние второго вида на первый, а β — коэффициент конкуренции, характеризующий тормозящее влияние первого вида на второй. Обратите внимание на то, что в этой модели за основу опять было взято логистическое уравнение. В результате такого взаимодействия вид, оказывающий более сильное тормозящее влияние, заставит другой вид переселиться в иное место, однако, как показал Слободкин (1962), два вида теоретически могли бы сосуществовать, если бы характерные для них коэффициенты конкуренции были очень малы по сравнению с величинами отношений плотностей насыщения (K_1/K_2 и K_2/K_1).

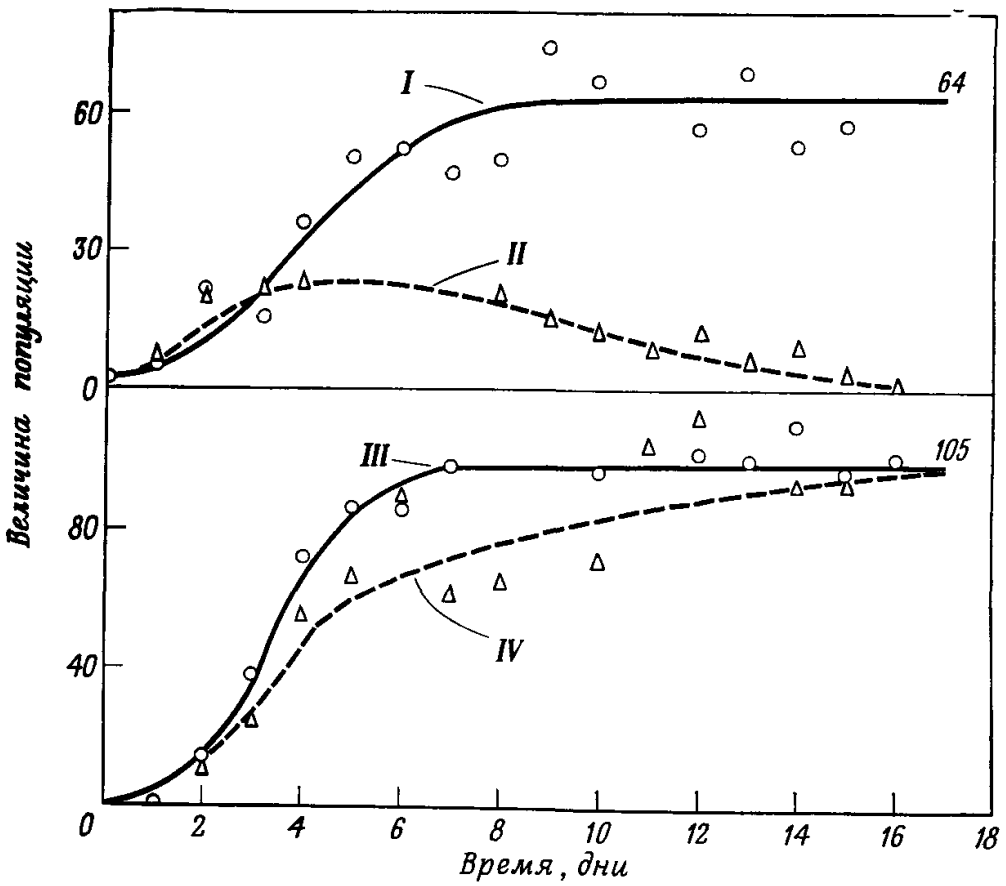
ТАБЛИЦА 31

Случай конкурентного исключения в популяциях малых мучных хрущаков (Tribolium)[1]

«Климат»	Температура, °С	Относительная влажность, %	Результаты межвидовой конкуренции, %[2]	
			побеждает *Tribolium castaneum*	побеждает *Tribolium confusum*
Жаркий, влажный	34	70	100	0
Жаркий, сухой	34	30	10	90
Теплый, влажный	29	70	86	14
Теплый, сухой	29	30	13	87
Прохладный, влажный	24	70	31	69
Прохладный, сухой	24	30	0	100

[1] Парк, 1954.

[2] Каждый из 6 вариантов опыта проведен в 20—30 повторностях В чистой культуре каждый из видов выживает при любых сочетаниях условий, однако при совместном культивировании двух видов выживает только один. В процентах выражено относительное число повторностей, в которых сохранялся только один вид, а другой элиминировался



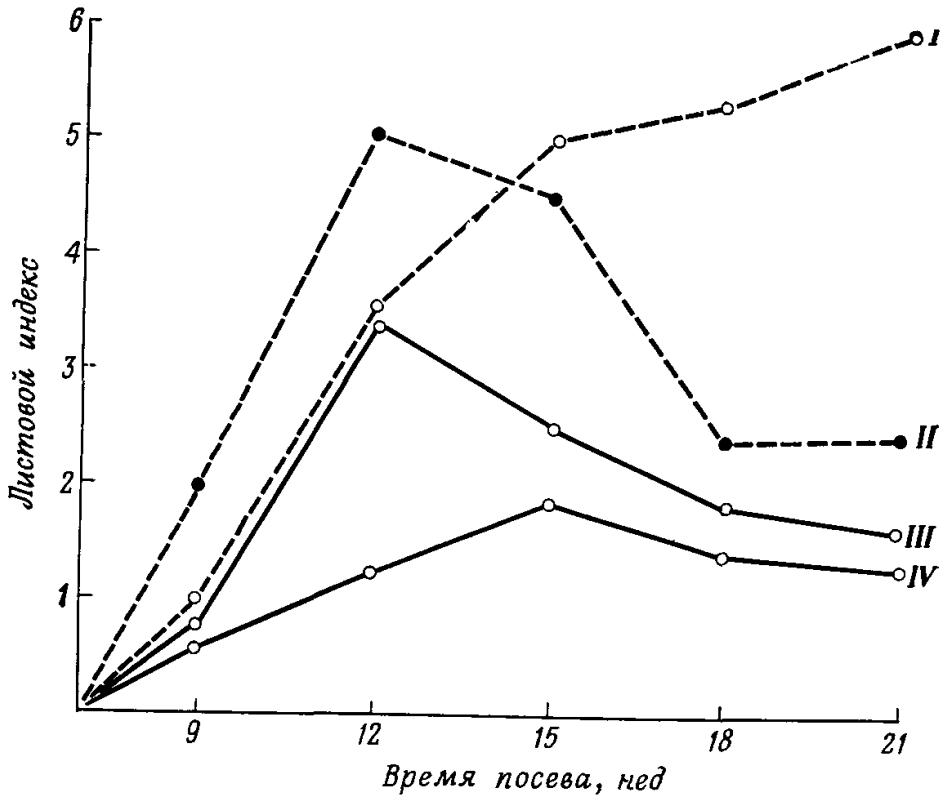
Фиг. 100. Конкуренция между двумя близкородственными видами простейших, имеющих сходные ниши (по Гаузе, взято из Олли и др., 1949).

В изолированных культурах при постоянном обеспечении пищей рост *Paramecium caudatum* (*I*) и *P. aurelia* (*III*) происходит в соответствии с нормальной S-образной зависимостью. При объединении обоих видов в одной культуре (*II* и *IV*) *P. caudatum* элиминируется (*II*).

Чтобы понять причины конкуренции, необходимо рассмотреть не только особенности популяций и условия, определяющие конкурентное исключение, но также ситуации, в которых сосуществуют сходные виды, поскольку в открытых природных системах большое число видов пользуется фактически общими ресурсами (особенно в зрелых, стабильных экосистемах). Мы опишем результаты модельных опытов с популяциями жуков *Tribolium* (табл. 31) и клевера *Trifolium* (фиг. 101).

Одно из наиболее тщательных и длительных исследований межвидовой конкуренции принадлежит Т. Парку из Чикагского университета. Парк, его студенты и сотрудники работали с малым мучным хрущаком, особенно с представителями рода *Tribolium* (краткий обзор этих работ см. у Парка, 1962). Эти мелкие жуки могут завершить весь свой жизненный цикл в очень простой и однородной среде — банке с мукой или пшеничными отрубями. Среда в этом случае служит одновременно и пищей и местообитанием личинок и взрослых жуков. Если регулярно добавлять свежую среду, то популяция жуков может поддерживаться длительное время. С точки зрения представления о потоке энергии (гл. 3) такую экспериментальную систему можно описать как стабилизированную гетеротрофную экосистему, в которой энергия пищи уравновешена затратами на дыхание. Конечно, эта экосистема крайне искусственна, но в связи с тем вредом, который наносят насекомые зерну в хранилищах, она представляет практический интерес.

Оказалось, что если два разных вида *Tribolium* поместить в этот однородный мирок, то раньше или позже один вид окажется элиминированным, а другой будет быстро размножаться. Один вид всегда «побеждает», или, иными словами, два вида *Tribolium* не могут выжить



Фиг. 101. Случай сосуществования популяций клевера *Trifolium* (Харпер и Клетуорти, 1963).

На графике показаи рост популяций двух видов клевера в чистом (т. е. без примеси другого вида) и смешанном травостоях. Обратите внимаиие на то, что рост этнх видов в чистых травостоях имеет разиый характер и нх созреваиие происходнт в разное время. Благодаря этим, а также другим различиям оба вида, хотя между ними и имеют место взаимодействия, могут сосуществовать в смешаиных травостоях, одиако их плотиость в этом случае снижается. В качестве показателя плотностн биомассы использован листовой иидекс (отношение площади листовой поверхиости к площади поверхности почвы, $см^2/см^2$). *I* — *T. fragiferum*, чистый травостой; *II* — *T. repens*, чистый травостой; *III* — *T. repens*, смешанный травостой; *IV* — *T. fragiferum*, смешанный травостой.

в этой специфической экосистеме, которая, по определению, предоставляет для мучных хрущаков только одну нишу. Относительное число особей каждого вида, первоначально внесенных в культуру (т. е. исходное отношение числа особей), не влияет на окончательный результат, однако «климат» экосистемы существенно сказывается на исходе борьбы. Как показано в табл. 31, один из видов (*T. castaneum*) всегда побеждает при высокой температуре и влажности, а другой (*T. confusum*) всегда побеждает в прохладном и сухом «климате», хотя и тот и другой при любом из испытанных сочетаний условий может в чистой культуре существовать неопределенно долгое время. В промежуточных условиях для каждого вида имеется определенная вероятность оказаться победителем (например, для *T. castaneum* эта вероятность в теплой и влажной среде составляет 0,86). Понять некоторые результаты конкурентного взаимодействия помогает анализ свойств популяции каждого вида в чистой культуре. Например, было обнаружено, что победителем обычно оказывается вид, обладающий в изучаемых условиях намного большей скоростью роста (r), чем другой. Если же величины r обоих видов различаются не слишком сильно, то вид с более высоким r побеждает не всегда. Исход может решить также вирусное заболевание в одной из популяций. «Конкурентные способности» значительно различаются также у разных генетических линий в данной популяции.

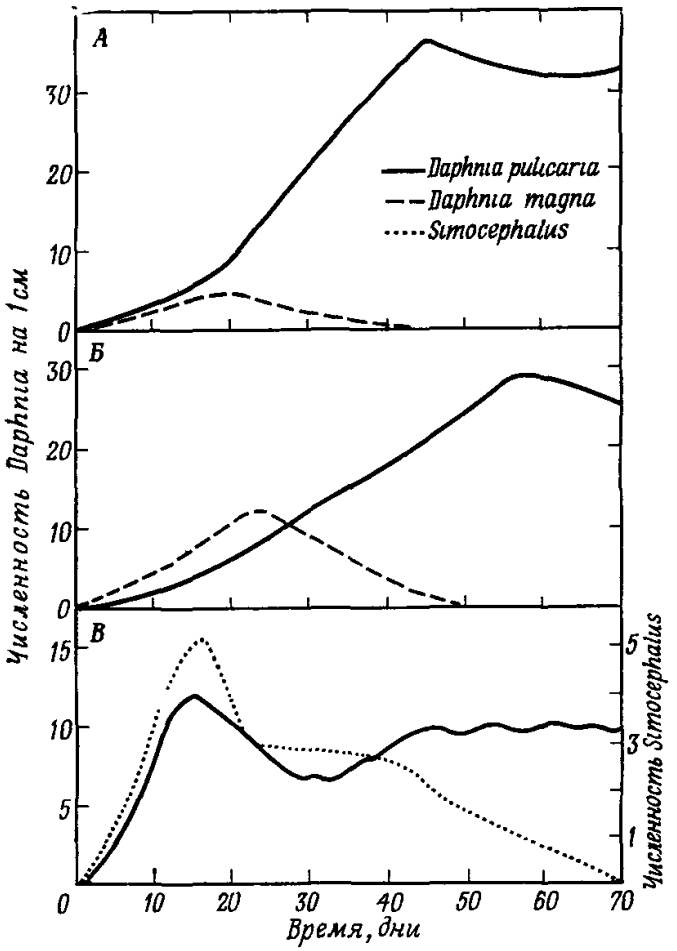
Пользуясь данными, полученными в модельных экспериментах с *Tribolium*, легко создать условия, в которых виды не исключали бы друг друга, а сосуществовали. Если культуру попеременно помещать

то в жаркие и влажные, то в прохладные и сухие условия (имитация сезонных изменений погоды), то преимущество одного вида будет недостаточно длительным для уничтожения другого. Если бы система была «открытой», причем значительная часть особей доминирующего вида должна была бы быстро эмигрировать из нее (или уничтожаться, например, хищником), то при этом конкурентное взаимодействие могло бы настолько уменьшиться, что оба вида оказались бы способными сосуществовать. Можно представить себе и другие условия, которые благоприятствовали бы сосуществованию.

Интересные эксперименты по конкуренции у растений провел Д. Харпер и др. (Харпер, 1961, Харпер и др., 1963, Клетуорти и Харпер, 1962). Результаты одного из этих исследований представлены на фиг. 101. Вследствие различий в характере роста два вида клевера могут сосуществовать в одной и той же среде (т. е. при одинаковом освещении, температуре, на одной и той же почве и т. д.). Из этих двух видов *Trifolium repens* растет быстрее и скорее достигает максимальной облиственности. Однако *T. fragiferum* имеет более длинные черешки и выше посаженные листья и может перейти в верхний ярус раньше, чем быстро растущий вид (особенно после того, как скорость роста *T. repens* пошла на убыль), и, таким образом, избежать затенения последним. В смешанных травостоях из-за этих особенностей каждый вид подавляет другой, но оба они оказываются в состоянии завершить жизненный цикл и дать семена, хотя плотность у каждого вида и снижена (впрочем, общая плотность в смешанных травостоях двух видов была примерно равна плотности в чистых травостоях). В этом случае оба вида, несмотря на сильную конкуренцию за свет, оказались способными к сосуществованию в связи с различиями в их морфологии и времени максимального роста. Харпер (1961) приходит к выводу, что два вида растений могут сосуществовать, если популяции независимо регулируются посредством одного или нескольких из следующих механизмов: 1) различия потребностей в питательных веществах (пример — бобовые и небобовые растения), 2) различия причин смертности (например, различная чувствительность к выеданию скотом), 3) чувствительности к различным токсинам, 4) чувствительности к одному и тому же регулирующему фактору (свет, вода и т. д.) в разное время (как в случае только что описанного примера с клевером).

Примеры

Результаты одного из оригинальных экспериментов Гаузе представлены на фиг. 100. Здесь перед нами классический пример конкурентного исключения. Два близкородственных вида инфузорий, *Paramecium caudatum* и *P. aurelia* в раздельной культуре с постоянной средой и плотностью организмов, служащих пищей (инфузории питаются бактериями, которые в этих средах не размножаются, и поэтому бактерий вносили в среду через небольшие промежутки времени, поддерживая их плотность на постоянном уровне), росли в соответствии с типичной S-образной зависимостью, причем численность парамеций оставалась постоянной. Однако когда оба вида простейших выращивали в одной культуре, то через 16 суток в ней обнаруживалась только *P. aurelia*. При этом ни один из организмов не нападал на другой и не выделял вредных веществ, просто популяции *P. aurelia* отличаются большей скоростью роста (более высокой скоростью потенциального роста) и поэтому побеждали *P. caudatum* в конкуренции за пищу. В то же время *P. caudatum* и *P. bursaria*, совместно выращиваемые в одной культуре, смогли выжить и достигнуть устойчивого равновесия, потому



Фиг. 102. *Конкуренция между парами видов дафний в культурах.*

Daphnia magna вытесняется близкородственным видом *D pulicaria*, когда пищей рачкам служат водоросли (*А*), однако если пищей для обоих рачков служат дрожжи (*Б*), то время, требуемое для элиминации *D magna*, увеличивается, так как для доминирующего вида эта пища менее благоприятна. Слабее выражена конкуренция между *Daphnia* и *Simocephalus* (*В*), ниши которых перекрываются. В смешанных культурах популяции этих двух организмов вначале нормально растут и сосуществуют на протяжении 40 дней, после чего наступает постепенная элиминация *Simocephalus* (*А* и *Б* — из работы Фрэнка, 1957, *В* — из работы Фрэнка, 1952).

что, хотя они питаются одной и той же пищей, *P. bursaria* занимала ту часть культуры, где она могла питаться бактериями, не конкурируя с *P. caudatum*. У этих видов оказались различными зоны обитания, и поэтому, несмотря на одинаковую пищу, они занимали достаточно различающиеся ниши. Другой пример аналогичного разделения ниш представлен на фиг. 104, показывающей результаты исследования конкуренции двух близкородственных видов, живущих в одной и той же среде, но потребляющих разную пищу.

Большую серию экспериментов провел Фрэнк (1952, 1957) на различных видах Cladocera (фиг. 102). Когда вместе помещались близкородственные формы, относящиеся к одному и тому же роду, один из видов элиминировался. Однако характер взаимодействия изменялся в зависимости от пищи. Если пищей служили дрожжи, на которых могут существовать чистые культуры обоих видов, то менее конкурентоспособный вид приобретал временное преимущество и его численность возрастала на протяжении около 20 суток. При выращивании в смешанных культурах двух более отдаленных форм, например представителей разных родов (*Simocephalus* и *Daphnia*), рост обеих популяций более или менее приближается к S-образной зависимости, а их численность поддерживается на уровне верхней асимптоты 30—40 суток (фиг. 102, *В*). Однако по истечении этого времени популяция *Simocephalus* постепенно уменьшалась и вид исчезал из культуры. Описанный случай может служить хорошим примером перекрывания ниш. Таким образом, результаты экспериментов с представителями группы Cladocera были промежуточными по сравнению с результатами, полученными в модельных опытах с *Tribolium* и *Trifolium* (табл. 31 и фиг. 101). В природе, где конкуренция, вероятно, не столь сильна и продолжительна, как в небольших лабораторных культурах, существование двух видов в одной и той же среде, по-видимому, достигается с меньшим трудом.

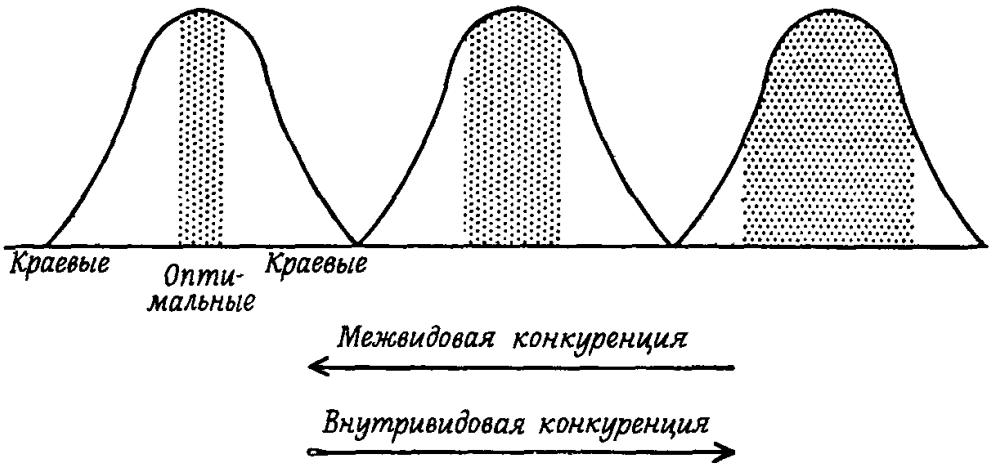
Другой пример, показывающий, как различие в местообитании может способствовать уменьшению конкуренции между видами, позволяя им сосуществовать друг с другом, приводит Кромби (1947). Он обнаружил, что совместное культивирование в муке *Tribolium* и *Oryzaephilus* (другой род мучных хрущаков) заканчивается уничтожением

Oryzaephilus, поскольку *Tribolium* активнее истребляет неполовозрелых особей другого вида. Однако если в муку положить стеклянные трубочки, в которых могут скрываться неполовозрелые особи меньшего по размерам *Oryzaephilus,* то выживают обе популяции. Таким образом, когда простую среду с одной нишей заменяют на среду с двумя нишами, конкуренция уменьшается настолько, что оказывается возможным сосуществование обоих видов. Приведенное наблюдение может служить также примером конкуренции по типу «прямого взаимодействия» (табл. 30).

Но достаточно лабораторных примеров. Совершенно очевидно, что в лабораторных экспериментах степень перенаселенности может быть весьма значительной, что приводит к чрезмерной конкуренции. В полевых условиях межвидовая конкуренция была подробно изучена у растений; результаты этих исследований позволили прийти к выводу (в настоящее время этот вывод является общепринятым), что она служит важным фактором сукцессии видов (гл. 9). Кивер (1955) описала интересный случай, когда залежь первого года была почти целиком занята чистыми травостоями высокого сорняка, в дальнейшем его постепенно вытеснил отсюда другой вид, ранее в этой местности не известный. Эти два вида, хотя и относились к разным родам, имели весьма сходный жизненный цикл (время цветения, время созревания семян) и биологические особенности и поэтому сильно конкурировали между собой.

Григгс (1956) провел интересное исследование конкуренции растений на скалистых горных вырубках, где большинство видов растет на отдельных кочках. Кочки одного вида часто оккупируются другим видом. Григгсу удалось сгруппировать виды по их способности занимать другие кочки. Эта «конкурентная лестница», как оказалось, отличалась от порядка сукцессии, поскольку между способностью к вторжению в область существования другого вида и способностью к его полному вытеснению нет полной корреляции.

Мы уже отметили, что конкуренция между особями одного вида — один из наиболее важных природных факторов, зависящих от плотности; это относится и к межвидовой конкуренции. Конкуренция, по-видимому, оказывает черезвычайно существенное влияние на распределение близких видов, и правило Гаузе (два вида не могут одновременно занимать одну и ту же нишу), вероятно, справедливо как для лабораторных, так и для природных популяций, хотя основные доказательства последнего и были получены лишь при случайных наблюдениях. В природе близкородственные виды или виды, имеющие сходные потребности, обычно либо обитают в различных географических зонах, либо избегают конкуренции друг с другом каким-либо иным способом, например благодаря различиям в суточной или сезонной активности или различиям в пище. Конкурентное взаимодействие может явиться причиной морфологических изменений (путем естественного отбора), что приводит к увеличению экологической разобщенности (см. представление о «смещении признаков», гл. 8, разд. 3). Например, в Центральной Европе сосуществует семь видов синиц (птицы рода *Parus*); их изоляция друг от друга отчасти обусловлена различиями в местообитаниях, отчасти же различиями в местах кормежки и размере добычи, что отразилось в небольших изменениях длины и ширины клюва этих птиц. В Северной Америке встретить в одной местности более двух видов можно редко, хотя в целом на континенте обитает семь видов. Лэк (1969) высказал предположение, что «американские виды синиц по сравнению с европейскими находятся на более ранней стадии эволюционного развития, а имеющиеся у них различия в строении клюва, размере тела и поведении при кормежке — это приспособления к специфи-



Фиг. 103. Влияние конкуренции на распределение местообитаний у птиц (по Свердсону, 1949, с изменениями).

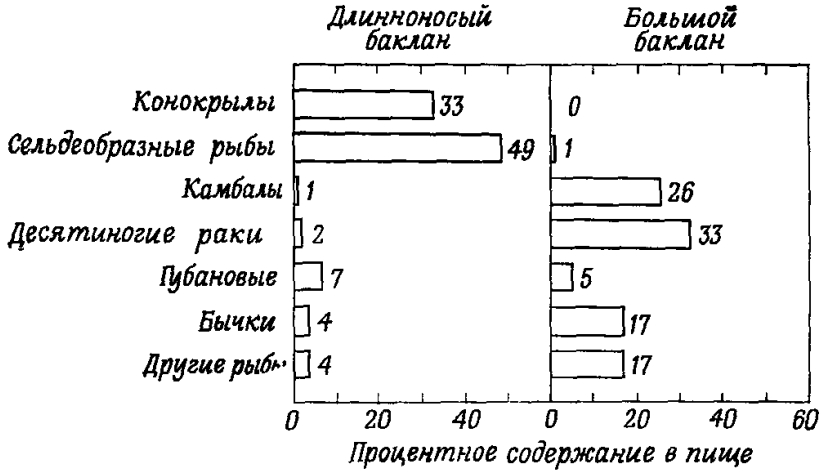
Если преобладает внутривидовая конкуренция, то вид занимает бо́льшую территорию, распространяясь и на менее благоприятные (крайние) участки ареала; если же межвидовая конкуренция значительна, то вид существует на меньшей территории с оптимальными условиями.

ческим местообитаниям, а не адаптации, которые позволили бы им сосуществовать в одном месте». Представление о том, что эволюционное развитие способствует сосуществованию и разнообразию признаков, будет вновь рассмотрено в гл. 9.

Роль конкуренции в выборе местообитания схематически иллюстрируется фиг. 103. Кривые характеризуют местообитания видов, лежащие в пределах крайних возможных для жизни границ. На графиках обозначены также оптимальные для жизни границы. При наличии конкуренции с другим близкородственным или экологически сходным видом диапазон местообитаний, возможных для данного вида, сокращается до оптимальных границ (т. е. вид распространяется в наиболее благоприятных для него местообитаниях, в которых он обладает теми или иными преимуществами по сравнению со своими конкурентами). Если же межвидовая конкуренция выражена слабо, то под влиянием внутривидовой конкуренции популяция расширяет границы своего местообитания. Тенденция к увеличению заселяемого пространства хорошо прослеживается на островах, на которых отсутствуют потенциальные конкуренты. Например, полевка *Microtus* часто заселяет лесные зоны на тех островах, где отсутствует ее лесной конкурент, полевка *Clethrionomys* (см. Камерон, 1964). Кроуэлл (1962) обнаружил, что численность и краевые местообитания кардинала на Бермудских островах больше, чем на континенте, так как здесь отсутствуют многие его конкуренты.

Известны многочисленные случаи, на первый взгляд кажущиеся исключениями из правила Гаузе. Однако тщательное исследование показывает, что это не так. Хорошим примером могут служить две рыбоядные птицы Великобритании — большой баклан (*Phalacrocorax carbo*) и длинноносый баклан *P. aristotelis,* исследованные Лэком (1945). Эти два вида обычно кормятся в одних и тех же водах и гнездятся на одних и тех же скалах, однако более глубокий анализ показывает, что места их гнездовий фактически различаются, а кроме того, существенные различия выявляются и в составе их пищи (фиг. 104). Длинноносый баклан ловит рыбу, плавающую в верхних слоях воды, а большой баклан питается в основном донной рыбой (камбалы) и обитающими у дна беспозвоночными (креветки и т. д.).

Тот факт, что близкородственные виды в природе резко разграничены, конечно, вовсе не означает, что для поддержания этой разобщенности между ними непрерывно должна сохраняться конкуренция. В процессе эволюции у них могут выработаться разные потребности



Фиг. 104. Состав пищи двух близкородственных видов морских птиц, большого баклана (*Phalacrocorax carbo*) и длинноносого баклана (*P. aristotelis*), живущих в сезон размножения в одних и тех же местах (Лэк, 1945).

Несмотря на сходство местообитания, пища этих бакланов различна, и в связи с этим неодинаковы их ниши, так что эти виды фактически не конкурируют друг с другом непосредственно.

и предпочтения, и конкурентные отношения между ними прекращаются. Приведем два примера. Один из видов *Rhododendron* (*R. hirsutum*) в Европе растет на известковых, а другой вид (*R. ferrugineum*) — на кислых почвах, ни один из них не может жить на почве противоположного типа, в результате конкуренция между ними практически отсутствует (см. Браун-Бленке, 1932). Тил (1958) экспериментально изучил характер местообитаний у крабов рода *Uca* на засоленных маршах. Один вид, *U. pugilator,* был обнаружен на открытых песчаных участках, а другой, *U. pugnax*, на илистом субстрате, покрытом болотной травой. Тил обнаружил, что ни один из видов не стремится вторгнуться в зону обитания другого, даже если она не заселена, потому что каждый из них может выкапывать норки только в предпочитаемом им субстрате. Отсутствие активной конкуренции, конечно, не означает, что ее следует исключить и в прошлом, когда она, по-видимому, служила фактором, который привел к выработке поведения, поддерживающего сейчас видовую изоляцию.

В заключение приведем схему конкурентных отношений, заимствованную у Филипа (1955), который предложил ее в качестве удобной основы для анализа и наблюдений. Он выделил следующие типы конкурентных отношений: 1) несовершенная конкуренция, при которой межвидовые взаимодействия слабее внутривидовых, межвидовая конкуренция служит лимитирующим фактором, однако не приводит к полной элиминации одного вида; 2) совершенная конкуренция, описываемая моделью Гаузе и Лотки—Вольтерры; с увеличением численности одного из видов другой постепенно, но неуклонно вытесняется из занимаемой им ниши; 3) сверхсовершенная конкуренция, при которой подавляющее влияние выражено очень сильно и проявляется сразу же, как, например, при выделении антибиотиков. Пример прямого взаимодействия или «сверхсильной» конкуренции у растений приведен в разд. 18.

18. ОТРИЦАТЕЛЬНЫЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ: ХИЩНИЧЕСТВО, ПАРАЗИТИЗМ, АНТИБИОЗ

Определения

Как уже отмечалось, хищничество и паразитизм являются примерами взаимодействия двух популяций, отрицательно сказывающегося на росте и выживании одной из популяций (в уравнение роста одной из

популяций входит отрицательный член, см. табл. 30, типы 5 и 6). Сходный результат наблюдается также в том случае, когда одна из популяций вырабатывает вещество, вредно действующее на конкурирующую с ней популяцию. Для обозначения такого взаимодействия обычно используют термин *антибиоз,* для обозначения химического подавления одного растения другим был предложен термин *аллелопатия,* что буквально означает «вред для другого» (Мюллер, 1966).

Основная особенность отрицательного взаимодействия популяций заключается в том, что при их синхронной эволюции в стабильной экосистеме степень отрицательного влияния уменьшается. Иными словами, естественный отбор стремится уменьшить отрицательные влияния или вообще устранить взаимодействие популяций, поскольку продолжительное и сильное подавление популяции добычи или хозяина популяцией хищника или паразита может привести к уничтожению одной из них или обеих. Жесткая конкуренция чаще всего отмечается там, где контакт между популяциями установился недавно (в начале объединения двух популяций или когда в экосистеме произошли значительные или внезапные, возможно временные, изменения, например под влиянием деятельности человека). Именно поэтому, в частности, внезапное или непродуманное вмешательство человека в природу нередко приводит к эпидемическим вспышкам.

Объяснения

Объективный подход к вопросу о паразитизме и хищничестве оказывается нелегким делом. Все мы испытываем естественное отвращение к паразитам, будь то бактерии или ленточные глисты. Люди настроены и против всех хищников, хотя человек — самый типичный хищник (и основной виновник природных эпидемий). К тому же обвинительный приговор хищнику часто выносится наобум, без полной уверенности в том, что он действительно вредит интересам человека. «Волк хорош только мертвым» — эта широко распространенная точка зрения, как мы увидим далее, оказывается весьма далекой от истины.

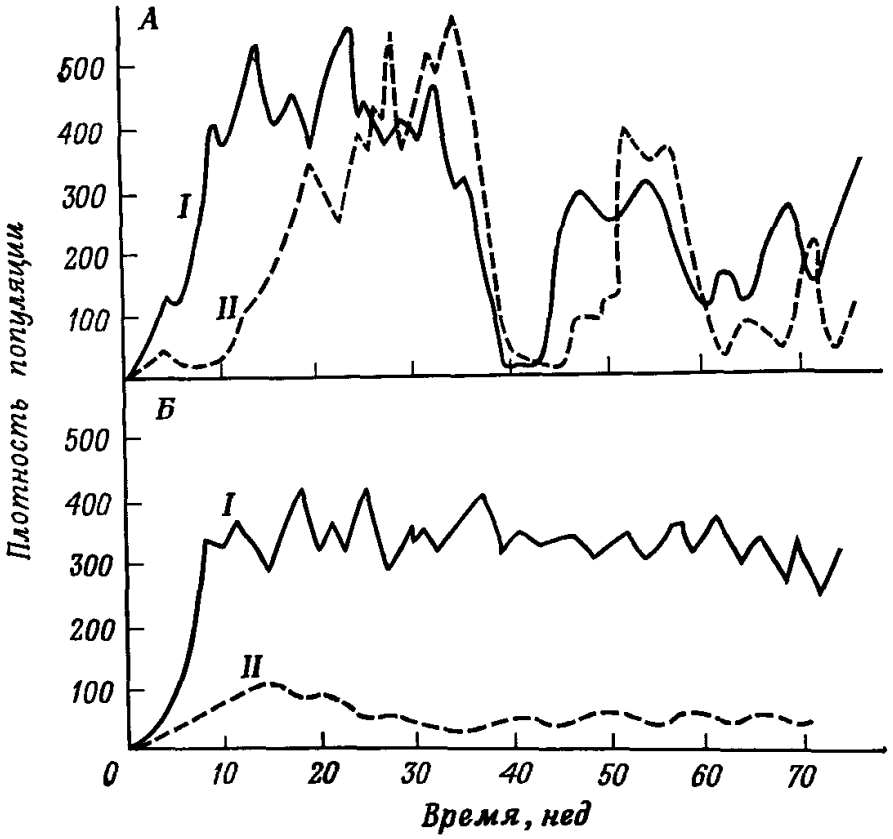
Популяционный подход наиболее объективен при анализе хищничества и паразитизма. Хищники и паразиты, конечно, убивают и наносят вред какой-то части особей и по крайней мере до некоторой степени замедляют скорость роста популяции или уменьшают ее общую величину. Но означает ли это, что без хищников и паразитов популяции всегда были бы в лучшем состоянии? И только ли хищники и паразиты получают выгоду от связи с организмами, за счет которых они существуют, если взглянуть на эту связь с точки зрения отдаленных результатов? Как уже отмечалось при обсуждении регуляции численности популяций (см. разд. 10, особенно фиг. 92), хищники и паразиты имеют важное значение для поддержания плотности растительноядных насекомых на низком уровне, но они могут оказаться неэффективными в тех случаях, когда в популяции хозяина происходит взрыв численности и она «ускользает» из-под влияния зависящих от плотности регуляторных механизмов. В качестве примера такого взрыва численности в ответ на снижение давления хищников обычно приводят ситуацию с оленями в Кайбабе, численность которых, как впервые отметил Леопольд (1943) на основании подсчетов Расмуссена (1941), якобы увеличилась с 4000 (на площади 280 000 га в северной части Большого Каньона, Аризона) в 1907 г. до 100 000 в 1924 г., что совпало с организованной правительством кампанией по борьбе с хищниками. Кофли (1970) повторно пересмотрел имеющиеся материалы и пришел к выводу, что, хотя численность оленей действительно сильно увеличилась, им стало

не хватать пастбищ и затем популяция уменьшилась, вызывает сомнение степень перенаселения, а также утверждение, что единственной его причиной явилось уничтожение хищников; определенную роль здесь сыграли также выпас крупного рогатого скота и пожары. Кофли полагает, что внезапное увеличение численности популяций копытных, вероятно, есть следствие таких изменений среды и условий питания, которые позволяют популяции «ускользнуть» от влияния обычного механизма регуляции численности, действующего через смертность (как на модели, представленной на фиг. 92). Ясно одно: наибольшие взрывы численности отмечаются в тех случаях, когда вид интродуцируется на новую территорию, где имеются еще не тронутые ресурсы и отсутствуют отрицательные взаимодействия. «Взрыв» популяции кроликов, ввезенных в Австралию, — самый известный случай такого рода среди тысяч случаев резких колебаний численности, вызванных непосредственно человеком.

Переходим к наиболее важному обобщению, а именно что отрицательные взаимодействия со временем становятся менее заметными, если экосистема достаточно стабильна и ее пространственная структура обеспечивает возможность взаимного приспособления популяций. Как отмечалось в разд. 9, в простых популяциях типа паразит — хозяин и хищник — жертва, введенных в экспериментальные микроэкосистемы, наблюдаются сильные колебания численности, характеризующиеся определенной вероятностью затухания. В модельных системах типа хищник — жертва, описываемых уравнением Лотки—Вольтерры, *если в уравнение не введены дополнительные члены, характеризующие действие факторов самоограничения численности, то колебания происходят непрерывно и не затухают* (см. Левонтин, 1969). Пиментел (1968; см. также Пиментел и Стоун, 1968) экспериментально показал, что такие дополнительные члены могут отражать взаимные адаптации или генетическую обратную связь. Как видно на фиг. 105, сильные колебания численности происходят в том случае, когда хозяина (комнатную муху) и паразита (осу) впервые помещают вместе в ограниченную культуру. Когда же новые культуры создавали из особей, ранее на протяжении двух лет совместно существовавших в культуре, где их численность подвергалась значительным колебаниям, оказалось, что у них выработался экологический гомеостаз, при котором каждая из популяций была «подавлена» другой в такой степени, что оказалось возможным их сосуществование при более стабильном равновесии.

Однако в реальном мире обстоятельства могут складываться таким образом, что взаимная адаптация в новых ассоциациях не возникает. Поэтому всегда существует опасность, что отрицательная реакция может стать необратимой и хозяин будет элиминирован. История с грибным заболеванием каштана в Америке служит примером такого взаимодействия популяций, которое с равной вероятностью может закончиться и адаптацией, и вымиранием, и человеку ничего не остается, как быть лишь пассивным наблюдателем происходящего.

Американский каштан раньше был важным компонентом лесов в районе Аппалачских гор. У него были свои паразиты, болезни и хищники. Родственный ему вид каштана, произрастающий в Китае, также имел своих паразитов и т. д., в том числе паразитический гриб *Endothia parasitica,* поражающий кору ствола. В 1904 г. этот гриб был случайно завезен в США. Американский каштан оказался неустойчивым к этому новому паразиту, так что к 1952 г. все крупные деревья были уничтожены, и их мрачные серые стволы стали характерной чертой аппалачских лесов (фиг. 106). Каштан продолжает давать побеги от корней, и эти побеги, прежде чем их снова убьет гриб, часто плодоносят, но



Фиг. 105. Эволюция гомеостаза в системе хозяин — паразит (хозяин — комнатная муха *Musca domestica* (*I*), паразит — оса *Nasonia vitropennis* (*II*).

Популяции этих насекомых помещались в клетку, состоящую из 30 пластиковых камер, соединенных друг с другом трубочками, которые замедляли расселение паразита. *А.* Недавно объединенные популяции (впервые посажены вместе дикие особи); видны резкие подъемы и спады плотности, причем колебания плотности хозяина происходят с некоторым опережением. *Б.* Популяции взяты из колоний, в которых оба вида сосуществовали на протяжении двух лет; отмечается более стабильное равновесие; резкие спады отсутствуют. О возникновении у хозяина адаптивной устойчивости свидетельствует сильное снижение рождаемости у паразита (до 46 особей на самку, в недавно объединенных популяциях рождаемость составляла 133 особи на самку) и уменьшение плотности его популяции. Эксперимент демонстрирует регуляторную и стабилизирующую функции генетического механизма обратной связи в системе популяций. (Воспроизведено из работы Пиментела и Стоуна, 1968; график *Б* построен по данным двух экспериментов, представленных авторами на фиг. 2 и 3; плотность выражена числом особей на одну камеру в 30-камерной клетке.)

сейчас нельзя сказать, будет ли исходом этой борьбы полное вымирание или адаптация. Таким образом, популяция каштана, по крайней мере на время, утратила свою былую доминирующую роль в лесной экосистеме.

Приведенные случаи — отнюдь не исключение. Тот, кто интересуется этим вопросом, легко сможет обнаружить сотни подобных примеров, затратив совсем немного времени. Ему станет ясно, что: 1) при длительном контакте паразитов и хищников с их хозяевами и добычей влияние на последних (конечно, при рассмотрении длительных промежутков времени) весьма умеренно, нейтрально или даже благоприятно, 2) наиболее сильное повреждающее действие оказывают новые паразиты и хищники.

В самом деле, если составить список болезней, паразитов и насекомых-вредителей, причиняющих наибольший убыток сельскому хозяйству или наиболее патогенных для человека, то окажется, что многие из них недавно занесены в новые для них местности и нашли нового хозяина или добычу.

Принцип внезапного усиления патогенности, о котором мы упомянули в начале этого раздела, можно сформулировать теперь следующим образом. Эпидемии, эпизоотии и эпифитотии часто вызываются: 1) внезапным или быстрым вселением организма с потенциально высокой скоростью роста в экосистему, в которой механизмы регуляции численности для этого нового вида отсутствуют или малоэффективны; 2) рез-



Фиг. 106. Американские каштаны, пораженные паразитическим грибом (Аппалачские горы, Джорджия)
Паразитический гриб, завезенный из Старого Света, оказался роковым для нового хозяина

кими или очень сильными изменениями среды, приводящими к уменьшению энергии, необходимой для регуляции по принципу обратной связи, или каким-либо иным образом нарушающими способность системы к саморегуляции. К возникновению эпизоотий и эпифитотий во многих случаях причастен человек, ибо он так или иначе нарушает (иногда неумышленно) естественное равновесие в экосистемах в слишком больших масштабах и слишком быстро, чтобы исходное состояние могло полностью восстановиться.

Урок из всего этого таков: необходимо избегать создания новых отрицательных взаимодействий, а если они возникли, стараться по возможности сдерживать их.

Хотя с экологической точки зрения хищничество и паразитизм очень сходны, между их крайними формами — крупным хищником и мелким внутренним паразитом — имеются весьма существенные различия, касающиеся не только размеров. Паразитические и патогенные организмы обычно обладают более высоким биотическим потенциалом, чем хищники. Их строение, обмен, отношение к хозяину и жизненный цикл часто более специализированы, что связано со специфичностью условий их среды и с переселением от одного хозяина к другому.

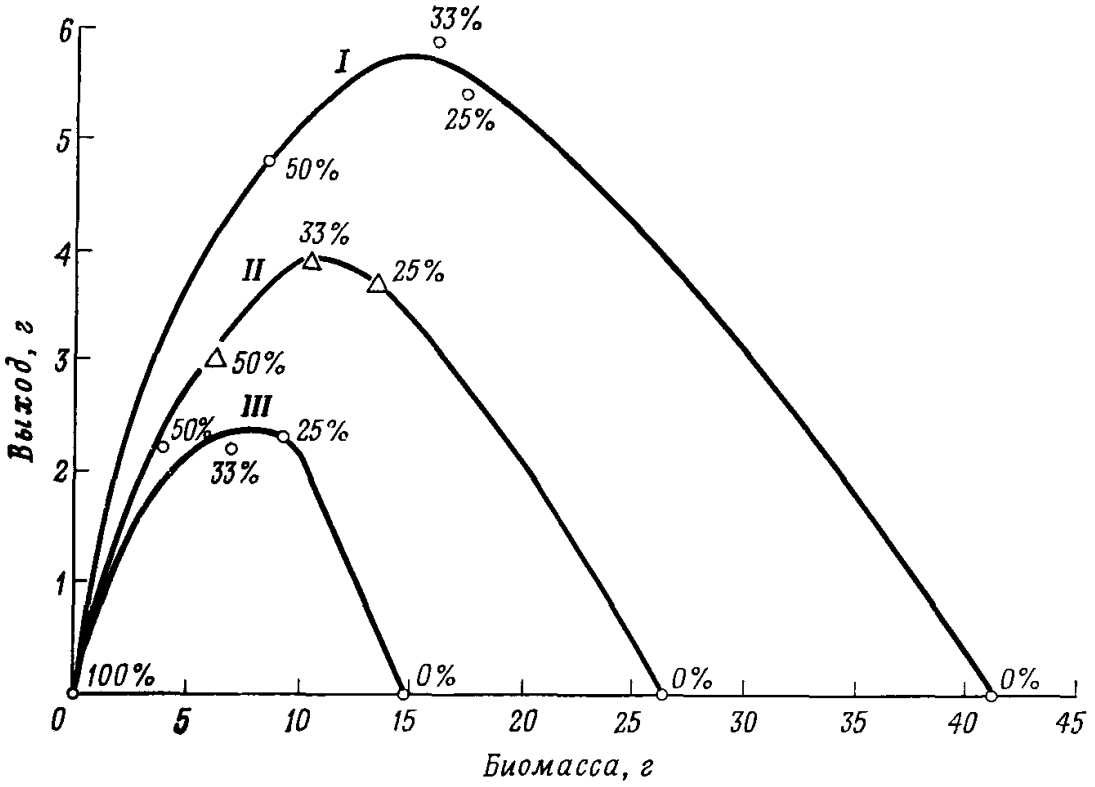
Особый интерес представляют организмы, занимающие промежуточное положение между хищниками и паразитами, например паразитические насекомые, которые нередко, подобно хищникам, пожирают всю свою добычу, но в то же время напоминают паразитов своей специфичностью в отношении хозяина и высоким биотическим потенциалом. Человек научился искусственно разводить некоторых паразитических насекомых и использовать их для регуляции резких вспышек численности насекомых. Печальный опыт применения инсектицидов убедил нас в том, что этот метод борьбы с насекомыми имеет серьезные недо-

статки; поэтому биологические методы борьбы, в частности использование паразитов, займут в будущем важное место. Попытки использовать с той же целью крупных неспециализированных хищников в общем оказались безуспешными. Попробуйте сами указать причины этой неудачи.

Человек, к сожалению, еще очень медленно учится быть «предусмотрительным хищником» (выражение Слободкина, 1962), т. е. не истреблять полностью своих жертв. В гл. 10 показано, что с помощью математических моделей можно определять долю изъятия из популяций дичи и рыб, при которой будет сохраняться оптимальный и устойчивый выход продукции. Проблема оптимальной продуктивности обсуждалась Бивертоном и Холтом (1957), Риккером (1958), Меншуткиным (1964), Слободкином (1968), Силлименом (1969), Вагнером (1969) и многими другими. Теоретически если кривая S-образного роста симметрична, как в логистической модели, то скорость роста, dN/dt, будет максимальной, когда плотность равна $K/2$ (половина величины плотности насыщения). Однако вершина «горбатой», или параболической, кривой скорости роста вследствие смещения всей кривой часто может и не находиться точно между 0 и K. Согласно Вагнеру (1969), плотность, при которой обеспечивается максимальный выход живой продукции, часто составляет несколько меньше половины плотности, характерной для равновесной необлавливаемой популяции.

К анализу проблемы можно подойти и экспериментально, создавая опытные популяции в микроэкосистемах. Одна из таких экспериментальных моделей представлена на фиг. 107. Аквариумную рыбку гуппи (*Lebistes reticulatus*) использовали для имитации популяции промысловой рыбы, облавливаемой человеком. Можно видеть, что максимальный устойчивый выход продукции получали в том случае, когда в каждый репродуктивный период изымалась одна треть популяции, что приводило к уменьшению равновесной плотности до величины, составлявшей несколько меньше половины плотности необлавливавшейся популяции. Эксперимент показал также, что эти отношения независимы от предельной емкости системы, которая поддерживалась на трех разных уровнях путем изменения количества пищи.

Модели, состоящие из одного вида, часто слишком упрощают реальные отношения, поскольку в них не учитывается роль конкурирующих видов; между тем плотность последних может увеличиваться из-за уменьшения плотности изымаемого вида, и, кроме того, они используют пищу или другие ресурсы, необходимые для существования изучаемого вида. «Верховному» хищнику, например человеку (или наиболее эффективному пастбищному животному, например корове), очень легко повлиять на конкурентное равновесие, что приведет к замещению эксплуатируемого вида на другой, непригодный для данного хищника или данного пастбищного животного. Случаи таких сдвигов (как будет отмечено ниже) все множатся по мере того, как активизируется рыболовная и охотничья и т. п. деятельность человека. Это дает основание высказать следующее утверждение, которое следует рассматривать и как призыв, и как предупреждение: *эксплуатируемые для нужд человека системы, представленные одним видом, равно как и системы монокультур (например, сельскохозяйственные монокультуры), неустойчивы по своей природе,* ибо в условиях стресса они сильно уязвимы для конкурентов, возбудителей болезней, паразитов, хищников и других факторов, оказывающих отрицательное влияние. Как отмечалось в гл. 3, оптимальная продуктивность может быть меньше максимальной, если принять во внимание затраты, необходимые для поддержания «порядка» в нестабильных системах.

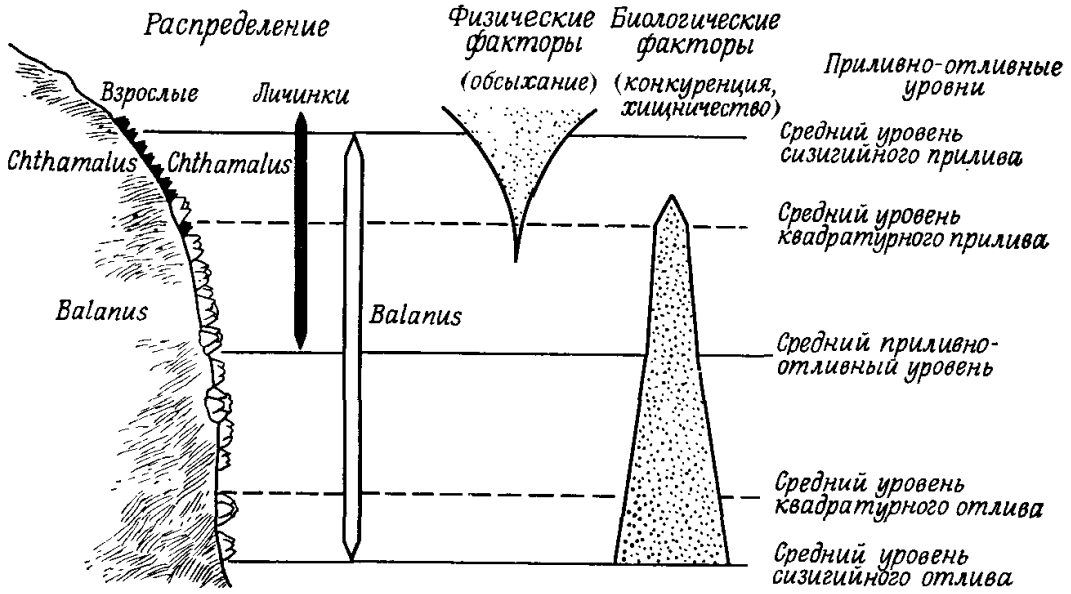


Фиг. 107. Биомасса и выход продукции в экспериментальной популяции гуппи (Силлимен, 1969).

Оценивали биомассу и выход при различиой велнчине изъятия в каждый репродуктивный период (в процентах и разном количестве пищи; уровень доступной пищи в опыте *II* принят за единицу; в опыте *I* он в 1,5 раза больше, а в опыте *III* — в 2 раза меньше). Наибольшнй выход продукции получен в том случае, когда в каждый репродуктивный период изымали одну треть популяции, а средияя биомасса сиижалась менее чем наполовиiу по сравиеиию с биомассой в иеэксплуатируемой популяции (кривые выхода продукции сдвинуты влево).

Стресс хищников или изъятия определенной доли продукции часто сказывается на размерах особей в эксплуатируемых популяциях. Так, облов рыбы, при котором обеспечивается максимальная устойчивая величина получаемой продукции, обычно приводит к уменьшению средних размеров рыб, а вырубка леса, при которой достигается максимальный объем получаемой древесины, вызывает уменьшение величины деревьев и ухудшение качества древесины. Как мы неоднократно повторяли, нельзя одновременно добиться и максимального количества, и наилучшего качества. Брукс и Додсон (1965) описали случай, когда в озерах крупные формы зоопланктона заменились на мелкие после вселения питающихся зоопланктоном рыб, которых ранее в этих озерах не было. В подобных случаях, когда экосистема имеет относительно небольшие размеры, один или несколько видов хищников способны регулировать как размеры, так и видовой состав всего трофического уровня.

Эти соображения опять приводят нас к вопросу о роли отрицательных взаимодействий в экосистеме в целом. Как говорилось ранее (разд. 10), значимость биотической регуляции есть функция интенсивности физических факторов, под влиянием которых развивается экосистема. На фиг. 108 представлена на основе экспериментальных исследований Д. Коннелла «модель морского желудя». В приливно-отливной зоне на скалистом морском берегу существует градиент от участков, на которых доминируют стрессовые физические воздействия на организм, до участков, где большее значение приобретает биологическая регуляция (описание этой среды см. в гл. 12, стр. 437). Коннелл (1961) обнаружил, что личинки двух видов морских желудей поселяются в обширной части приливной зоны, однако их взрослые формы выживают на более ограниченной территории. Оказалось, что распространение более



Фиг. 108. Факторы, регулирующие распределение двух видов морских желудей в приливной зоне (данные Коннелла, 1961, по Одуму, 1963).

У обоих видов взрослые особи обиаруживаются в более узкой области по сравиеиию с той, в которой распространяется их молодь. Распространение *Balanus* вверх ограничивается физическими факторами, а распространение *Chthamalus* вниз ограничивается биологическими факторами (конкуренция, хищничество).

крупного вида (*Balanus*) ограничено нижней частью приливной зоны, поскольку он не способен выносить длительного обсыхания, тогда как мелкий вид (*Chthamalus*) вытеснялся из нижних участков в результате конкуренции с более крупным видом и хищниками, которые более активны ниже уровня прилива. Как показано на фиг. 108, физическое стрессовое воздействие (обсыхание) служит главным регулирующим фактором в верхней части зоны, а ниже такими факторами были конкуренция и хищничество. Эту модель можно применить и к значительно более обширным территориям, в пределах которых наблюдается постепенный переход от физического к биологическому типу регулирования, например к зоне от Арктики до тропиков или от высокогорных местностей до уровня моря; необходимо только иметь в виду, что все «модели» чрезвычайно упрощают, хотя и в разной степени, реальные отношения.

Наше обсуждение отрицательных взаимодействий было бы неполным, если бы мы не упомянули о небольшой работе Хейрстона, Смита и Слободкина (1960), в которой выдвигается весьма плодотворная идея о принципиальном различии регуляции в популяциях, относящихся к первичному трофическому уровню (консументы или растительноядные), и в популяциях других трофических уровней. Эти авторы считают, что «численность популяций продуцентов, хищников и редуцентов лимитируется соответствующими ресурсами по классическому типу регулирования, зависящему от плотности», а «между разными представителями этих групп обязательно должна существовать конкуренция». Напротив, «растительноядные животные редко испытывают недостаток в пище, их численность чаще всего лимитируется хищниками, и поэтому они, по-видимому, не конкурируют из-за общих ресурсов». Эта теория основана на двух обычных наблюдениях: 1) в природных экосистемах растения выедаются слабо (что дает им возможность восстанавливать свою биомассу), 2) многие виды растительноядных животных сосуществуют без явных признаков конкурентного исключения (см. Росс, 1957, Броудхед, 1958). Это, возможно, слишком смелое обобщение, но оно послужило стимулом для более глубоких исследований и какое-то время будет, несомненно, служить плодотворной рабочей гипотезой.

Примеры

Рассмотрим исследования, показывающие, как взаимодействие между хищниками (или паразитами) и их жертвами (или хозяевами) влияет на плотность и видовой состав.

1. Ларкин (1963) путем математического моделирования с помощью ЭВМ показал, как уровни равновесия между сосуществующими видами изменяются в зависимости от разной степени их эксплуатации.

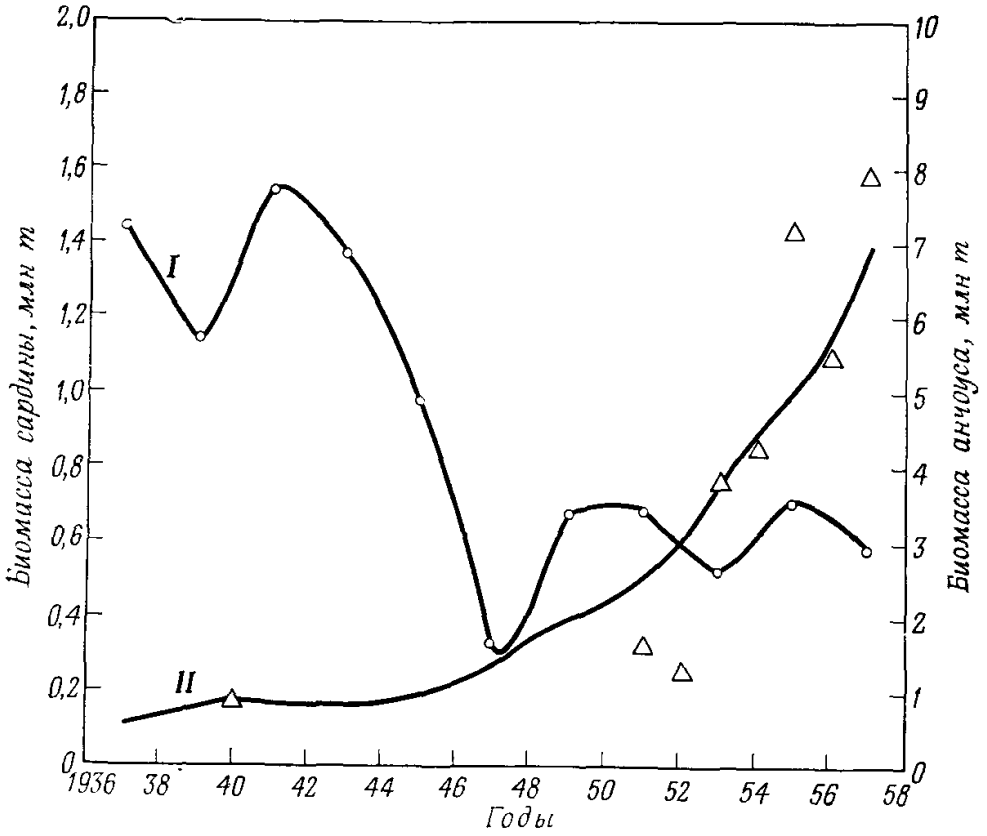
2. Слободкин (1964) показал, что при удалении особей из лабораторной культуры, состоящей из двух видов гидры (т. е. когда имитируется влияние хищника), в этой культуре могли сосуществовать оба вида; в отсутствие «хищничества» происходило конкурентное исключение одного вида другим.

3. Пейн (1966) обнаружил, что экспериментальное удаление хищников на морских скалах, заливаемых приливом (где пространство лимитировано), вызывало значительное обеднение видового состава растительноядных (организмов, поедающих водоросли). Как оказалось, межвидовые отношения в этом случае настолько обострились, что это вызвало конкурентное исключение одного вида другим. Пейн пришел к выводу, что при достаточно длительном отсутствии хищников число видов в конце концов должно снизиться до одного, как это отмечалось в опытах с *Tribolium*. (Случай, когда уменьшение давления со стороны пастбищных животных привело к уменьшению видового разнообразия растений, описан в гл. 6, разд. 4.)

4. Мерфи (1964, 1967) отметил уменьшение численности интенсивно облавливаемой популяции тихоокеанской сардины (иваси) *Sardinops caerulea* и последующее увеличение численности экологически очень близкого вида, анчоуса *Engraulis mordox;* в данном случае произошло замещение чрезмерно эксплуатируемого вида его конкурентом, не подвергавшимся эксплуатации. Как показано на фиг. 109, фактический ход увеличения биомассы анчоуса очень хорошо совпадает с закономерностью, вычисленной на основании модельных уравнений конкуренции. Этот пример хорошо иллюстрирует недостатки облова только одного вида. Даже если в дальнейшем прекратить вылов сардины, сдвиг соотношения численности обеих популяций может оказаться устойчивым (однако при эксплуатации анчоуса равновесие, конечно, опять сможет вернуться к исходному состоянию).

5. Смит (1966) описал, как последовательная эксплуатация разных видов в озере Мичиган в сочетании с интродукцией новых видов и эвтрофикацией привела к последовательным подъемам и спадам промыслового рыболовства. Первоначально в течение полустолетия неизмененным объектом рыболовства оставалась озерная форель, однако в результате чрезмерного облова, вселения паразитической миноги и эвтрофикации форель была фактически уничтожена. Вслед за этим, быстро сменяя друг друга, здесь появлялись два вида сигов, голавль, помолобус. Их численность в свою очередь сначала возрастала, а затем под влиянием усиленного отлова, конкуренции, хищников и паразитов резко снижалась. Недавно в озеро был вселен кижуч, который, к радости рыболовов-спортсменов, обильно здесь размножился, питаясь помолобусом. Можно, однако, предсказать, что эта неожиданная удача вскоре будет сведена на нет, если не будет налажен лучший контроль за количеством отлавливаемой рыбы и сбросом сточных вод.

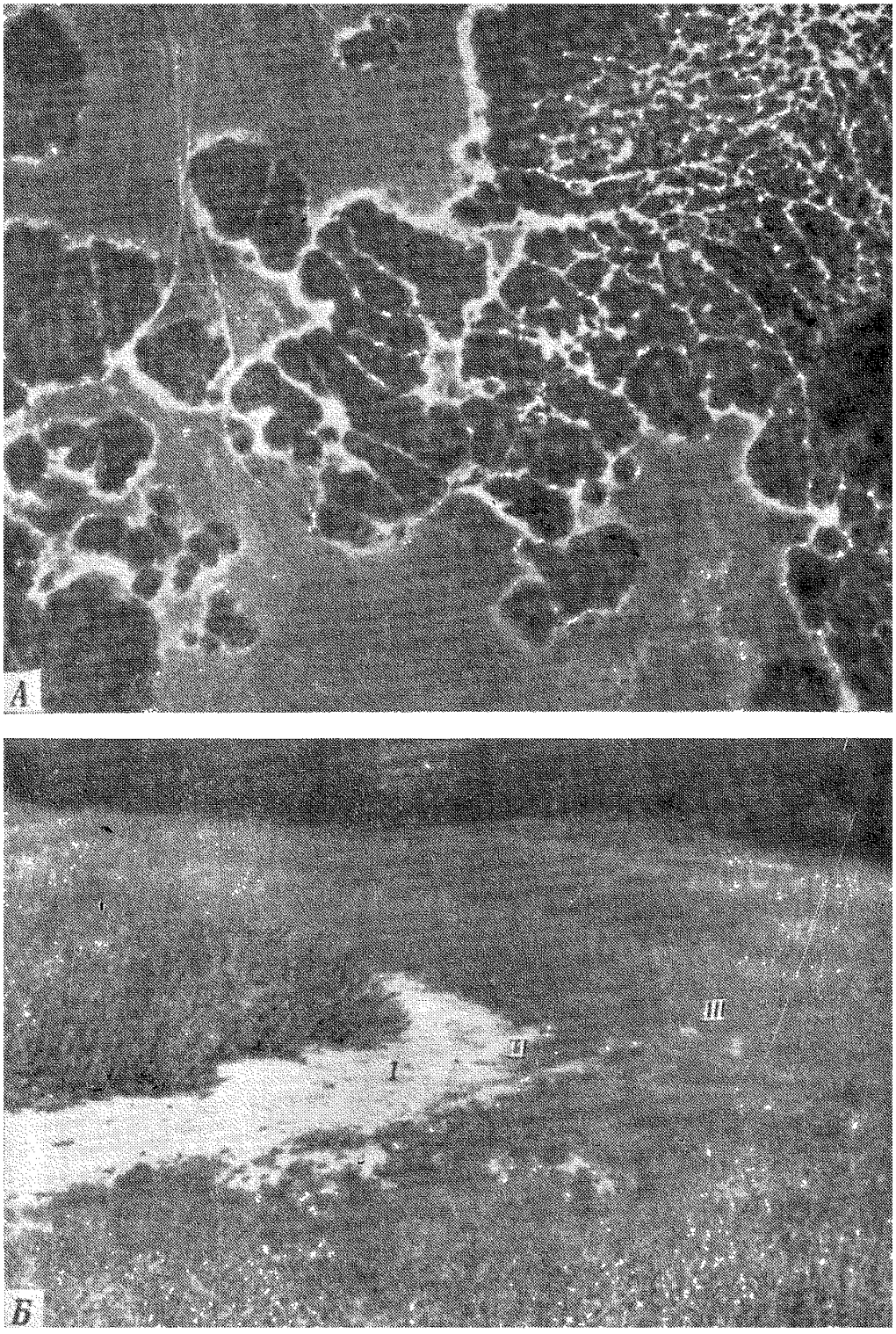
6. Мюллер и др. исследовали аллелопатические, или антибиотические, ингибиторы, выделяемые колючим кустарником, образующим чапарраль в Калифорнии (описание сообщества этого типа см. на стр. 509). Были изучены химическая природа и физиологическое дейст-



Фиг. 109. Уменьшение биомассы тихоокеанской сардины (иваси), подвергавшейся интенсивному облову, и последующее увеличение биомассы ее экологически близкого конкурента — анчоуса, не подвергавшегося эксплуатации (по Силлимену, 1969; данные Мерфи, 1964, и Мерфи и Айзаакса, 1964).

Кружки соответствуют фактическим оценкам величины популяции сардины. Треугольники соответствуют фактическим оценкам изменения популяции анчоуса; кривая для анчоуса построена с помощью вычислительной машины с использованием уравнений Вольтерры.

вие ингибиторов, кроме того, было показано, что они играют важную роль в регуляции видового состава сообщества и его динамики (Мюллер, 1966, 1969; Мюллер и др., 1964, 1968). На фиг. 110 показано, как летучие терпены, образуемые двумя видами ароматических кустарников, подавляют рост травянистых растений. Эти летучие токсины (особенно цинеол и камфора) образуются в листьях, а в сухой период накапливаются в почве в таком количестве, что с наступлением сезона дождей они подавляют прорастание семян и рост растений в обширной зоне вокруг каждой группы кустов. Другие виды образуют водорастворимые антибиотики (фенолы и алкалоиды), которые также дают им возможность занять доминирующее положение в сообществе. Однако периодические пожары, уничтожая источник токсинов и очищая от них почву, приводят к тому, что здесь появляются растения, семена которых не погибли во время пожара. В результате в дождливый сезон, следующий после пожара, наблюдается активный рост однолетних растений, который продолжается затем каждую весну до тех пор, пока в этом месте снова не появятся кустарники и их токсическое действие не достигнет достаточной эффективности. Таким образом, за счет попеременного действия пожаров и антибиотиков происходят циклические изменения видового состава, что является адаптивной особенностью экосистемы этого типа. Уиттэкер (1970) в своем обзоре растительных ингибиторов приходит к следующему заключению: «Высшие растения синтезируют значительное число веществ, являющихся репеллентами или ингибиторами для других организмов. Аллелопатия оказывает существенное влияние на скорость растительных сукцессий, а также на видовой состав растительных сообществ. Химические взаимодействия двояко



Фиг. 110.

А Вид с воздуха на заросли ароматических кустарников *Salvia lencophylla* и *Artemisia californica*, выделяющих биохимически активные ингибиторы, на лугу из однолетних злаков (долина Санта Инес, Калифорния) *Б* Куст *Salvia* крупным планом (слева от *I*), выделяющий летучие токсины и подавляющий вокруг себя рост других растений Между *I* и *II* — зона шириной в 2 м, свободная от растительности, за исключением мелких чахлых проростков (поэтому корневая система *Salvia* распространяющаяся под частью этой зоны, не испытывает конкуренции), в зоне между *II* и *III* находятся более низкорослые растения, и видов здесь меньше, чем на участках справа от *III*, на которые не распространяется ингибирующее влияние

сказываются на разнообразии видов в природных сообществах: в некоторых сообществах, где доминирующее положение занимает какой-то один вид, характеризующийся интенсивным аллелопатическим влиянием, разнообразие видов невелико, в то же время в других сообществах благодаря различным химическим приспособлениям разнообразие видов оказывается значительным (вследствие того что эти приспособления лежат в основе дифференциации ниш)». Антибиоз, разумеется, не является достоянием только высших растений, известны многочисленные его примеры у микроорганизмов. Так, гриб *Penicillium* образует пенициллин — ингибитор бактерий, широко используемый в медицине. Из табл. 30 видно, что антибиоз можно рассматривать как форму конкуренции или же, когда он проявляется в более умеренной форме, как аменсализм.

Роль антибиотиков в экологических сукцессиях рассмотрена в гл. 9.

19. ПОЛОЖИТЕЛЬНЫЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ: КОММЕНСАЛИЗМ, КООПЕРАЦИЯ, МУТУАЛИЗМ

Определения

Ассоциация двух видовых популяций, сказывающаяся положительно на обеих, чрезвычайно широко распространена в природе и, вероятно, имеет не менее важное значение для определения природы популяций и сообществ, чем конкуренция, паразитизм и т. д. Положительные взаимодействия удобно рассмотреть в той последовательности, в какой они формировались в ходе эволюции: комменсализм (преимущества имеет одна популяция), протокооперация (пользу получают обе популяции) и мутуализм (пользу получают обе популяции, причем они полностью зависят друг от друга).

Объяснения

Широкое распространение выдвинутого Дарвином представления о «выживании наиболее приспособленных» как важном механизме естественного отбора послужило причиной того, что внимание исследователей преимущественно сосредоточивалось на различных проявлениях конкуренции в природе. В результате значение кооперации между видами оказалось недооцененным. Во всяком случае, положительные взаимодействия изучены количественно далеко не столь подробно, как отрицательные взаимодействия. По-видимому, есть все основания допустить, что отрицательные и положительные отношения между популяциями в экосистемах, которые достигают некоторого стабильного состояния, в конце концов уравновешивают друг друга.

Наиболее простой тип положительных взаимодействий, который, видимо, представляет собой и первый шаг на пути их развития, — комменсализм. Он характерен, в частности, для взаимоотношений между прикрепленными растениями и животными, с одной стороны, и подвижными организмами — с другой. Особенно часто можно наблюдать комменсализм в океане. Практически в каждой норке роющего червя, в каждой раковине, в теле каждой губки находятся «незваные гости» — организмы, которые получают здесь укрытие, но в свою очередь не причиняют ему ни добра, ни зла. Возможно, вам приходилось открывать устриц или удалять у них одну половинку раковины, и вы видели в их мантийной полости маленького изящного краба. Это обычный краб-комменсал; впрочем, иногда он нарушает свой статус «гостя»

и закусывает хозяином (Кристенсен и Мак-Дермотт, 1958). Дейлс (1957) в своем обзоре, посвященном комменсализму у морских животных, перечисляет 13 видов, живущих как «гости» в норках крупных морских червей *Erechis* и роющих креветок *Callianassa* и *Upogebia.* К их числу относятся рыбы-комменсалы, моллюски, многощетинковые черви, полихеты и крабы; они питаются остатками пищи, отвергнутой хозяином пищей или продуктами его экскреции. Многие комменсалы используют в качестве хозяина один определенный вид, другие же — разные виды.

Лишь один шаг отделяет комменсализм от такой ситуации, при которой оба организма получают преимущества от объединения или какого-либо иного взаимодействия друг с другом; в этом случае мы имеем дело с протокооперацией. Много работал в этой области и писал по этому вопросу покойный У. Олли (1938, 1951). Он полагал, что зачатки кооперации между видами встречаются в природе повсюду. Много случаев кооперации он установил сам и экспериментально доказал ее пользу для обоих видов. В море, например, такая взаимная польза возникает при объединении крабов и кишечнополостных. Кишечнополостные прикрепляются к спине крабов (иногда крабы «сажают» их сами), маскируя и защищая их (у кишечнополостных имеются стрекательные клетки), в свою очередь получая от крабов кусочки пищи, остающиеся от их трапезы, и используя их как транспортное средство.

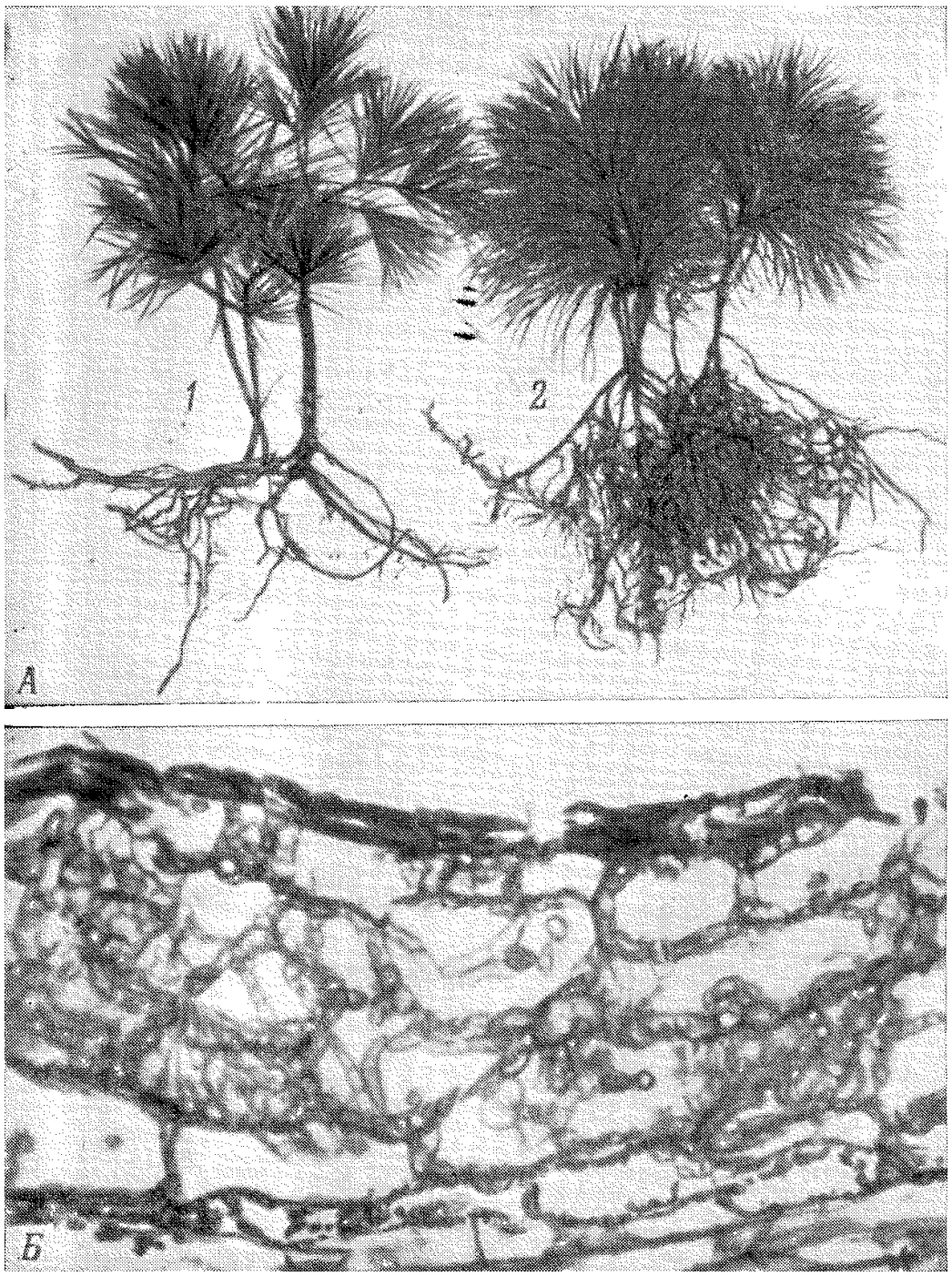
В этом примере ни крабы, ни кишечнополостные не находятся в полной зависимости друг от друга. Следующий этап — развитие зависимости обеих популяций друг от друга. Такие случаи были названы *мутуализмом* или *облигатным симбиозом.* Объединение часто происходит между весьма разными организмами с сильно различающимися потребностями, и это, по-видимому, совершенно естественно. (Как мы видели, между организмами со сходными потребностями чаще всего возникают отрицательные взаимодействия.) Наиболее важные мутуалистические системы возникают между автотрофами и гетеротрофами. Это и не удивительно, поскольку эти два компонента экосистемы должны в конце концов достигнуть некоторого равновесного симбиоза. Однако общая взаимозависимость, часто наблюдаемая в сообществах, не относится к категории явлений, которые мы обозначили как мутуализм; последний имеет место лишь тогда, когда какой-либо определенный гетеротроф становится полностью зависимым от некоторого определенного автотрофа в отношении пищи, а существование последнего зависит от защиты, обмена веществ и других жизненно важных функций гетеротрофа. Примером может служить сотрудничество между бактериями, фиксирующими азот, и бобовыми растениями (подробнее об этом см. в гл. 4). Часто встречается также мутуализм между микроорганизмами, способными усваивать клетчатку и другие устойчивые части растений, и животными, лишенными необходимых для этого ферментных систем. Облигатный симбиоз между копытными и бактериями, обитающими в их рубце, рассматривается в гл. 19. Как отмечалось ранее, мутуалистические отношения, по-видимому, замещают паразитизм в ходе созревания экосистемы; они, вероятно, особенно важны в тех случаях, когда лимитированы некоторые ресурсы среды (например, на почве с низким плодородием); в такой ситуации взаимная кооперация может обеспечить весьма существенное селективное преимущество.

Примеры

Облигатный симбиоз между микроорганизмами, переваривающими клетчатку, и животными можно иллюстрировать двумя примерами. Общее значение такого мутуализма в детритной пищевой цепи обсужда-

лось в гл. 3. Хорошо изучено сотрудничество между термитами и обитающими у них в кишечнике жгутиковыми; впервые этот случай мутуализма был исследован Кливлендом (1924, 1926). Без этих специализированных жгутиковых (многочисленные виды — представители Hypermastigina) многие термиты неспособны сами переваривать заглатываемую ими древесину, что было доказано экспериментально. Жизненный цикл симбионтов точно скоординирован с жизнедеятельностью хозяина; в частности, при выделении термитами гормонов линьки жгутиковые образуют цисты. Это очень важно для передачи, а также для повторного заражения термитов, теряющих при линьке выстилку кишечника и затем снова заглатывающих ее. В данном случае симбионты живут в теле хозяина, однако еще более тесная взаимосвязь может развиваться между хозяевами и микроорганизмами, живущими вне хозяина; подобные ассоциации фактически представляют собой следующую ступень эволюции мутуализма (здесь меньше вероятность того, что такие взаимоотношения могут превратиться в паразитизм!). Интересны в этом отношении тропические муравьи-листорезы, которые, как хорошо установлено, разводят в своих гнездах целые грибные сады. Муравьи удобряют, растят и собирают свой грибной урожай, как это делал бы рачительный фермер. Мартин (1970) показал, что в системе муравьи — грибы быстрее происходит естественное разложение листьев. Как описано на стр. 474, для разложения растительной подстилки в норме требуется определенная последовательная смена микроорганизмов, причем на последних стадиях разложения появляются грибы базидиомицеты. Однако, когда листья «удобряются» выделениями муравьев в грибных садах, грибы оказываются способными быстро размножаться в чистой культуре на свежих листьях, обеспечивая муравьев пищей (обратите внимание на то, что для поддержания этой монокультуры, так же как при интенсивном культивировании зерновых человеком, требуются большие затраты энергии, в данном случае «муравьиной энергии»). Мартин следующим образом резюмирует описанные факты: «Культивируя как источник пищи организм, разрушающий клетчатку, муравьи получают доступ к огромным запасам клетчатки во влажных лесах, используя ее опосредованно в качестве пищи. То, что у термитов осуществляется на основе эндосимбиотической ассоциации с микроорганизмами, разрушающими клетчатку, у муравьев достигается посредством более сложной эктосимбиотической ассоциации с разрушающим клетчатку грибом. Если говорить о биохимическом аспекте этой связи, то гриб можно рассматривать как поставщика ферментного аппарата, служащего для разрушения клетчатки. В экскрементах муравьев содержатся протеолитические ферменты, отсутствующие у гриба, и муравьи, таким образом, являются поставщиками ферментного аппарата, служащего для разрушения белка. Этот симбиоз можно, следовательно, рассматривать как метаболический альянс, при котором объединены углеродный и азотный обмен двух организмов». Копрофагию, или заглатывание экскрементов, которое, по-видимому, является характерной чертой детритоядных организмов, можно, вероятно, рассматривать как значительно менее сложный, но гораздо более распространенный случай мутуализма, при котором происходит сопряжение углеродного и азотного обмена микроорганизмов и животных («наружный рубец», о котором говорилось ранее).

Благодаря симбиозу между микроорганизмами и растениями ускоряется также круговорот минеральных веществ. Наиболее яркий пример этого — *микориза,* которая представляет собой мицелий гриба, находящийся в отношениях мутуализма с живыми корнями растений (не путать с паразитическими грибами, которые убивают корни!). Как



Фиг. 111. Типы микоризы.

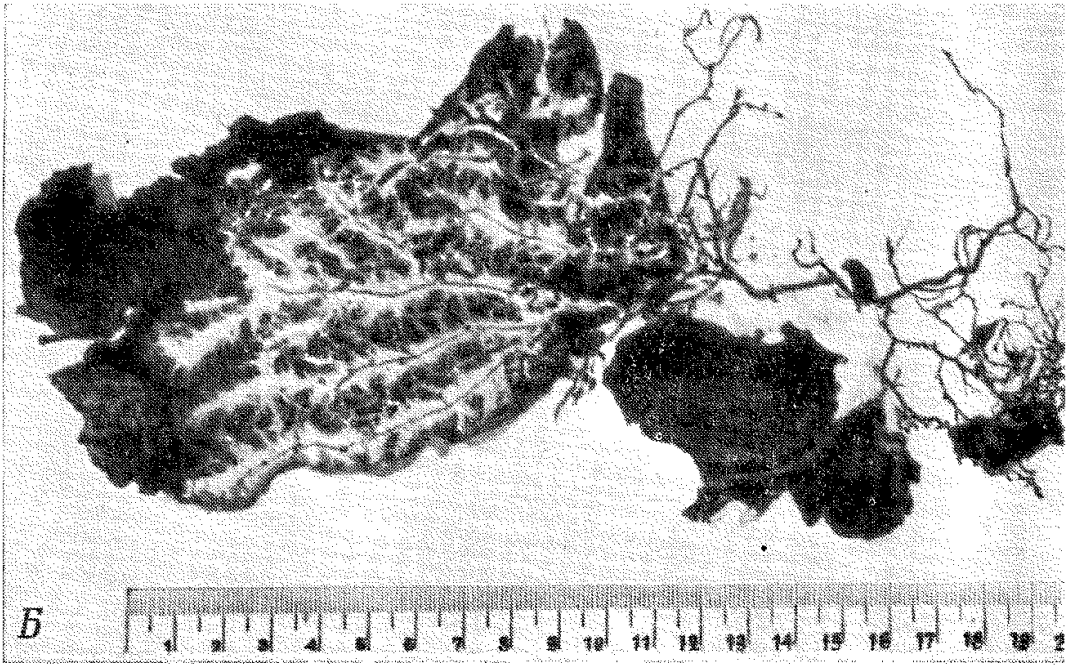
А. Трехлетние сеянцы сосны *Pinus strobus*, лишенные микоризы (*1*) и с сильно развитой эктотрофной микоризой (*2*) *Б.* Эндотрофная микориза; мицелий проникает в клетки корня.

и в случае азотфиксирующих бактерий и бобовых растений, грибы при взаимодействии с тканью корня образуют своего рода «органы», которые увеличивают способность растения извлекать из почвы минеральные вещества. В свою очередь грибы зависят от определенных продуктов фотосинтетической деятельности растения. Как показано на фиг. 111 и 112, микориза может иметь несколько форм.

1. Эктотрофная микориза, чаще всего образуемая базидиомицетами; при этом возникают корневидные структуры, вырастающие из коры корня (фиг. 111, *А*). Несмотря на его заметность, этот тип микоризы, по-видимому, нельзя считать ни преобладающим, ни самым эффективным на почвах с недостатком минеральных веществ.

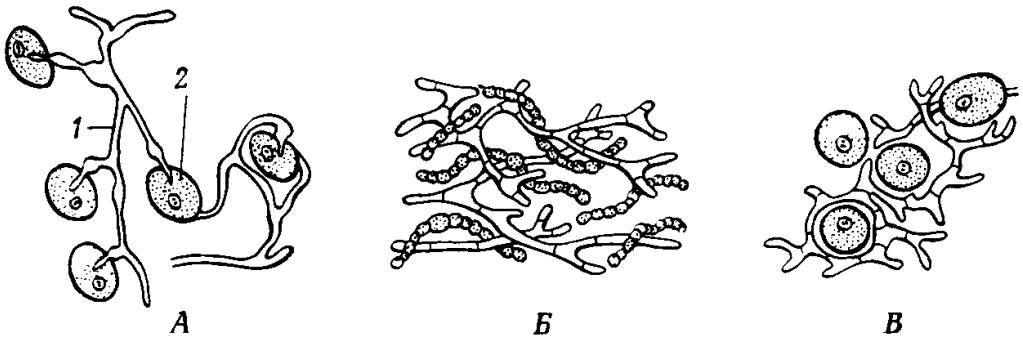
2. Эндотрофная микориза, чаще всего образуемая фикомицетами, которые проникают в клетки корня (фиг. 111, *Б*). Этот тип микоризы





Фиг. 112. Типы микоризы.

А Перитрофная (экстраматричная) микориза, образующая грозди вокруг корней сеянца ели *(Picea pungens)* *Б* Перитрофная микориза, образующая обертку, или плотную «мантию» вокруг корней, погруженных в органическую подстилку тропического леса



Фиг. 113. Направление эволюции от паразитизма к мутуализму у лишайников (Одум, 1963).

У некоторых примитивных лишайнпков грибы проникают в клетки водоросли (*А*). У эволюционно более развитых видов водоросль и гриб живут в гармоничных отношениях, принося друг другу взаимную пользу (*Б* и *В*). *1* — гифы гриба, *2* — клетки водоросли.

широко распространен на корнях деревьев, но культивировать и исследовать его весьма сложно.

3. Перитрофная (или экстраматричная) микориза, образующая вокруг корней обертку или скопления (фиг. 112, *А* и *Б*), но мицелий при этом не проникает через эпидермис корня. Предполагают, что микориза этого типа играет важную роль в создании «ризосферной среды», которая способствует превращению нерастворимых или недоступных минеральных веществ в форму, которая может использоваться корнями (Уайлд, 1968).

Многие деревья не могут расти без микоризы. Лесные деревья, перенесенные на почву прерий или вселенные в иные районы, часто не способны расти до тех пор, пока им не привьют грибных симбионтов. Сосны со здоровой микоризой прекрасно растут на почвах, столь бедных с точки зрения обычных сельскохозяйственных стандартов, что кукуруза и пшеница не смогли бы на них существовать. Грибы могут перерабатывать «недоступный» фосфор и другие минеральные вещества путем образования хелатов (объяснение этого процесса см. на стр. 43 и 44) или иными, пока еще неясными путями. При добавлении в почву меченых минеральных веществ (например, радиоактивного фосфора) микориза быстро поглощает до 90% их количества; затем происходит медленное перемещение минеральных веществ в растение. Роль микоризы в возвращении минеральных веществ в круговорот, ее значение в тропиках и необходимость для культур, зависящих от таких механизмов возврата, рассматриваются в гл. 4, разд. 7 и 8 (см. об этом также в гл. 14). Дополнительные сведения о мутуализме между микроорганизмами и растениями, на корнях которых они поселяются, см. у Харли (1952), Ровиры (1965) и Вильде (1968). Общеизвестно, что лишайники — это симбиотическая система определенных грибов и водорослей; функциональная и морфологическая связь этих организмов настолько тесна, что их можно рассматривать как своего рода особый организм, не похожий ни на одну из своих составных частей. Хотя лишайники образованы двумя неродственными видами, их самих обычно относят к самостоятельной группе. Компоненты лишайников нередко можно изолированно культивировать в лаборатории, однако сами лишайники трудно вырастить в культуре, хотя они и способны существовать в природе в очень суровых условиях (лишайники часто преобладают в скалистых местообитаниях или в Арктике). Лишайники также интересны в связи с тем, что в этой группе можно наблюдать постепенную эволюцию от паразитизма к мутуализму. У некоторых более примитивных лишайников гриб фактически проникает в клетки водоросли, как показано на фиг. 113, *А*, и по существу является паразитом. У эволю-

ционно более развитых видов мицелий гриба (его гифы) не вторгается в клетки водоросли и оба организма живут в полной гармонии (фиг. 113, *Б* и *В*). «Модель лишайника», представленная на фиг. 113, символична для человека. До сих пор человек существовал в своей среде как паразит, потребляя то, что ему нужно, и не заботясь о благосостоянии своего хозяина. Ясно, что человек должен установить мутуалистический союз с природой, поскольку он является гетеротрофом, зависящим от имеющихся ресурсов. Если человек не научится мутуалистическим отношениям с природой, то он, подобно «неразумному» и «неприспособленному» паразиту, может довести эксплуатацию своего «хозяина» до такой степени, что погубит и себя.

Общие сведения о симбиотических ассоциациях см. в трудах симпозиумов под редакцией Натмена и Мэсси (1963), а также Генри (1966). Взаимоотношения между человеком и домашними растениями и животными, которые можно рассматривать как особые формы мутуализма, обсуждаются в следующей главе. В гл. 12 рассматривается другой важный случай мутуалистических отношений — ассоциация между кораллами и водорослями, которые повышают скорость возврата питательных веществ в круговорот и продуктивность всей экосистемы.

Глава 8 Вид и индивидуум в экосистеме

1. ПОНЯТИЯ МЕСТООБИТАНИЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ НИШИ

Определения

Местообитание данного организма — это место, где он живет, или место, где его обычно можно найти. *Экологическая ниша* — понятие более емкое, включающее в себя не только физическое пространство, занимаемое организмом, но и функциональную роль организма в сообществе (например, его трофический статус) и его положение относительно градиентов внешних факторов — температуры, влажности, pH, почвы и других условий существования. Эти три аспекта экологической ниши удобно обозначить как *пространственную нишу, трофическую нишу* и *многомерную,* или *гиперпространственную, нишу.* Следовательно, 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 биотическую среду и изменяет ее) и как он ограничен другими видами. Можно привести такую аналогию: местообитание — это «адрес» организма, а экологическая ниша — это, говоря биологически, его «профессия». Полное описание экологической ниши вида вылилось бы в бесконечный ряд биологических характеристик и физических параметров. Поэтому наиболее полезной и количественно наиболее применимой была бы концепция ниши, основанная на различиях между видами (или — в пределах одного вида — в двух или большем числе разных мест) по одной или нескольким важным (т. е. операционально значимым) характеристикам.

Объяснения

Термин *местообитание* широко используется не только в экологии, но и в повседневной жизни. В общем понятно, что он означает просто место, где живет некоторый организм. Таким образом, местообитание водяного клопа-гладыша (*Notonecta*) — это мелководные, заросшие растительностью участки (литоральная зона) прудов и озер; здесь обычно и собирают этих клопов. Местообитание растения *Trillium* — влажный затененный участок в спелом листопадном лесу; обычно здесь и находят растения *Trillium.* Разные виды родов *Notonecta* или *Trillium* могут встречаться в одних и тех же в общем местообитаниях, но проявлять небольшие различия в размещении. В этих случаях можно говорить о различных *микростациях* (*microhabitat*). Между другими видами этих родов обнаруживаются значительные различия в местообитаниях; при этом говорят о различных *макростациях* (*macrohabitat*).

Местообитанием называют пространство, занимаемое целым сообществом. Например, местообитание «полынного сообщества песчаной степи» — это гряды холмов с песчаной почвой, тянущиеся вдоль се-

верных берегов рек на юге Великих равнин в США. В этом случае местообитание слагается преимущественно из физических, или абиотических, комплексов, тогда как в местообитание применительно к упомянутым выше видам *Notonecta* или *Trillium* входят как неживые, так в равной мере и живые объекты. Местообитание одного или группы (популяции) организмов включает, таким образом, помимо абиотической среды, также и другие организмы. Описание же местообитания сообщества включает только эту среду. Во избежание недоразумений важно различать эти два применения термина *местообитание.*

Экологическая ниша — понятие более новое, и оно не имеет столь широкого применения вне экологии. Мы уже имели случай ввести это понятие в предыдущей главе в связи с обсуждением конкуренции (гл. 7, разд. 17). Расплывчатые, хотя и полезные термины, такие, как *ниша,* трудно определить и выразить количественно. В таких случаях лучше всего рассматривать историю возникновения понятия. Гриннелл (1917 и 1928) пользовался словом *ниша* «для обозначения основной единицы распределения, в пределах которой удерживают данный вид его структурные и инстинктивные ограничения... на одной и той же общей территории не может быть двух видов, которые долго занимали бы совершенно идентичную экологическую нишу». Таким образом, Гриннелл трактовал нишу преимущественно как микростацию или то, что мы назвали бы теперь *пространственной нишей.* Элтон (1927 и последующие публикации) был одним из первых, кто придал термину «ниша» смысл «функционального статуса организма в сообществе». Поскольку Элтон имеет очень большое влияние на экологическое мышление, представление о том, что ниша не есть синоним местообитания, получило широкое распространение, а поскольку он уделял основное внимание энергетическим отношениям, его вариант этого понятия можно обозначить как *трофическую нишу.* В 1957 г. Хатчинсон (1957а) показал, что нишу можно рассматривать как многомерное пространство, или гиперпространство, в пределах которого условия среды допускают неограниченно длительное существование особи или вида. Нишу по Хатчинсону, которую мы будем называть *многомерной,* или *гиперпространственной, нишей,* можно описать с помощью количественных характеристик и оперировать с ней математически. Например, двумерные климаграммы (фиг. 52), изображающие «климатическую нишу» одного вида птиц и одного вида плодовой мухи, можно расширить путем введения ряда новых координат, учитывающих другие параметры окружающей среды. Хатчинсон различал также *фундаментальную нишу* — наиболее «абстрактно заселенное гиперпространство», когда вид не ограничен конкуренцией с другими, — и *реализованную нишу* — меньшее гиперпространство, занимаемое видом при биотических ограничениях. Дальнейшее обсуждение концепции гиперпространственной ниши см. Хатчинсон (1965).

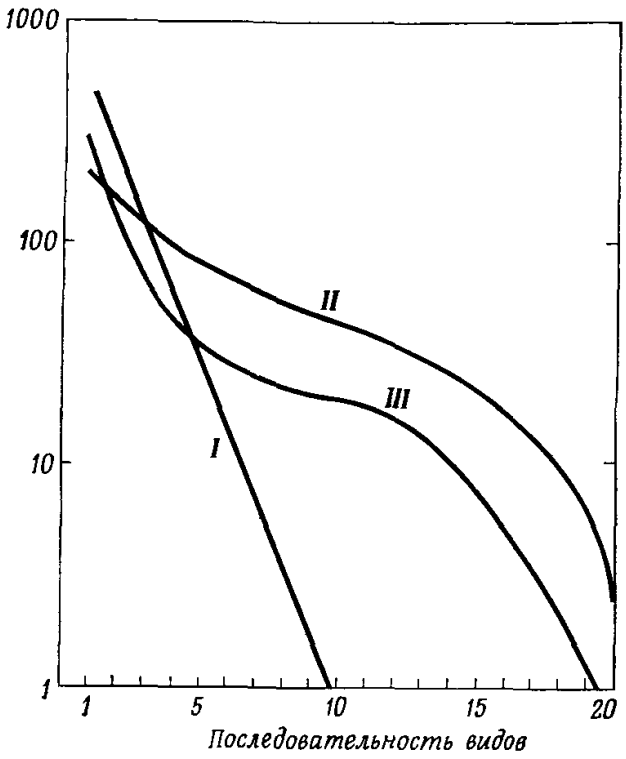
Вернемся теперь к простой аналогии с «адресом» и «профессией», упоминавшейся выше. Если в нашем человеческом обществе мы хотим с кем-то познакомиться, то для начала нам необходимо узнать адрес этого человека, т. е. место, где его можно найти. Однако, чтобы действительно узнать человека, нам недостаточно сведений о том, где он живет или работает. Было бы желательно знать род его занятий, интересы, знакомых и вообще роль, которую он играет в жизни общества. Так же обстоит дело с изучением организмов: знание местообитания — это только начало. Чтобы определить положение организма в природном сообществе, мы должны располагать некоторыми сведениями о его активности, в частности о питании и источниках энергии; о скоростях метаболизма и роста; о его влиянии на другие организмы, с которыми

он вступает в контакт, и о тех пределах, в которых он влияет или способен влиять на важные процессы в экосистеме.

Мак-Артур (1968) отметил, что экологический термин «ниша» и генетический термин «фенотип» — понятия аналогичные; оба они связаны с неопределенным числом характерных признаков, имеют некоторые или даже все общие переменные и оба весьма полезны при установлении различий между особями и видами. Так, ниши сходных видов, объединенных одним и тем же местообитанием, можно точно сравнить, если проводить сравнение лишь по нескольким операционально значимым переменным. Далее Мак-Артур сравнивает ниши четырех видов американских лесных певунов (Parulidae). Все они размножаются в одной макростации — в еловом лесу, но разыскивают корм и строят гнезда на разных частях елей. Для этой ситуации Мак-Артур строит математическую модель, представляющую собой уравнения конкуренции в матричной форме (один из методов построения моделей, описанный в гл. 10). Эта модель позволяет сделать все возможные предсказания относительно того, что произойдет с нишами, если изменится относительное обилие любого из видов или если один или больше видов не будут представлены в данном лесу. Другой подход к количественному сравнению ниш был предложен Мейджайром (1967), рассчитавшим ряд «индексов подвижности». Это было сделано путем суммирования диапазонов устойчивости к химическим факторам для каждого из видов простейших, сосуществующих в одном пруду.

При сравнении ниш часто можно пользоваться в качестве индексов результатами измерений морфологических признаков крупных растений и животных. Например, ван Вален (1965) нашел, что длина и ширина клюва у птиц (клюв, конечно, отражает характер поедаемой пищи) представляют собой показатель «широты ниши» (фиг. 103). Оказалось, что у островных популяций шести видов птиц коэффициент вариации ширины клюва больше, чем у материковых популяций, что соответствует большей широте нишы (большему разнообразию занимаемых местообитаний и поедаемой пищи) на островах (гл. 7, разд. 18). Конкуренция в пределах вида значительно снижается, если разные возрастные стадии занимают разные ниши. Головастики, например, растительноядные, а взрослые лягушки, обитающие в том же самом пруду, — хищники. Иногда встречается разделение ниш между полами. У дятлов рода *Dendrocopus* самцы и самки различаются размерами клюва и пищедобывательным поведением (Лайгон, 1968). У пернатых хищников, так же как и у многих насекомых, самцы и самки заметно различаются по величине и по размерам пищевой ниши.

Видовое обилие в пределах определенных трофических уровней, таксономических групп (птицы, насекомые и т. д.) и целых сообществ (гл. 6, разд. 4) дает ключ к разгадке природы взаимосвязей ниш в группах видов, тесно связанных экологически в данной макростации. В гл. 6 (разд. 4) было кратко отмечено, что существуют некоторые простые математические выражения, имитирующие распределение видов по обилию. Способ, которым отдельные виды «делят» доступное пространство ниш, или «гиперпространство», значительно влияет на тип распределения по обилию; поэтому из свойственного группе видов распределения по обилию иногда можно вывести некоторые заключения о нишах отдельных видов. Если наиболее обильный вид вдвое многочисленнее следующего за ним по обилию, а этот в свою очередь вдвое многочисленнее третьего и т. д., то, отложив по оси ординат логарифмы численностей видов, а по оси абсцисс — их последовательность (от наиболее обильного к наименее обильному), мы получим прямую линию (кривая *I* на фиг. 114). Отсюда можно предположить, что первый вид зани-



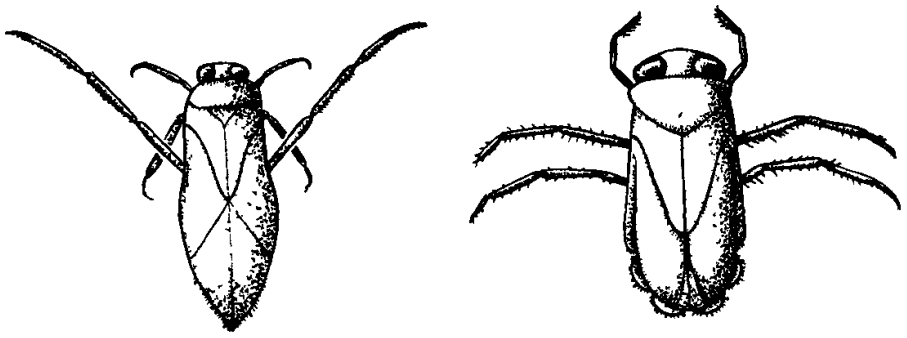
Фиг. 114. Кривые доминирования и разнообразия для гипотетической выборки из сообщества, содержащей 1000 особей 20 видов (из Уиттэкера, 1965).

По оси ординат отложено число особей данного вида, а по оси абсцисс — порядковый номер вида в последовательности от наиболее обильного к наименее обильному. *I* — геометрический ряд; *II* — гипотеза неперекрывающихся случайных ниш; *III* — промежуточная система, соответствующая S-образной кривой.

мает половину доступного пространства ниш, второй — половину оставшегося пространства (25% всего) и т. д. Если же ниши подразделены на случайные, соприкасающиеся и неперекрывающиеся участки, то получится совершенно другая кривая (кривая *II* на фиг. 114). Эти две возможности представляют крайние случаи; обычно же распределение имеет вид S-образной кривой (кривая *III* на фиг. 114), что свидетельствует о более сложной по характеру дифференциации и перекрывания структуре ниш (Уиттэкер, 1965). Мак-Артур (1957, 1960) показал, что, исследуя распределения видов по обилию, можно выявить три типа взаимного расположения ниш, а именно: 1) только что описанное случайное расположение (соприкасающиеся, неперекрывающиеся ниши); 2) дискретное расположение (неперекрывающиеся ниши, которые не соприкасаются) и 3) перекрывание. У групп с интенсивной межвидовой конкуренцией и ясно выраженным территориальным поведением, например у лесных птиц, характер распределения соответствует гипотезе неперекрывающихся ниш, но многие популяции, особенно принадлежащие к одному трофическому уровню, имеют структуру, свидетельствующую о перекрывании ниш, и характер конкуренции у них иной, нежели четкое конкурентное исключение. Уиттэкер (1965) обнаружил, что кривые, выражающие геометрическую прогрессию (кривая *I* на фиг. 114), присущи некоторым растительным сообществам в суровых условиях окружающей среды, но что в более зрелых сообществах у популяций растений наблюдается перекрывание в использовании пространства и ресурсов (гл. 6, разд. 3). Наземные растения, так же как и многие животные, чаще сосуществуют в условиях косвенной, а не прямой конкуренции. Некоторые адаптации, способствующие дифференциации ниш без конкурентного исключения из данного местообитания, рассматриваются в последующих разделах (см. также модель *Tribolium—Trifolium*, табл. 31 и фиг. 101).

Примеры

Примеры пространственной, трофической и многомерной (гиперпространственной) *ниши приведены в табл. 32 и на фиг.* 115—117. Распределение по микростациям у 7 видов многоножек иллюстрирует табл. 32. Все эти виды живут в одном общем местообитании — в подстилке кленово-дубового леса в Иллинойсе, и все они принадлежат к одному и тому же основному трофическому уровню потребителей детрита. Однако каждый из этих видов доминирует в одной определен-



А *Б*

Фиг. 115. Два водяных клопа (Hemiptera) — *Notonecta (А)* и *Corixa (Б)*, которые могут жить в одном и том же местообитании, но занимают разные трофические ниши из-за различий в питании.

ной микростации, отличной от других. Вероятно, каждый из них использует несколько отличающийся источник энергии, так как стадия разложения и микрофлора должны меняться вдоль градиента от центра ствола упавшего дерева к нижней поверхности опавших листьев.

На фиг. 115 показаны два похожих водяных клопа, которых можно найти в одной и той же пробе из небольшого покрытого растениями пруда. Они занимают очень разные трофические ниши. Гладыш (*Notonecta*) — активный хищник, который непрерывно плавает, схватывая и пожирая добычу такого же в общем размера, как он сам. Напротив, плавт (*Corixa*), хотя внешне он очень похож на гладыша, играет в сообществе совершенно иную роль, так как он питается в основном разлагающейся растительностью. На фиг. 104 показан другой пример разделения ниш, основанный на способе питания. В экологической литературе можно найти множество подобных примеров сосуществования видов, использующих различные источники энергии.

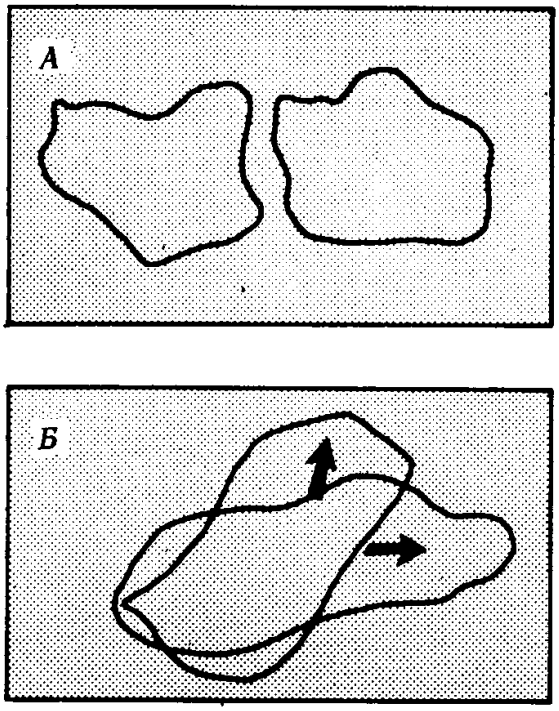
ТАБЛИЦА 32

Разделение ниш у многоножек (Diplopoda), *отражающееся во встречаемости в разных микростациях подстилки в кленово-дубовом лесу (по О'Нейлу, 1967)*

Микростации	Встречаемость, %						
	Eurycurus erythropygus	*Pseudopolydesmus serratus*	*Narceus americanus*	*Scytonotus granulatus*	*Fontaria virginiensis*	*Cleidogonia caesioannularis*	*Abacion lacterium*
Сердцевина в центре колоды	**93,9**[1])	0	0	0	0	0	0
Наружная часть древесины колоды	0	**66,7**	4,3	6,7	0	14,3	0
Наружиая поверхность под корой	0	20,8	**71,4**	0	0	0	0
Под колодой, но на ее поверхности	3,0	8,3	6,9	**60,0**	0	0	15,8
Под колодой, но на почве	3,0	4,2	12,5	0	**97,1**	14,3	36,8
Среди листьев подстилки	0	0	0	26,7	0	**42,8**	0
Под подстилкой на поверхности почвы	0	0	4,7	6,7	2,9	28,6	**47,4**

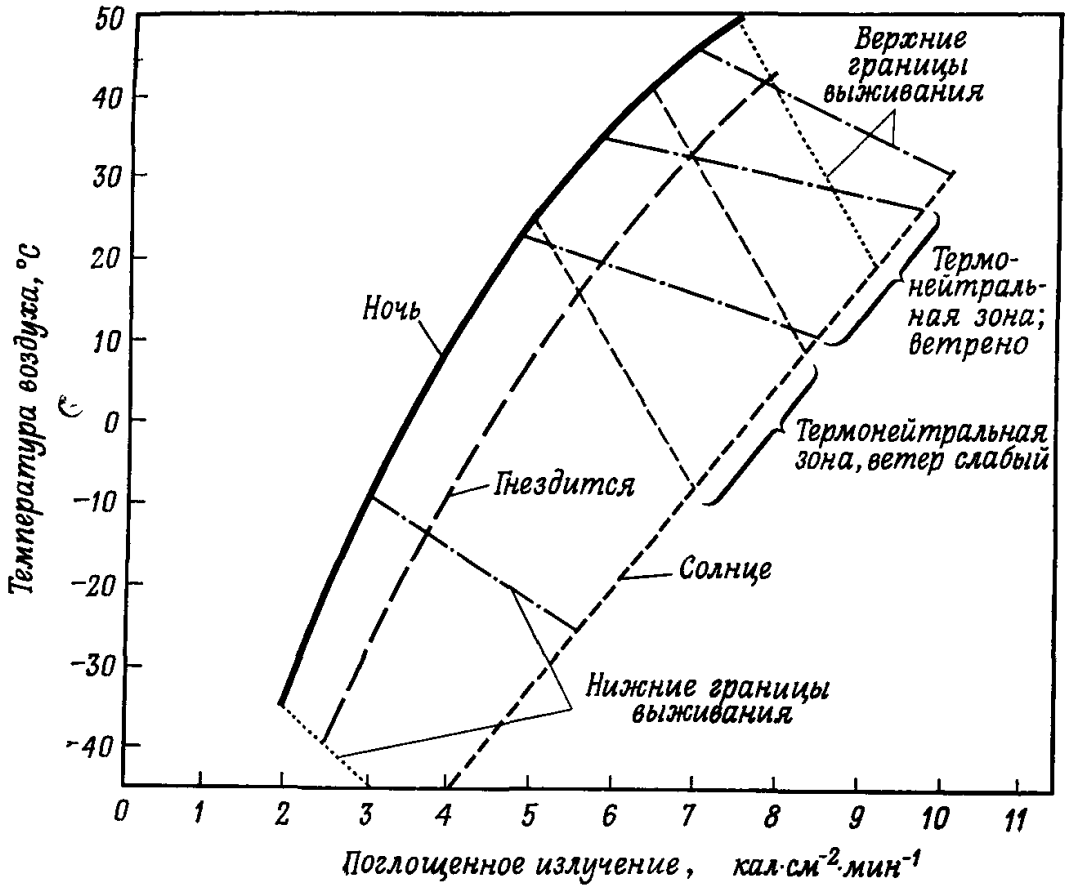
1) Полужирным шрифтом выделены данные, относящиеся к микростациям, в которых данный вид доминирует.

Две схемы, одна обобщенная (фиг. 116), а другая — частная (фиг. 117), иллюстрируют идею многофакторной ниши. Если ниши в значительной мере перекрываются (фиг. 114, *Б*), то естественный отбор может благоприятствовать процессу сдвига ниши (показано стрелками), состоящему в смене местообитания, выбора пищи, морфологии,



Фиг. 116. Схема гиперпространственной концепции экологической ниши.

Точками изображены факторы среды (температура, источники пищи, минералы, другие организмы) в проекции на плоскость. Неправильные фигуры включают в себя ряд факторов, которые операционально значимы для популяций определенного вида. *А.* Два вида занимают неперекрывающиеся ниши. *Б.* Ниши двух видов столь сильно перекрываются, что жестокая конкуренция за общие ресурсы может привести к вытеснению одного вида или дивергенции ниш (показано стрелками).



Фиг. 117. Схема климатической ниши кардинала (по Гейтсу, 1969а).

Показано, как из соотношения между температурой воздуха, солнечным излучением, поглощенным на 1 см² поверхности животного, и скоростью ветра слагаются условия, в пределах которых может существовать организм. Термонейтральными являются такие условия, при которых животное не испытывает температурного стресса. Обратите внимание, что ветер и экспозиция значительно изменяют пределы устойчивости. —·—·— ветрено (скорость ветра 1000 см·с$^{-1}$); . . . . ветер слабый (10 см·с$^{-1}$).

физиологии или поведения одного или обоих видов; ниже об этом будет сказано подробнее. На фиг. 117 схематически изображена климатическая ниша маленькой птички — кардинала; указаны границы выживания и наиболее благоприятная зона, в которой максимальное количество энергии может расходоваться не только для поддержания существования и выживания, но и для других видов активности. Поведенческая адаптация (например, пребывание в укрытых местах в холодные ветреные дни) дает этой птице возможность избегать верхних и нижних границ выживания при условии наличия пищи, обеспечивающей необходимую энергию.

2. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЭКВИВАЛЕНТЫ

Определения

Организмы, занимающие одну и ту же или близкие экологические ниши в разных географических областях, называются *экологическими эквивалентами.* Виды, занимающие эквивалентные ниши в соприкасающихся областях, обычно близкородственны таксономически, однако в очень удаленных или изолированных друг от друга областях они чаще не бывают близкородственными.

Объяснения и примеры

Как это будет более подробно описано во второй части, в разных биогеографических областях сообщества сильно различаются по видовому составу, но во всех тех местах, где, независимо от географического положения, физическая среда одинакова, развиваются сходные экосистемы. Эквивалентные функциональные ниши оказываются занятыми теми биологическими группами, которые имеются в фауне и флоре данной области. Так, степной тип экосистемы развивается повсюду, где имеется степной климат (гл. 5, разд. 5), но виды злаков и травоядных животных могут быть совершенно различными, особенно в очень далеких друг от друга областях. Концепция экологических эквивалентов иллюстрируется табл. 33. Мы можем сказать, что кенгуру в Австралии — экологический эквивалент бизона и вилорогой антилопы в Северной Америке (по-видимому, следовало бы добавить «были», так как сейчас на обоих континентах этих животных в значительной степени замещают коровы и овцы). Местные виды злаковых трав, которыми питаются травоядные, внешне очень сходны по всему земному шару, хотя определенные виды, а часто роды и даже семейства могут быть строго приурочены к данному материку или к определенной биогеографической области в его пределах (фиг. 177). Экологические эквиваленты в трех трофических нишах для четырех прибрежных районов показаны в табл. 34 (пример из морской среды). Обратите внимание, что эквивалентные растительноядные моллюски принадлежат к одному роду, но эквивалентные донные хищники, которые, между прочим, служат

ТАБЛИЦА 33

Видовой состав крупных степных травоядных животных четырех материков

Северная Америка	Евразия	Африка	Австралия
Бизон Вилорогая антилопа	Аитилопа-сайга Дикие лошади	Многочисленные виды антилоп Зебры и др.	Крупные кенгуру

важными объектами промысла в соответствующих районах, принадлежат к разным родам.

ТАБЛИЦА 34

Экологические эквиваленты в трех главных нишах четырех зон побережья Северной и Центральной Америки

Ниша	Тропики	Северо-западное побережье	Мексиканский залив	Северо-восточное побережье
Растительноядное на литоральных скалах	*Littorina ziczac*	*L. danaxis* *L. scutelata*	*L. irrorata*	*L. littorea*
Бентосный хищник	Лангуст (*Panulirus*)	Королевский краб (*Paralithodes*)	Камениый краб (*Menippe*)	Омар (*Homarus*)
Планктоноядная рыба	Анчоус	Тихоокеанская сельдь, сардина	Менхаден, пальцепер (*Polynemidae*)	Атлантическая сельдь, *Pomolobus pseudoharengus*

3. СМЕЩЕНИЕ ПРИЗНАКОВ: СИМПАТРИЯ И АЛЛОПАТРИЯ

Определения

Виды, встречающиеся в разных географических областях (или разделенные пространственными преградами), называют *аллопатрическими,* тогда как виды, встречающиеся в одной и той же области (но не обязательно в одной и той же нише), называют *симпатрическими.* При симпатрии различия между близкородственными видами часто усиливаются (дивергенция), а при аллопатрии уменьшаются (конвергенция) под действием эволюционного процесса, известного как *смещение признаков.*

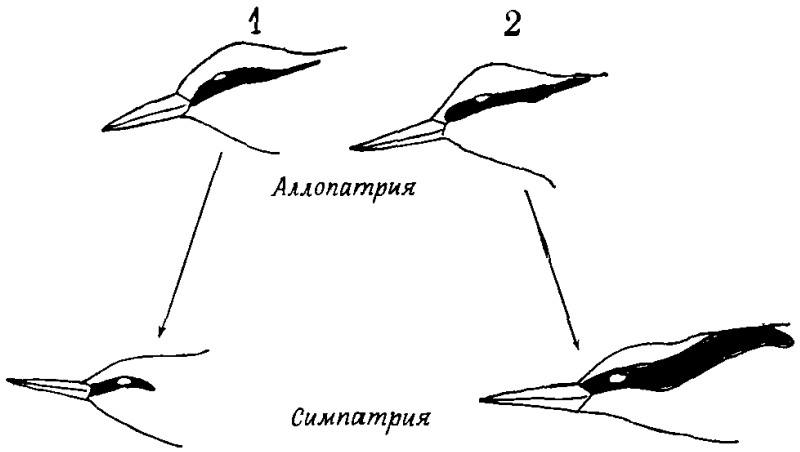
Объяснения и примеры

Браун и Уилсон (1956) объясняют явление смещения признаков следующим образом:

Ареалы двух близкородственных видов перекрываются. В тех частях ареалов, где встречается только один вид, его популяции сходны с популяциями другого вида, так что их иногда даже трудно отличить друг от друга. В области перекрывания, где оба вида встречаются вместе, их популяции расходятся больше и различимы легко, т. е. «сдвинуты» одна относительно другой по одному или большему числу признаков. Эти признаки могут быть морфологическими, экологическими или физиологическими; предполагается, что они генетически обусловлены.

Важно подчеркнуть двойственную природу этой тенденции, состоящую в том, что смещение происходит у симпатрических (с общим центром происхождения) видов, а активная конвергенция — у видов аллопатрических (с разными центрами происхождения). Адаптивная ценность смещения признаков двояка: 1) оно усиливает сдвиг ниш, уменьшая таким образом конкуренцию (см. разд. 1 этой главы и фиг. 116), и 2) оно усиливает генетическую изоляцию, поддерживая обособленность видов (т. е. предотвращая гибридизацию), и тем самым способствует созданию большего видового разнообразия в сообществе (чем то, которое было бы, если бы один вид вытеснил другой или если бы в результате гибридизации образовался один вид).

Браун и Уилсон (1956) среди прочих приводят пример двух видов поползней (*Sitta*), описанный Вори (1951). Там, где эти виды аллопат-



Фиг. 118. Пример смещения признаков.
Два вида поползней (*1* и *2*) очень сходны при аллопатрии (когда они разделены географически), но сильно различаются по размеру клюва и заглазничной полосы при симпатрии (когда встречаются вместе).

ричны, они так похожи друг на друга, что видовую принадлежность каждого экземпляра может установить только специалист по систематике птиц. Но там, где эти виды симпатричны, они настолько четко различаются по морфологическим признакам, что их можно легко отличить друг от друга при поверхностном осмотре. У одного вида клюв и черная заглазничная полоса увеличены, тогда как у другого они уменьшены (фиг. 118). Таким образом, усилившееся различие в размерах клюва уменьшает перекрывание пищевых ниш, а заметное отличие в окраске головы облегчает опознавание особей своего вида и предотвращает гибридизацию или по крайней мере уменьшает расход энергии, которая могла бы быть затрачена на безуспешные или бесплодные попытки спаривания с чужим видом.

Другой яркий пример дают знаменитые «дарвиновы вьюрки» Галапагосских островов (вспомните, что посещение Дарвином Галапагосских островов, расположенных у западного побережья Южной Америки, сильно повлияло на создание теории естественного отбора). Лэк (1947) пишет, что два вида земляных вьюрков (*Geospiza*), которые встречаются вместе на самых больших островах, различаются по общим размерам тела и пропорциям клювов. Однако на некоторых из более мелких островов встречается лишь тот или другой из этих двух видов. В таких случаях каждый вид имеет почти в точности промежуточные размеры тела и форму клюва (вначале их даже считали гибридами). Каждый аллопатрический вид, таким образом, конвергирует с другим, как бы частично заполняя его нишу. Мак-Артур и Левинс (1967) высказали предположение, что в тех случаях, когда на территорию, уже занятую двумя конкурирующими в перекрывающихся нишах видами, вторгается третий конкурирующий вид, вместо смещения признаков может наблюдаться конвергенция.

4. ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР: АЛЛОПАТРИЧЕСКОЕ И СИМПАТРИЧЕСКОЕ ВИДООБРАЗОВАНИЕ

Определения

Вид — это естественная биологическая единица, всех членов которой связывает воедино участие в общем генофонде (Меррилл, 1962). Видообразование, или формирование нового вида и развитие видового разнообразия, происходит тогда, когда поток генов в пределах общего

генофонда прерывается каким-либо изолирующим механизмом. Если изоляция возникает вследствие географического разделения популяций, происходящих от общего предка, то происходит *аллопатрическое видообразование.* Если изоляция осуществляется экологическими или генетическими средствами в пределах данной области, то можно говорить о *симпатрическом видообразовании.*

Объяснения и примеры

Теория биологической эволюции, включающая дарвиновский естественный отбор и генные мутации на видовом уровне, настолько хорошо известна студентам и так хорошо описана в фундаментальных руководствах по биологии и в многочисленных небольших книгах (см., например, Севедж, 1969; Уоллес и Срб, 1961; Вальпе, 1967), что рассматривать ее здесь нет необходимости. Чтобы заложить основу для рассмотрения более сложных и противоречивых аспектов эволюции на уровне экосистемы, которые будут обсуждаться в гл. 9, следует сосредоточить внимание на противоположных друг другу концепциях аллопатрического и симпатрического видообразования.

Аллопатрическое видообразование принято считать главным механизмом возникновения новых видов. Согласно этой традиционной точке зрения, две части какой-либо свободно скрещивающейся популяции становятся разделенными пространственно (как на острове или по обе стороны горного хребта). Со временем изоляты накапливают достаточные генетические различия, так что если они вновь придут в контакт, то уже не смогут обмениваться генами (скрещиваться) и будут сосуществовать как отдельные виды в разных нишах (в дальнейшем эти различия могут усилиться за счет дополнительного процесса смещения признаков). Галапагосские вьюрки, упомянутые в предыдущем разделе, представляют собой классический пример аллопатрического видообразования. От общего предка в результате изоляции на разных островах возникла целая группа видов; они претерпели столь значительную адаптивную радиацию, что при повторном заселении различных островов заполняли самые разнообразные потенциальные ниши. Среди современных видов есть тонкоклювые насекомоядные и толстоклювые зерноядные вьюрки, кормящиеся на земле и на деревьях, крупные и мелкие и даже один вид, похожий на дятла (хотя он едва ли мог бы конкурировать с настоящим дятлом, однако выживает в отсутствие дятлов).

Накапливается все больше данных о том, что симпатрическое видообразование распространено шире и играет более важную роль, чем полагали прежде. Это было сначала ясно показано для высших растений, у которых такие генетические изолирующие механизмы, как полиплоидия (удвоение набора хромосом, приводящее к немедленной генетической изоляции), гибридизация, самоопыление и бесполое размножение, встречаются гораздо чаще, чем у животных. Великое «наступание» засоленных болот в Англии служит хорошим примером почти «мгновенного» видообразования, которое произошло в результате разрушения человеком географической изоляции и последовавших за этим гибридизации и полиплоидии. Когда обитатель засоленных маршей Америки, *Spartina alterniflora,* был интродуцирован на Британские острова, он скрестился с местным видом, *S. maritima,* и возник новый полиплоидный вид *S. townsendii,* который заселил прежде голую и не занятую местным видом иловую платформу литорали. По мере изучения экологических изолирующих механизмов, связанных с разделением ниш

(подобных обсуждавшимся в предыдущих разделах), становится очевидным, что возможности видообразования «на месте», или симпатрического видообразования, не ограничиваются генетическими механизмами, присущими растениям. Эрлих и Равен (1969) приводят многочисленные примеры хоминга, ограниченного распространения отпрысков, колонизации и аналогичных случаев в качестве доказательств того, что в природе поток генов ограничен сильнее, чем обычно думают. Особенности поведения и размножения (гл. 6, разд. 5) приводят к разделению видовой популяции на генетически изолированные фрагменты, в результате чего обмен генами между колониями или локальными сообществами происходит с гораздо меньшими скоростями, чем внутри колоний. Эти авторы утверждают также, что дифференциация может происходить даже в популяции со свободным обменом генов, так как нередко на разные части популяции действует разный экологический отбор. Хищник, например, может оказывать селективное давление на одну часть популяции, не затрагивая другую. Таким образом, возможно, что локальные скрещивающиеся популяции, так же как и вид в целом, представляют собой те эволюционные единицы, которые обусловливают адаптацию и разнообразие в сообществе. Однако, как мы увидим в гл. 9, естественный отбор на видовом и более низких уровнях — это еще далеко не все. Для того чтобы понять эволюцию, мы должны рассматривать весь спектр от локальной популяции до обширной функциональной экосистемы.

Обычно эволюцию рассматривают как медленный процесс, который происходил в основном в далеком прошлом, однако некоторые типы видообразования, как, например, в случае *Spartina townsendii,* могут происходить очень быстро и представляют собой вполне «современные» процессы, особенно с тех пор, как человек начал изменять окружающую среду и очень интенсивно перераспределять преграды в новой для него роли «мощного геологического фактора». Сильное давление на ландшафты, и прежде всего уничтожение естественной растительности, не только способствует вторжению экзотических видов, которые становятся «сорняками» (они процветают в местах, где они «нежелательны»), но и создают арену для быстрой эволюции новых видов сорняков, которые адаптированы к новой среде даже лучше, чем любые виды, обитавшие в ней раньше (см. Бейкер, 1965). Один из наиболее часто приводимых примеров быстрого естественного отбора — это так называемый «индустриальный меланизм»: возникновение темной окраски у некоторых бабочек в промышленных районах Англии. В этих районах кора деревьев потемнела от копоти (которая убивает лишайники, придающие коре ее обычную светлую окраску). Кеттлуэлл (1956) показал, что темные бабочки лучше выживают на темных (закопченных) стволах деревьев, а светлые — на обычных; вероятно, это вызвано тем, что

ТАБЛИЦА 35

Выживание темно- и светлоокрашенных бабочек, выпущенных в закопченном и чистом лесу (по Кеттлуэллу, 1956)

	Закопченные деревья		Деревья, покрытые светлыми лишайниками	
	темная морфа	светлая морфа	темная морфа	светлая морфа
Число выпущеиных особей	154	64	473	496
Вторичиый отлов, % (как мера выживания)	53	25	6	12

хищные птицы выборочно уничтожают особей, не имеющих покровительственной окраски (табл. 35). Этот пример естественно подводит нас к проблеме прямого, или целенаправленного, отбора, осуществляемого человеком.

5. ИСКУССТВЕННЫЙ ОТБОР. ОДОМАШНИВАНИЕ

Определения

Отбор, который производит человек с целью приспособить растения и животных к своим нуждам, называют *искусственным отбором.* Для одомашнивания растений и животных недостаточно одного лишь изменения генетики видов, так как при этом необходима взаимная адаптация одомашниваемого организма и доместикатора (обычно человека), что ведет к особой форме мутуализма (гл. 7, разд. 19). Конечные цели одомашнивания могут оказаться недостижимыми, если эти мутуалистические отношения не адаптивны на уровне экосистемы или не могут быть приспособлены к ней в результате целенаправленной регуляции.

Объяснения и примеры

Будучи эгоцентричным, человек впадает в заблуждение и считает, что, одомашнивая другой организм путем искусственного отбора, он просто «подчиняет» природу своим целям[1]. На самом же деле одомашнивание — это палка о двух концах и вызывает у человека такие же изменения (если не генетические, то, во всяком случае, экологические и социальные), как и у одомашненного организма. Поэтому человек в той же мере зависит от кукурузы, как кукуруза зависит от человека. Общество, хозяйство которого построено на кукурузе, развивается в культурном отношении совершенно по-иному, нежели общество, занятое пастбищным скотоводством. Еще вопрос, кто у кого в рабстве! Этот же вопрос возникает относительно человека и его машин. Взаимоотношения человека с трактором, по-видимому, не очень отличаются от взаимоотношений человека с лошадью; разница только в том, что трактор требует гораздо больше энергии (горючего) и выделяет ядовитые отходы! Поэтому одомашнивание — это действительно особая форма мутуализма; строго говоря, его следовало бы рассмотреть в гл. 7, однако мы несколько произвольно делаем это здесь, так как одомашнивание имеет особое отношение к видообразованию.

В табл. 36 приведен пример влияния искусственного отбора на урожайность.

Как подчеркивалось в гл. 3 и в других разделах, отбор на урожайность съедобных частей растения не обязательно связан с увеличением первичной продукции. Повышение урожайности сверх некоторого уровня происходит за счет возможности адаптивного использования энергии на другие цели. В данном случае повышение урожайности сортов пшеницы в результате искусственного отбора сопровождается уменьшением урожая «соломы», которая, обеспечивая прочность, представляет собой средство самозащиты растения. Таким образом, высокоин-

[1] Материалисты-диалектики считают, что человек способен сознательно управлять природными процессами. Основное необходимое для этого условие — глубокое познание причин и закономерностей развития природы и общества. Огромные, непрерывно возрастающие успехи и всестороннее развитие социалистических стран доказывают возможность управления природой и общественным развитием и демонстрируют ту роль, которую играет в этом общественная система. — *Прим. ред.*

ТАБЛИЦА 36

Повышение урожая озимой пшеницы в Нидерландах путем искусственного отбора сортов с повышенным отношением общий урожай/солома, но без увеличения общей продукции сухого вещества (по ван Даблену, 1962)

Сорт	Годы	Урожай, кг/га			Общий урожай/солома
		общий	зерно	солома	
Вильгельмина	1902—1932	12600	6426	6174	0,51
Юлиана	1934—1947	12430	6836	5594	0,55
Старинг	1948—1961	13900	8201	5699	0,59
Феликс	1958—1961	12830	7698	5132	0,60
Хейнес VII	1953—1955	11860	7828	4032	0,66

бредные линии оказываются не только восприимчивыми к болезням, но и требуют специальных мероприятий, при которых машины (а также различные действенные, но сильно загрязняющие среду химические вещества) заменяют на ферме человека и животных; все это требует глубоких изменений в социальной и экономической структуре человеческого общества. Эти и другие потенциальные «экологические просчеты» и способы их избежать рассматриваются в гл. 15. Суть дела состоит в том, что искусственный отбор оказывает глубокое воздействие на экосистему в целом вследствие компенсаторных реакций, подчиняющихся естественному отбору.

И. Брайсбин высказал несколько интересных соображений об одомашнивании животных и написал для этой книги следующие четыре абзаца.

«Одомашнивание — это такие взаимоотношения между двумя популяциями, при которых одна из них (доместикатор) оказывает двоякое воздействие на другую (одомашниваемую) популяцию: во-первых, популяция доместикатора принимает меры, чтобы предотвратить действие естественного отбора на генофонд одомашниваемой популяции, а во-вторых, налагает на последнюю некоторый режим искусственного отбора, который определяет будущий состав генофонда одомашненной популяции в отсутствие естественного отбора. Мы можем, следовательно, определить *дикую популяцию* как такую, у которой будущий состав генофонда находится под прямым контролем взаимодействия естественного отбора и мутационного процесса в дарвиновском смысле. *Одомашненная популяция* — это такая популяция, будущий состав генофонда которой находится под прямым контролем некоторого режима искусственного отбора, навязанного извне некоторой другой популяцией. *Одичавшая популяция* — это популяция, будущий состав генофонда которой находился в течение известного времени под контролем режима искусственного отбора, но в настоящее время находится под прямым контролем взаимодействия естественного отбора и мутационного процесса.

Взаимодействие при одомашнивании слагается из компонент двух типов, которые можно обозначить как тип А и тип Б. К компонентам типа А относятся эффекты популяции доместикатора на одомашниваемую популяцию. Чаще всего эти эффекты состоят в изменениях структуры или морфологии особей одомашненных организмов; они во всех подробностях рассмотрены Цойнером (1963). Интересно отметить, что, за исключением тенденции к гиперсексуальности, о функциональных эффектах типа А известно очень мало. Необходимо также исследовать эти эффекты на популяционном и организменном уровнях.

Менее известные компоненты типа Б относятся к воздействию одомашненной популяции на популяцию доместикатора. Эти эффекты вместе с эффектами типа А образуют механизм обратной связи, регулирующий межпопуляционные отношения при одомашнивании. Хороший пример эффектов типа Б на популяционном уровне рассмотрели Даунс и Экволл (1965); их исследование показало, что окружающую среду можно рассматривать как шаблон, который через всевозможные механизмы обратной связи создает соответствующий шаблон в структуре одомашненных популяций данного района. Даунс и Экволл обнаружили, что на Тибете в разведении домашних животных существует три разные тенденции в соответствии со структурой окружающей среды: в высокогорных районах разводят яков и местную породу лошадей, в долинах — коров и ослов, а в переходных районах — гибридные формы, такие, как дзо (як × низинная корова) и мул

(местиая порода лошадей × осел). Популяции домашних животных накладывают соответствующий отпечаток иа популяции доместикатора: высокогорные районы заселеиы дрог-ба (кочевиками), долины — ронг-ба (фермерами), а переходную зоиу населяют сама-дрог — характериая для этой зоиы промежуточная группа.

Одомашнеиные популяции можно рассматривать как промежуточный или буферный механизм, находящийся между популяцией доместикатора и окружающей средой. Благодаря этим популяциям популяции доместикатора имеют возможность добиваться более тоикого и глубокого экологического соответствия с режимом условий окружающей среды, с которой им приходится иметь дело. Процесс одомашнивания служит в этом смысле для популяции доместикатора способом, позволяющим довести до конца соответствие окружающей среде; такой подход к одомашниванию дает возможность осмыслить изучение биологического происхождения процессов одомашнивания у первобытного человека с экологических позиций (Цойнер, 1963). Наряду с огнем, оружием и одеждой одомашнивание животных, вероятно, давало значительные селективные преимущества тем группам первобытных людей, которые оказывались в этом более искусными. Это селективное преимущество могло, однако, играть роль только при таких условиях окружающей среды, которые лимитировали популяции человека, пользовавшиеся более простыми по сравнению с одомашниванием способами добывания средств существования — охотой, рыболовством и собирательством. Так, весьма показательно, что в африканской саванне, по-видимому, ие происходило одомашнивания животных, современных обитавшим там первобытным людям. Очевидно, в тропических районах, где надежными способами добывания пищи служат охота, рыболовство и собирательство, первобытный человек, как правило, не стремился разводить животных. Наиболее важными районами, где впервые возникли взаимоотношения одомашнивания между человеком и популяциями таких употреблявшихся в пищу животных, как овцы, козы, крупный рогатый скот и свиньи, были Средний Восток и Центральная Азия. Одомашнивание этих видов происходило в среде, в которой периодически этих животных бывало недостаточно, так что популяции человека, занимавшиеся исключительно охотой, испытывали недостаток пищи, тогда как популяции, занимавшиеся одомашниванием, получили более устойчивый и надежный источник пропитания».

В общем одомашнивание — это особый и очень важный тип мутуализма, вызывающий глубокие изменения в экосистеме, так как этот тип взаимоотношений влияет на многие другие виды организмов и процессы (круговороты питательных веществ, поток энергии, структуру почвы и т. д.), не участвующие непосредственно во взаимодействии доместикатора и одомашниваемого организма. Одомашнивание как целенаправленная деятельность человека может и не достигнуть поставленных им перед собой целей, если существовавшие ранее обратные связи, установившиеся в результате естественного отбора и нарушенные искусственным отбором, не будут компенсированы целенаправленной (т. е. разумной) искусственной обратной связью. Так, человек и его корова разрушат окружающую среду чрезмерным выпасом, если их взаимоотношения не будут регулироваться в масштабах экосистемы в целом таким образом, что станут истинно мутуалистическими (выгодными для обоих), а не потребительскими. Кроме того, некоторые из наиболее серьезных проблем, стоящих перед человеком, связаны с одомашненными растениями и животными, которые «вырвались из плена» (т. е. одичали) и, вернувшись в природу, превратились в настоящий бич. Недальновидность человека в отношении подобных случаев Хардин (1968) назвал «трагедией общин». До тех пор пока данное пастбище (или любые другие ресурсы) считается неисчерпаемым и используется всем и каждым без всяких ограничений, чрезмерная эксплуатация, как отметил Хардин, неизбежна, так как отдельный индивидуум получает временную выгоду от сверхинтенсивного использования этого пастбища и лишь спустя некоторое время лично его начинают затрагивать общие вредные последствия этого. Если человек не регламентирует умеренность в функционировании мощных комбинаций «человек — домашнее животное», «человек — культурное растение» и «человек — машина», то ему в конце концов придется столкнуться с последствиями естественного отбора, который достаточно часто приводит к гибели «неумеренных видов» .

6. БИОЛОГИЧЕСКИЕ ЧАСЫ

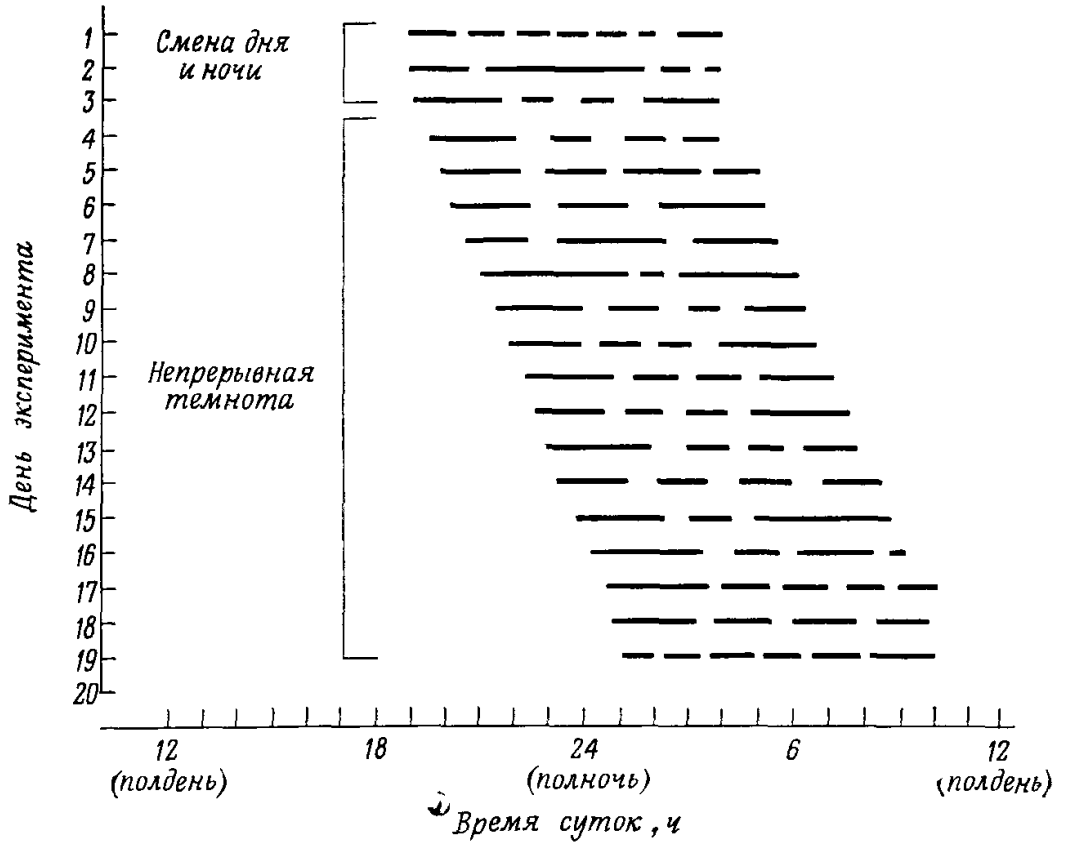
Определения

Организмы обладают физиологическим механизмом измерения времени, который называется *биологическими часами.* Самым обычным и, по-видимому, основным проявлением этого механизма служит циркадный ритм (circa — около, dies — сутки), или способность отсчитывать время и повторять функции примерно через 24-часовые интервалы даже в темноте, при отсутствии смены дня и ночи. Другие ритмичные функции связаны с периодичностью, определяемой Луной (которая регулирует, например, приливы), а также сменой времен года. Механизм биологических часов еще не установлен; в настоящее время существует две гипотезы: 1) гипотеза эндогенного измерения времени («часы» представляют собой какое-то внутреннее устройство, способное измерять время без всяких сигналов извне); 2) гипотеза синхронизации извне (т. е. внутренние часы регулируются внешними для организма сигналами, поступающими из окружающей среды). Независимо от механизма экологическое или селективное преимущество биологических часов бесспорно, так как они позволяют приводить физиологические ритмы в соответствие с ритмом окружающей среды и дают организмам возможность предвидеть суточные, сезонные и другие периодические колебания освещенности, температуры, приливов и т. д.

Объяснения

Согласованность периодических явлений природы с функционированием сообщества уже обсуждалась в гл. 5 (разд. 4) и вновь в гл. 6 (разд. 5). Подчеркивалось, что адаптация — это не просто устойчивость к флуктуациям окружающей среды, а активное участие в периодических явлениях как средство координации и регуляции жизненных функций. В качестве примера в гл. 5 обсуждался фотопериодизм. Здесь мы обратим внимание на таинственные (т. е. неизвестные) способы, при помощи которых особи приводят фазы своих ритмов в соответствие с фазами ритмов среды.

Некоторые черты циркадного ритма иллюстрирует фиг. 119. В естественных условиях ночные животные, например белка-летяга (*Glaucomys*) или оленья мышь (*Peromyscus*), проводят светлые дневные часы в своих гнездах и активны по ночам. Их ритмическая активность имеет строго 24-часовую периодичность, которая тесно связана с суточной сменой для и ночи, вызванной вращением Земли вокруг своей оси. Если животное перенести в лабораторию и содержать в постоянной темноте, суточный ритм сохраняется, но начало активности каждый день слегка сдвигается, что указывает на существование постоянного, или «независимого», периода, который немного короче или немного длиннее, чем 24 ч. Как показывает фиг. 119, в абсолютной темноте периодичность примерно на 20 мин больше 24-часовой, так что по прошествии 20 дней животное покидает гнездо для «ночной» прогулки на 6 ч позднее, чем в начале эксперимента. Когда цикл смены света и темноты восстанавливается, активность снова приходит в соответствие с этим циклом. Колебания температуры мало влияют на циркадные ритмы. Такие эксперименты не могут служить доказательством исключительно внутренней природы этих часов; помещая животное в условия, постоянные относительно таких основных факторов, как свет и температура, мы не можем изолировать их от слабых атмосферных и других геофизических колебаний, на которые они, возможно, реагируют.



Фиг. 119. Циркадный ритм летяги (по даниым де Курси, 1961).

Спонтаиная двигательиая активность (регистрируемая по упражнениям в колесе) при регулярном чередовании света и темноты повторяется каждые сутки в одно и то же время. При постояниой темноте обнаруживается «независимость» ритма, так как период активности смещается, указывая на то, что внутрениий ритм имеет приблизительио (но ие точно) 24-часовую периодичиость (в даиом случае — несколько больше 24 ч).

Постоянные ритмы были открыты у самых разнообразных организмов — от водорослей до человека. Даже у клубней картофеля, лежащих в темном ящике, можно обнаружить суточные и месячные повышения и понижения в потреблении кислорода. У некоторых организмов, видимо, имеются одновременно как солнечные, так и лунные часы. Следует отметить, что многие суточные или другие ритмы при отсутствии изменений во внешней среде нарушаются. Например, вертикальные миграции планктона, изображенные на фиг. 71, полностью экзогенны, так как они не происходят при постоянном освещении или постоянной темноте.

Две теории, упомянутые в «Определениях», можно пояснить по аналогии с искусственными часами. Часы с пружинным заводом и внутренним балансиром будут служить аналогом эндогенных биологических часов, тогда как электрические часы, включающиеся в сеть переменного тока, генератор которого расположен на далеком расстоянии, иллюстрируют гипотезу экзогенного регулятора. Сторонники эндогенной гипотезы (Питтендрай, 1961; Гастингс, 1969) предполагают, что основным измерителем времени служит какая-то осциллирующая биохимическая реакция в клетке или в эндокринной системе, но до сих пор мы располагаем только косвенными доказательствами в пользу этой гипотезы. Например, Пие (1969) сообщает, что гликолиз в клетках дрожжей «пульсирует» ритмическим образом, но среди известных нам ритмов дрожжей нет ни одного, который бы коррелировал с этими колебаниями метаболизма. Браун (1969) — приверженец идеи внешнего пейсмекера для внутренних часов — обнаружил, что организмы реагируют на суточные флуктуации магнитного поля Земли. Он полагает, что растения и животные используют такие слабые флуктуации как

временну́ю «сеть», по которой они кодируют информацию, необходимую для регуляции во времени своих физиологических ритмов. Эти два взгляда на биологические часы подробно изложены в прекрасно иллюстрированной небольшой книге Брауна, Гастингса и Палмера (1970) (см. также Клаудсли-Томпсон, 1961; Суини, 1963; Харкер, 1964; Ашофф, 1965; Бюннинг, 1967).

Внутренние (т. е. наследуемые, а не приобретаемые в результате опыта) биологические часы, каким бы ни был их механизм, не только приводят в соответствие внутренние и внешние ритмы, но и дают возможность особи предвидеть будущие изменения. Так, мышь, покидая ночью свое гнездо, вполне подготовлена ко всем «подвохам», таящимся в окружающей среде, потому что ее физиологическая система уже заранее запрограммирована на «пуск».

В результате развития авиации и космонавтики человек обнаружил, что у него также существуют циркадные ритмы. Быстрые перелеты из одного часового пояса в другой, далекий от них пояс оказывают на большинство людей стрессовое воздействие; может понадобиться несколько дней, для того чтобы физиологические ритмы сна, пищеварения и т. п. пришли в соответствие с местным суточным циклом. Ясно, что при космических полетах следует выдерживать 24-часовой цикл активности и что для длительных космических путешествий потребуются специальные механизмы, втягивающие в определенный цикл.

7. ОСНОВНЫЕ ТИПЫ ПОВЕДЕНИЯ

Определения

Поведение в самом широком смысле — это некие явные действия, предпринимаемые организмом для того, чтобы приспособиться к внешним условиям и обеспечить себе выживание. Кроме того, поведение — это важное средство, позволяющее особи войти в качестве составной части в организованные и регулируемые группы и сообщества. Поведение слагается из шести компонентов, относительное значение которых варьирует у разных организмов: 1) тропизмы; 2) таксисы; 3) рефлексы; 4) инстинкты; 5) обучение; 6) интеллект. Термином *тропизм* в настоящее время принято обозначать направленные движения или ориентации у организмов, не имеющих нервной системы, например у растений, тогда как остальные пять компонентов, перечисленные примерно в эволюционной последовательности (см. также фиг. 120), присущи животным, обладающим более или менее сложными нервными и сенсорными системами. Вначале этологи[1] старались четко различать «врожденное» (компоненты 1—4) и «приобретенное» поведение (компоненты 5 и 6), но теперь выяснилось, что так называемое «обучение» происходит на основе сложного комплекса рефлексов, инстинктов и других типов врожденного поведения, включая циркадные и другие врожденные ритмы, обсуждавшиеся в предыдущем разделе.

Объяснения и примеры

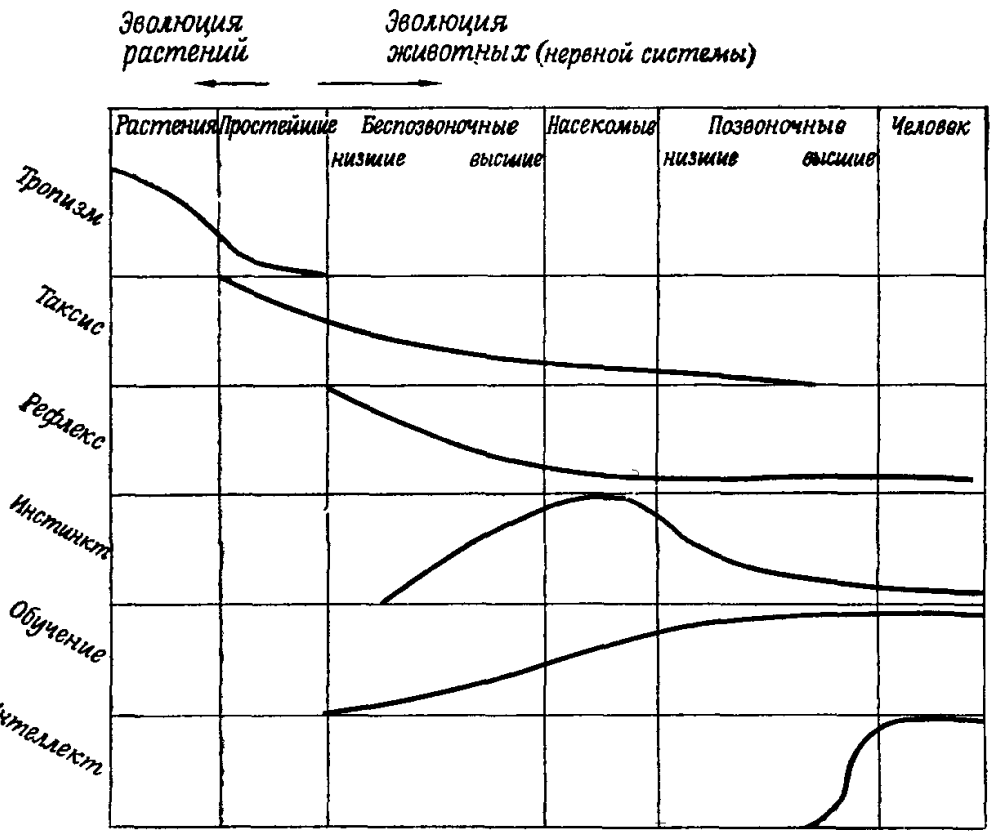
Важная роль поведения была показана в гл. 7 и предыдущих разделах настоящей главы при обсуждении регуляции численности популяции, выбора местообитания, территориальности, агрегации, взаимодействия хищник — жертва, конкуренции, дифференциации по нишам, естественного отбора и всех других аспектов популяционной экологии. Для

[1] *Этологией* (от греч. *этос* — обычай, привычка) называется наука о поведении.

дальнейшего изучения этих вопросов можно рекомендовать небольшую книгу Клопфера «Поведенческие аспекты экологии» (1962). Благодаря работам Мэрчисона (1935), Олли (1938), Лоренца (1935, 1952), Тинбергена (1951, 1953) изучение поведения, или этология, стало важной междисциплинарной наукой, пытающейся по возможности связать воедино физиологию, экологию и психологию. Вначале психологи, изучавшие поведение человека, и зоологи, изучавшие поведение животных, были разделены противопоставлением «врожденного» и «приобретенного» поведения; но, как и во многих других аспектах биологии, постепенно всем стало ясно, что человек является составной частью природы, а не стоит от нее особняком. В результате такого объединения появилось много учебников (например, Скотт, 1958; Эктин, 1964; Марлер и Гамильтон, 1966; Торп, 1963; Детье и Стеллар, 1964; Девис, 1966; ван дер Клоот, 1968), обзоров (см. Клопфер и Хейлмен, 1967) и популярных книг (например, Лоренц, 1966; Моррис, 1967), не говоря уже о трудах симпозиумов, слишком многочисленных, чтобы перечислять их здесь. Как и в других развивающихся науках, описательная стадия сменилась экспериментальной и теоретической, т. е. попытками открыть основные механизмы и функции. Как показано на фиг. 120, шесть компонентов поведения можно рассматривать как некую эволюционную последовательность; заметим, однако, что даже у высших позвоночных и человека более примитивные компоненты (инстинкты, рефлексы) продолжают играть известную роль в определении поступков индивидуума (причем эта роль, вероятно, значительно больше, чем согласится признать в своем высокомерии человек). *Тропизмы* (от греч. *тропос* — поворот или изменение) — это направленные движения и ориентации, обнаруженные у растений: например, поворот соцветия подсолнечника к солнцу (фототропизм), вертикальная ориентация листьев деревьев в жаркий солнечный день (гелиотропизм) или направленный вниз рост корней (геотропизм). Поскольку такое адаптивное поведение происходит в отсутствие нервной системы, в нем участвует обычно какая-то часть организма, а не организм в целом, и основной координирующий механизм обеспечивают гормоны. Мы уже видели, что простая реакция роста (гл. 7, разд. 17) или выделение антибиотиков (гл. 7, разд. 18) могут иметь столь же большое значение для адаптации и выживания у растений, как самое сложное поведение — у животных.

Термином *таксис* в настоящее время обозначают движения в ответ на раздражения, которые так легко наблюдать у низших животных (фиг. 120). Френкель и Гунн (1940), давшие первый обзор этих основных форм поведения, различают: 1) *кинезис* — ненаправленные реакции, такие, как общее избегание неблагоприятных условий; 2) *таксисы* в узком смысле — направленные реакции, ориентированные прямо к раздражителю или в противоположную сторону (мотылек, летящий к свету), и 3) поперечную ориентацию, или движение под некоторым углом к направлению стимула, такую, как хорошо известная ориентация по световому компасу и нахождение направления у пчел (см. фон Фриш, 1955). Нельзя провести четкой и твердой границы между таксисами и рефлексами, но рефлексы рассматриваются в общем как реакции специфических органов или частей тела в ответ на раздражение; и те и другие могут изменяться в результате приобретенного опыта. Хорошо известный условный рефлекс служит началом приобретенной в результате обучения поведенческой реакции. Когда-то считали, что ее можно выработать только у высших животных, но, по-видимому, ее можно выработать и у низших червей и даже у простейших.

Пищевое поведение гидры — просто организованного кишечнополостного, не имеющего центральной нервной системы, — показывает, что



Фиг. 120. Относительная важность шести компонентов поведения на разных стадиях филогении (по Детье и Стеллару, 1964).

тропизмы, подобные тропизмам растений, и простые направленные ответы координируются при помощи гормонов, вырабатываемых вне тела гидры (гл. 2, разд. 3). Ленхофф (1968) писал, что, когда организм-жертва прикасается к гидре и его пронзают стрекательные клетки одного из щупалец, из жертвы диффундирует вещество, называемое восстановленным глутатионом; в ответ на это возникают энергичные координированные движения всех щупалец, перемещающие добычу к расположенному в центре рту. Эксперименты показали, что глутатион представляет собой очень специфичный «пусковой механизм» (релизер) для пищевого поведения.

Инстинктивное поведение, которое в значительной степени определяет поведение насекомых и низших позвоночных, состоит из запрограммированной последовательности стереотипных поведенческих актов, таких, как последовательность действий при постройке гнезда, сборе пищи, ухаживании, спаривании, откладке яиц и защите молоди, из которых слагается цикл размножения осы или птицы. Наконец, роль обучения и интеллекта в поведении возрастает почти прямо пропорционально увеличению головного мозга, в частности коры. Только у высших приматов и у человека способность к рассуждению, в том числе к решению задач и абстрактному мышлению, становится основным компонентом поведения.

В качестве иллюстрации того, как сливается врожденное и приобретенное поведение, мы можем привести хорошо известный пример *запечатления* (импринтинга[1]), впервые описанного Лоренцем (1935, 1937). У только что вылупившихся утят или гусят существует врожденная тенденция следовать за родителем, но они должны «научиться» распо-

[1] Относительно объема и значения понятия «импринтинг» см. статью Г. Н. Симкина (Зоол. журн., 52, 10). — *Прим. ред.*

знавать родителя при помощи ассоциаций. Если в течение нескольких первых недель жизни настоящего родителя заменяет человек или движущаяся модель, то их образ «запечатлевается» в такой степени, что молодые птицы следуют за этой моделью, предпочитая ее истинному родителю. Песни многих птиц также представляют собой, по-видимому, сочетание врожденного и заученного поведения.

Эффектное явление хоминга у птиц и рыб представляет собой один из типов инстинктивного поведения, который тем не менее содержит, по-видимому, одни или более условнорефлекторных, или «заученных», компонентов. Лосось, например, способен узнавать родную реку по «запаху» или «вкусу» воды, который был закодирован в его памяти на ранних стадиях развития, протекавших в верховьях этой реки (см. Хаслер, 1965). По-видимому, в каждом речном бассейне вода несколько отличается по составу органических компонентов (еще не идентифицированных), которые рыба распознает с помощью своей сенсорной системы, даже если химический состав воды сильно изменен искусственными загрязнениями!

8. РЕГУЛЯТОРНОЕ И КОМПЕНСАТОРНОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Определения

Организмы регулируют свою внутреннюю среду и внешнюю микросреду при помощи как поведенческих, так и физиологических реакций. Поведение составляет, таким образом, существенный компонент компенсации факторов и экотипического развития (гл. 5, разд. 2).

Объясиения и примеры

Как мы видели, поведенческие реакции играют важную роль в достижении соответствия организма его среде. Во многих случаях в выборе оптимальной среды или ее создании поведенческие средства участвуют в такой же мере, как и внутренняя физиологическая регуляция. Например, птицы и млекопитающие — единственные группы, представители которых регулируют температуру своего тела внутренними механизмами; поэтому их назвали *гомойотермными* или *эндотермными*. Однако другие животные, называемые *пойкилотермными* или *экзотермными*, нередко почти столь же эффективно регулируют температуру своего тела при помощи поведения. Боджерт (1949) одним из первых показал, что рептилии, искусно чередуя периоды пребывания в норах с выходами наружу, способны поддерживать свою внутреннюю температуру на достаточно постоянном, оптимальном уровне. С развитием методов дистанционного измерения стало возможным вживлять миниатюрные термочувствительные радиопередатчики в ткани животных и непрерывно регистрировать их температуру в то время, когда они находятся в своих естественных местообитаниях. Такие исследования позволили обнаружить у так называемых «холоднокровных» животных удивительное терморегуляционное поведение. В одном случае (Мак-Джиннис и Диксон, 1967) оказалось, что ящерица *Dipsosaurus* сохраняет температуру своего тела между 31 и 39 °С, даже если диапазон колебаний температуры окружающей среды вдвое больше. Лабораторное исследование, проведенное на другой ящерице (*Tiliqua*), показало, что она способна поддерживать температуру тела между 30 и 37 °С, передвигаясь взад и вперед между участками, где температура колебалась от 15 до 45 °С (Хеммел и др., 1967).

9. ГРУППОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Определения

Система общения у животных, некоторая форма иерархии, обучение и сбалансированность противоположных форм поведения (конкуренция и кооперация, агрессивность и подчинение, агрегация и изоляция и т. п.) — необходимые ингредиенты групповой организации независимо от того, состоит ли группа из особей одного или многих видов.

Объяснения

В хорошо организованных группах высших животных существует обычно некоторая форма иерархической структуры, при которой одна или несколько особей доминируют, т. е. являются вожаками. Такая организация может быть очень жесткой, как хорошо известный «порядок клевания» у цыплят, или более гибкой, при которой роль вожака может переходить от одной особи к другой (см. обзор Олли и др., 1949). Однажды установившись, такая иерархия соблюдается всеми членами сообщества; благодаря этому энергия, которая могла бы бесплодно расходоваться на конфликты, затрачивается на коллективное функционирование сообщества. Необходимы, конечно, определенные формы зрительной и слуховой связи. Смит (1969), исследовав огромное разнообразие вокализаций и поз у птиц и млекопитающих, пришел к выводу, что их можно свести к 12 «сообщениям», к которым животные прибегают в различных ситуациях, перечисленных ниже (У. Смит, 1969).

1. Распознавание: вид, пол и т. д.
2. Нерешительность: не ясно, как себя вести (напасть или убежать?).
3. Общая установка: продолжение предшествующего занятия, поиски пищи, чистка шерсти, отдых.
4. Локомоция (сигналы подаются в начале и в конце).
5. Нападение.
6. Бегство.
7. Не враждебная частная установка: выражение беспокойства.
8. Ассоциация: тесная групповая ассоциация, но без физического контакта.
9. Установка, ограниченная тесной связью между спаривающимися особями, между родителями и детенышами.
10. Игра.
11. Спаривание.
12. Фрустрация: замещающая активность и т. п.

Обратите внимание на то, что большая часть заключенной в подобных сообщениях информации относится к координации действий разных особей и, таким образом, групповой организации. К наименее понятным аспектам общественного поведения следует отнести разрешение конфликтов между противоречивыми основными побуждениями. Так, необходимость изоляции (т. е. стремление к уединению) вступает в конфликт с потребностью в агрегации. Селективные преимущества каждой из этих форм мы уже рассматривали в предыдущей главе (разд. 14 и 15). Агрессивное поведение в одних случаях позволяет сэкономить энергию, а в других приводит к расточительству.

Глава 9

Развитие и эволюция экосистемы

1. СТРАТЕГИЯ РАЗВИТИЯ ЭКОСИСТЕМЫ

Определения

Развитие экосистемы, чаще всего называемое *экологической сукцессией,* можно определить по следующим трем параметрам: 1) это упорядоченный процесс развития сообщества, связанный с изменениями во времени видовой структуры и протекающих в сообществе процессов; он определенным образом направлен и, таким образом, предсказуем; 2) сукцессия происходит в результате изменения физической среды под действием сообщества, т. е. сукцессия контролируется сообществом, несмотря на то что физическая среда определяет характер сукцессии, скорость изменения, а часто и устанавливает пределы, до которых может дойти развитие; 3) кульминацией развития является стабилизированная экосистема, в которой на единицу имеющегося потока энергии приходится максимальная биомасса (или высокое содержание информации) и максимальное количество симбиотических связей между организмами. Последовательность сообществ, сменяющих друг друга в данном районе, называется *сукцессией;* более или менее переходные сообщества называются по-разному: *последовательные стадии, стадии развития, стадии первых поселенцев,* тогда как терминальная стабилизированная система известна под названием *климакса.* Замещение видов в сукцессиях вызывается тем, что популяции, стремясь модифицировать окружающую среду, создают условия, благоприятные для других популяций; это продолжается до тех пор, пока не будет достигнуто равновесие между биотическим и абиотическим компонентами.

Одним словом, «стратегия» сукцессии как быстро протекающего процесса в своей основе сходна со «стратегией» длительного эволюционного развития биосферы: усиление контроля над физической средой (или гомеостаз со средой) в том смысле, что система достигает максимальной защищенности от резких изменений среды. Развитие экосистем во многом аналогично развитию отдельного организма.

Объяснения

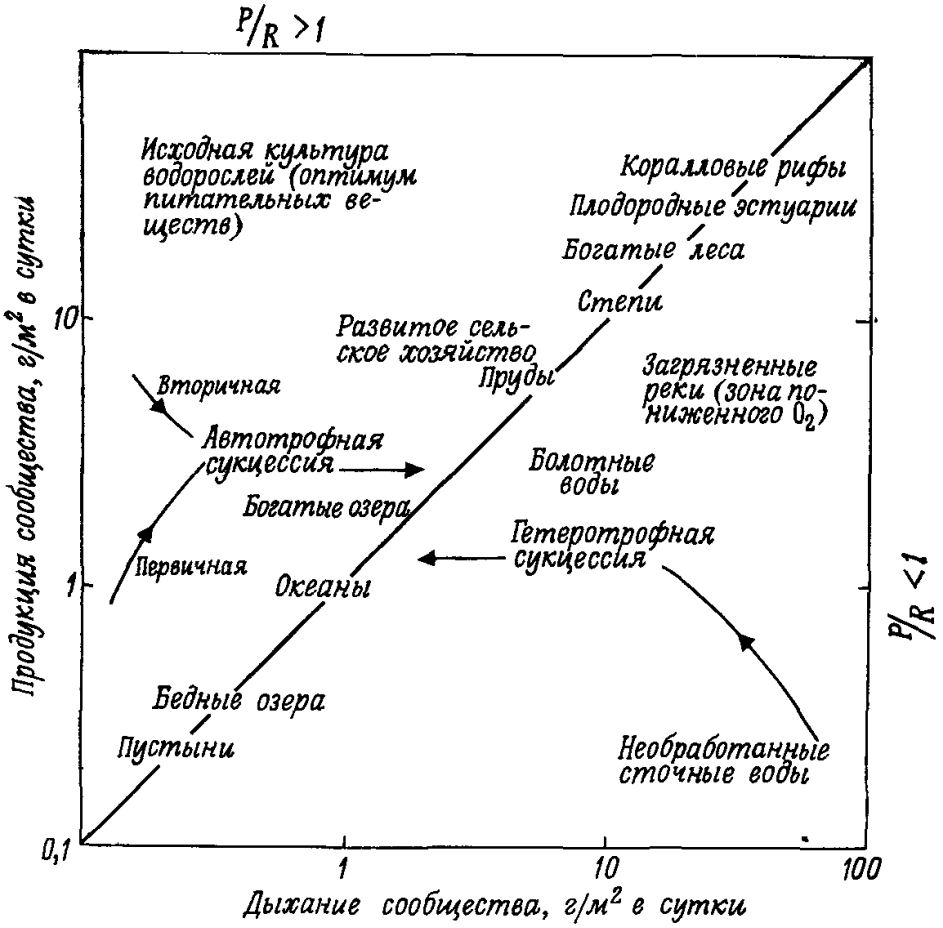
Описательные исследования сукцессии песчаных дюн, степей, лесов, морских побережий или других участков наряду с более новыми функциональными исследованиями позволили построить теорию, лежащую в основе приведенных выше определений. Г. Одум и Пинкертон (1955), опираясь на сформулированное Лоткой (1925) «правило максимума энергии в биологических системах», впервые указали на то, что сукцессия связана с фундаментальным сдвигом потока энергии в сторону увеличения количества энергии, направленного на поддержание системы. Позднее Маргалеф (1963, 1968) подкрепил эту концепцию о биоэнергетических основах сукцессии фактическими данными и расширил ее.

ТАБЛИЦА 37

Модель экологической сукцессии. Тенденции, которых следует ожидать в развитии экосистем

Признаки экосистемы	Развивающиеся стадии	Зрелые стадии
	Энергетика сообщества	
1. Отношение P/R (отношение валовой продукции к дыханию)	$>1<$	~ 1
2. Отношение P/B (отношение валовой продукции к урожаю на корню)	Высокое	Низкое
3. Отношение B/E (биомасса, поддерживаемая единицей потока энергии)	Низкое	Высокое
4. Урожай (чистая продукция сообщества)	Высокий	Низкий
5. Пищевые цепи	Линейные, преимущественно пастбищные	Ветвящиеся (пищевые сети), преимущественно детритные
	Структура сообщества	
6. Общее органическое вещество	Мало	Много
7. Неорганические биогенные вещества	Экстрабиотические	Интрабиотические
8. Видовое разнообразие — компонент многообразия	Мало	Велико
9. Видовое разнообразие — компонент выравненности	Мало	Велико
10. Биохимическое разнообразие	Мало	Велико
11. Ярусность и пространственная гетерогенность (структурное разнообразие)	Слабо организованы	Хорошо организованы
	Жизненный цикл	
12. Специализация по нишам	Широкая	Узкая
13. Размеры организма	Небольшие	Крупные
14. Жизненные циклы	Короткие и простые	Длинные и сложные
	Круговороты биогенных веществ	
15. Круговороты минеральных веществ	Открытые	Замкнутые
16. Скорость обмена биогенных веществ между организмами и средой	Высокая	Низкая
17. Роль детрита в регенерации биогенных веществ	Незначительная	Значительная
	Давление отбора	
18. Характер роста	На быстрый рост («r-отбор»)	На регуляцию обратной связью («K-отбор»)
19. Продукция	Количество	Качество
	Всеобщий гомеостаз	
20. Внутренний симбиоз	Не развит	Развит
21. Сохранение биогенных веществ	С потерями	Полное
22. Стабильность (устойчивость к внешним возмущениям)	Низкая	Высокая
23. Энтропия	Высокая	Низкая
24. Информация	Мало	Много

Изменения, происходящие в основных структурных и функциональных характеристиках развивающейся экосистемы, перечислены в табл. 37. Для удобства двадцать четыре признака экологических систем разбиты на 6 групп. Для того чтобы лучше выявить общие тенденции развития, сравниваются ситуации на ранних и поздних стадиях.



Фиг. 121. Положение сообществ различных типов в классификации, основанной на метаболизме (Г. Одум, 1956).

Слева от диагонали валовая продукция P превосходит дыхание сообщества R (P/R больше единицы = автотрофность). *Справа* — картина обратная (P/R меньше единицы = гетеротрофность). В последнем случае сообщество живет за счет органического вещества, получаемого извне, или за счет его предварительного запасания или накопления. Направления автотрофной и гетеротрофной сукцессий указаны стрелками. Сообщества, расположенные вдоль диагонали, потребляют за год в среднем примерно столько, сколько они создали, и их можно считать метаболически климаксными.

Абсолютная величина изменений, скорость изменений и время, необходимое для достижения стационарного состояния, могут варьировать не только в различных климатических и орографических ситуациях, но и для разных признаков экосистемы в одной и той же физической среде. При наличии хороших исходных данных кривые скорости изменений обычно бывают выпуклыми (причем вначале изменения происходят быстрее), но могут быть также двувершинными или циклическими.

Биоэнергетика развития экосистемы

Биоэнергетику экосистемы отражают пункты 1—5 в табл. 37. На ранних стадиях экологической сукцессии, или когда, как говорят, «природа молода», уровень первичной продукции, или общий (валовой) фотосинтез (P), превосходит уровень дыхания сообщества (R), так что отношение P/R больше единицы. Для особого случая при органическом загрязнении типично P/R меньше единицы. Термин *гетеротрофная сукцессия* часто применяют к такой развивающейся экосистеме, где на начальных стадиях R больше, чем P; напротив, при *автотрофной сукцессии* на ранних стадиях наблюдается обратное соотношение. Однако, согласно теории, в обоих случаях P/R приближается к единице по мере развития сукцессии. Иными словами, в зрелых, или «климаксных», экосистемах наблюдается тенденция к равновесию между связанной энергией и энергией, затрачиваемой на поддержание системы (т. е. тоталь-

ным дыханием сообщества). Таким образом, коэффициент P/R может служить превосходным функциональным показателем относительной зрелости системы. Отношения P/R для ряда хорошо изученных экосистем приведены на фиг. 121, где указано также направление автотрофной и гетеротрофной сукцессии.

Пока P больше R, в системе будут накапливаться органическое вещество и биомасса (B) (табл. 37, п. 6) в результате чего отношение P/B будет снижаться или соответственно отношения B/P, B/R или B/E (где $E=P+R$) будут увеличиваться (табл. 37, пп. 2 и 3). Напомним, что отношения, обратные этим, уже обсуждались в связи с концепцией термодинамической упорядоченности (гл. 3, разд. 1). Теоретически, следовательно, урожай на корню, поддерживаемый доступным потоком энергии (E), достигает максимума на зрелых, или климаксных, стадиях (табл. 37, п. 3). Как следствие этого чистая продукция сообщества, или урожай за годовой цикл, велика на ранних стадиях и мала или равна нулю в зрелой системе (табл. 37, п. 4).

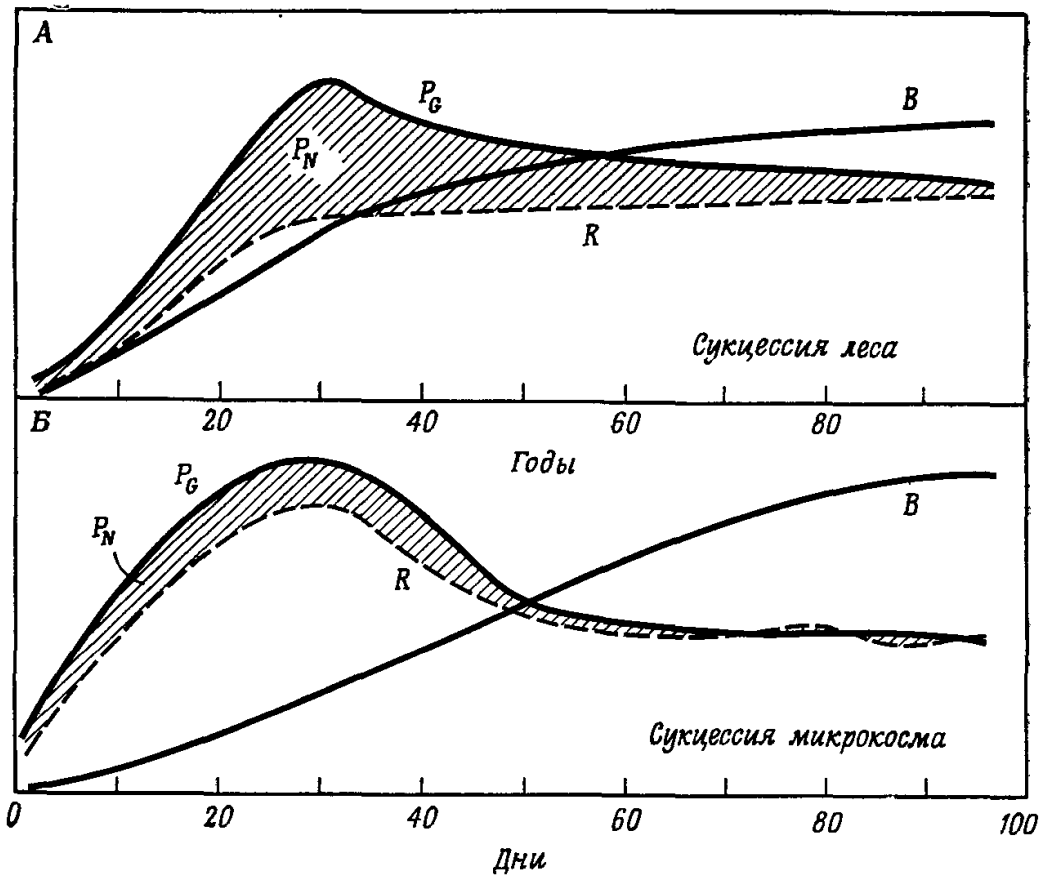
Сравнение сукцессии в лабораторном микрокосме и в лесу

Можно легко наблюдать биоэнергетические изменения, вызвав сукцессию в экспериментальной лабораторной микроэкосистеме, происходящей от природных систем, как это было описано в гл. 2 (стр. 30 и фиг. 9, A). На фиг. 122 общее течение 100-дневной автотрофной сукцессии в микрокосме, основанное на данных Кука (1967), сравнивается с гипотетической моделью 100-летней сукцессии леса (A), по данным Киры и Шидеи (1967).

В течение первых 40—60 дней типичного эксперимента с микрокосмом дневная чистая продукция (P) превосходит ночное дыхание (R), так что в системе накапливается биомасса (B). После начального периода «цветения» примерно к 30-му дню скорости обоих процессов снижаются и на 60—80-й день становятся приблизительно равными. По мере приближения к стационарному состоянию отношение B/P (в граммах запасенного углерода к 1 г углерода продукции за день) возрастает от менее чем 20 до более чем 100. В климаксном сообществе не только сбалансирован автотрофный и гетеротрофный метаболизм, но крупные органические структуры поддерживаются малыми суточными скоростями продукции и дыхания.

Хотя непосредственная экстраполяция маленькой лабораторной микроэкосистемы к природе, может быть, и не вполне правомерна, некоторые данные позволяют считать, что основные тенденции, наблюдаемые в лаборатории, характерны для сукцессии на суше и в крупных водоемах. Сезонные сукцессии часто происходят по той же самой схеме — вслед за «цветением» в начале сезона, которое характеризуется быстрым ростом нескольких доминирующих видов, к концу сезона развивается высокое отношение B/P, увеличивается разнообразие и относительная, хотя и временная, устойчивость, как это установлено в терминах P и R (Маргалеф, 1963). В открытых системах на зрелых стадиях понижения общей, или валовой, продукции, наблюдаемого в пространственно ограниченном микрокосме, может и не происходить, но общая схема биоэнергетических изменений в последнем, судя по всему, хорошо имитирует природу.

Как уже подчеркивалось, в табл. 37 включены изменения, вызванные *биологическими процессами внутри данной экосистемы.* Материалы или энергия, поступившие извне, или действующие на систему геологические силы могут, конечно, нарушить тенденции, указанные в этой



Фиг. 122. Сравнение энергетики развития экосистемы леса (*А*) и лабораторного микрокосма (*Б*).
P_G — валовая продукция; P_N — чистая продукция; R — полное дыхание сообщества; B — общая биомасса.

таблице. Эвтрофикация озер, например, неважно — естественная или культурная, происходит в результате поступления в озера питательных веществ извне, с водосбора. Это равнозначно добавлению биогенных веществ в лабораторную микроэкосистему или удобрению поля; в сукцессионном отношении система отбрасывается назад, к более молодому состоянию. Современные исследования озерных осадков (Макерет, 1965; Каугилл и Хатчинсон, 1964; Харрисон, 1962) наряду с теоретическими соображениями указывают, что озера могут развиваться и действительно развиваются в сторону более олиготрофных условий, если приток биогенных веществ с водосбора замедляется или прекращается. Таким образом, есть надежда, что вызывающую беспокойство антропогенную эвтрофикацию наших водоемов можно повернуть вспять, если удастся сильно уменьшить приток биогенных веществ с водосбора. Примером служит «выздоровление» озера Вашингтон в Сиеттле (гл. 16, разд. 5). Однако большинство таких ситуаций заставляет нас вновь обратить внимание на то, что если мы хотим успешно справляться с проблемами загрязнения водоемов (гл. 2, разд. 1), то нам следует рассматривать как отдельную экосистему бассейн водосбора или стока в целом, а не просто озеро или реку.

Чтобы избежать путаницы в этом важном предмете, следует различать процессы *автогенные* (т. е. биотические процессы в самой системе) и *аллогенные* (например, геохимические силы, действующие извне). Таким образом, табл. 37 описывает только автогенную сукцессию. Аллогенная сукцессия будет рассмотрена позже, но уже сейчас можно отметить, что в небольших озерах и других системах, которые в геологическом смысле недолговечны, часто обнаруживаются изменения, противоположные показанным в табл. 37; это происходит потому,

что эффект аллогенных процессов превосходит эффект автогенных процессов. Такие экосистемы не только не могут стабилизироваться, но и обречены на вымирание. Такова в конечном итоге участь созданных человеком озер — погибнуть от руки самого человека! (См., например, фиг. 213, *А.*)

Пищевые цепи и пищевые сети

По мере развития экосистемы следует ожидать тонких изменений в структуре пищевых цепей. Относительно простые и линейные связи между организмами, входящими в состав данной пищевой цепи, существуют только на очень ранних стадиях сукцессии. Более того, гетеротрофное использование чистой продукции происходит преимущественно в пастбищных пищевых цепях, т. е. в последовательности растение — травоядное — хищник. На зрелых стадиях, напротив, пищевые цепи превращаются в сложные сети, и при этом бóльшая часть биологического потока энергии следует по детритному пути (табл. 37, п. 5), как это было подробно описано в гл. 3. При ненарушаемом течении сукцессии имеется достаточно времени для развития все более тесных связей и взаимных адаптаций между растениями и животными, и это ведет к образованию множества механизмов, уменьшающих выедание растений, например к образованию плохо перевариваемых опорных тканей, к развитию механизмов обратной связи между растениями и животными (Пиментел, 1961) и к увеличению давления хищников на растительноядных животных. Эти и другие механизмы, описанные в гл. 6 и 7, дают биологическому сообществу возможность поддерживать развитую и сложную биологическую структуру, которая смягчает резкие изменения в физической среде. Жесткий стресс или быстрые изменения, вызываемые внешними факторами, могут, конечно, разрушить эти защитные механизмы и вызвать чрезмерный (как бы «злокачественный») рост некоторых видов, что человек на свое горе слишком часто и обнаруживает. Примеры индуцированных стрессом вторжений вредителей приводятся в других главах (гл. 5, разд. 5; гл. 7, разд. 18; гл. 17, разд. 3).

Разнообразие и сукцессия

Вероятно, наиболее противоречивые из наблюдаемых в сукцессии тенденций касаются разнообразия, с которым мы уже имели дело в гл. 6. Четыре компонента разнообразия перечислены в табл. 37 (пп. 8—11).

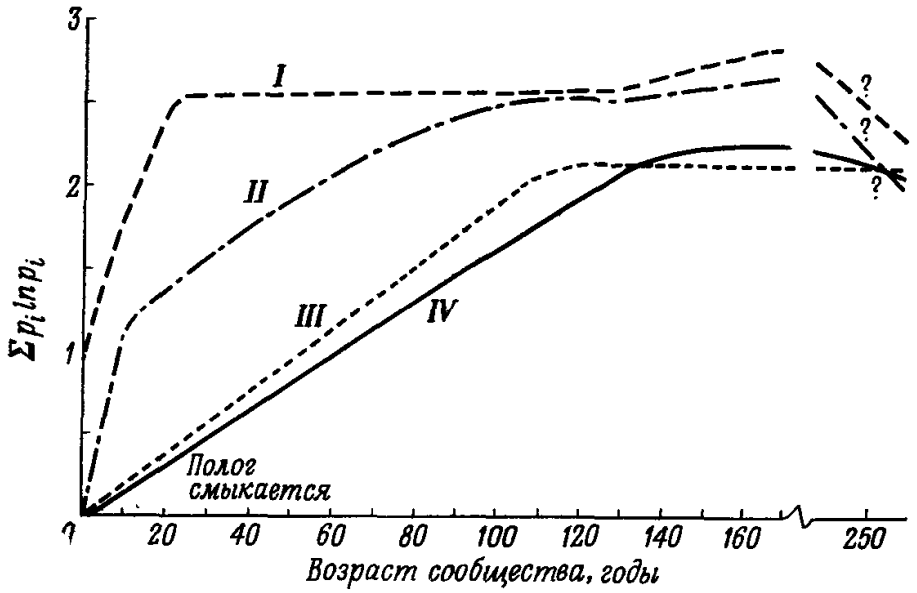
Разнообразие видов, выражаемое отношением числа видов к общей численности или к площади, возрастает на ранних стадиях развития сообщества. О поведении компонента выравненности известно гораздо меньше. Хотя увеличение разнообразия видов, сопровождающееся уменьшением доминирования какого-либо одного вида или небольшой группы видов (т. е. возрастание выравненности или уменьшение избыточности), может восприниматься при сукцессии как в общем вероятное явление, в сообществе происходят другие изменения, которые могут противоречить этой тенденции. В результате увеличения размеров организмов, увеличения продолжительности и сложности жизненных циклов и усиления межвидовой конкуренции, приводящего к конкурентному исключению видов (табл. 37, пп. 12—14), может возникнуть тенденция к уменьшению числа видов, обитающих на данной территории. На стадии «цветения» организмы обычно бывают мелкими и имеют простые жизненные циклы и высокую скорость размножения. Изменения

размеров происходят, вероятно, вследствие перемещения биогенных веществ из неорганической в органическую фазу (табл. 37, п. 7) или представляют собой адаптацию к этому переходу. Мелкие размеры дают селективное преимущество в среде, богатой минеральными и органическими компонентами (особенно это относится к автотрофам), так как возрастает отношение поверхности к объему. Однако по мере развития экосистемы неорганические биогенные вещества становятся все более и более связанными в биомассе (т. е. становятся интрабиотическими), так что селективное преимущество переходит к более крупным организмам (либо к более крупным особям данного вида, либо к более крупным видам, либо к тем и другим), обладающим большими возможностями к накоплению и более сложными жизненными циклами. Таким образом, они адаптируются к использованию сезонных или периодических поступлений свободных биогенных веществ и других ресурсов. Вопрос о том, является ли эта, по-видимому непосредственная, зависимость между размером организма и стабильностью результатом обратной связи или это просто случайное совпадение, остается нерешенным (см. Боннер, 1965; Фрэнк, 1968).

Следовательно, возможность дальнейшего возрастания видового разнообразия в сукцессии зависит от того, будет ли увеличение числа потенциальных ниш, происходящее в результате увеличения биомассы, стратификации (табл. 37, п. 9) и других последствий биологической организации, преобладать над противоположными эффектами увеличения размеров и конкуренции. Никому еще не удалось составить полный перечень всех видов на площади сколько-нибудь значительных размеров, не говоря уже о том, чтобы проследить за всем разнообразием видов в сукцессионном ряду. Мы располагаем лишь данными для отдельных частей сообщества (деревья, птицы и т. п.). Результаты одного из наиболее детальных исследований по изменению разнообразия растительности в лесной сукцессии показаны на фиг. 123. Каждый размерный класс, или ярус, представлен отдельной кривой, указывающей, что каждый компонент достигает пика разнообразия ко времени своего максимального развития. Маргалеф (1963) постулировал, что разнообразие стремится к пику на ранних или средних стадиях сукцессии, а затем снижается в климаксе. Возможный пример такой тенденции показан на фиг. 123.

Большое число видов, выравненность и стратификация — только эти три аспекта разнообразия изменяются в сукцессии. Быть может, еще более важная тенденция — увеличение разнообразия органических веществ, не только тех, которые связаны в биомассе, но и тех, которые выделяются в среду (воздух, почву, воду) как побочные продукты возрастающего метаболизма сообщества. Рост такого «биохимического разнообразия» (табл. 37, п. 10) иллюстрируется увеличением разнообразия растительных пигментов вдоль сукцессионного градиента в водной ситуации, как это описано Маргалефом (1967). Биохимическое разнообразие в пределах отдельных популяций или системы в целом изучено далеко не столь систематически, как видовое разнообразие. Следовательно, здесь трудно делать какие-либо обобщения; тем не менее, вероятно, можно считать, что по мере развития сукцессии увеличивается значение экстраметаболитов как регулятора, стабилизирующего рост экосистемы и ее состав. Такие метаболиты могут в самом деле играть крайне важную роль, предотвращая превышение популяциями равновесной плотности; тем самым они способствуют уменьшению колебаний и установлению стабильности.

Причинно-следственные связи между разнообразием и стабильностью еще неясны, и их необходимо исследовать со многих точек зре-



Фиг. 123. Разнообразие по обилию видов в четырех ярусах лесной сукцессии в районе Пидмонта (Джорджия).

Начало ряда — заброшенные пашни (нулевой возраст). По оси ординат отложен шенноновский показатель разнообразия (см. гл. 6, разд. 4). Древостоев в возрасте более чем 200 лет слишком мало, чтобы можно было установить надежные средние для зрелых климаксов, однако имеющиеся данные свидетельствуют о тенденции к снижению разнообразия. *I* — травяные растения; *II* — кустарники, *III* — деревья средней высоты, *IV* — высокие деревья.

ния. Если бы можно было показать, что биотическое разнообразие в самом деле повышает физическую стабильность экосистемы или является ее результатом, то это дало бы нам важную руководящую идею для практических мероприятий по охране природы. Сохранение живых изгородей, перелесков, видов, бесполезных с экономической точки зрения, неэвтрофицированных водоемов и других компонентов биотического разнообразия в ландшафте получило бы не только эстетическое, но и научное обоснование и считалось бы оправданным, даже если бы это повлекло за собой некоторое уменьшение производства пищевых продуктов и других факторов потребления. Иными словами, следует решить, представляет ли собой разнообразие только «приправу» к жизни или оно необходимо для долгой жизни всей экосистемы, в которую входят и человек и природа.

Круговорот биогенных элементов

Важной тенденцией в развитии сукцессии является замыкание или «уплотнение» биогеохимических круговоротов основных биогенных элементов, таких, как азот, фосфор и кальций (табл. 37, пп. 15—17). Зрелые системы обладают по сравнению с развивающимися большей способностью захватывать биогенные элементы и сохранять их для круговорота внутри системы. Хорошим примером служит круговорот кальция в водосборном бассейне, показанный на фиг. 37; зрелые системы теряют лишь очень небольшие количества биогенов по сравнению с незрелыми или нарушенными системами.

Давление отбора: количество против качества

Мак-Артур и Уилсон (1967) рассмотрели стадии колонизации островов, представляющие прямые аналогии стадиям экологической сукцессии на материках. По их мнению, виды с высокой скоростью размножения и роста имеют больше шансов выжить на ранних, ненасыщенных стадиях колонизации островов. Напротив, при равновесной плот-

ности, характерной для поздних стадий, давление отбора благоприятствует видам с меньшим потенциалом роста, но более высокой способностью к выживанию в условиях конкуренции. Используя обозначения уравнений роста, где r — собственная скорость роста и K — верхняя асимптота, или равновесный размер популяции (гл. 7), мы можем сказать, что «r-отбор» преобладает на ранних этапах колонизации, а «K-отбор» становится преобладающим по мере того, как все больше и больше видов и особей совершает попытки к колонизации (табл. 37, п. 18). Такая же ситуация наблюдается даже в пределах вида у некоторых «циклических» северных насекомых, у которых «активные» генетические линии, преобладающие при низких плотностях, сменяются при высоких плотностях «медлительными» линиями, адаптированными к скученности (гл. 7, разд. 9).

Можно предположить, что течение сукцессии сопровождается генетическими изменениями, затрагивающими биоту в целом, поскольку, как говорилось выше, большое количество продукции характеризует молодую экосистему, тогда как высокое качество продукции и регуляция по типу обратной связи — характерные черты зрелой системы (табл. 37, п. 19). На уровне экосистемы происходит главным образом межвидовой отбор, а замещение видов характерно для сукцессионного ряда, как это будет показано ниже. Однако в большинстве хорошо изученных рядов существует, по-видимому, небольшое число видов, свойственных ранним стадиям сукцессии, которые способны сохраниться до поздних стадий. Вопрос о том, вносят ли генетические изменения вклад в адаптацию таких видов, насколько нам известно, еще не выяснен, однако изучение популяционной генетики дрозофилы показывает, что изменения генетического состава могут играть важную роль в регуляции численности популяции (Айала, 1968). Человеческой популяции, если она переживет современную стадию быстрого роста, суждено испытывать все более и более сильное давление такого отбора, по мере того как адаптация к скучиванию будет приобретать все более важное значение.

Всеобщий гомеостаз

Краткий обзор развития экосистемы выявил сложность взаимодействующих при этом процессов. Хотя можно с полным правом задать вопрос, являются ли все описанные тенденции характерными для всех типов экосистем, вряд ли можно сомневаться в том, что чистый результат деятельности сообщества состоит в усилении симбиоза, сохранении биогенных веществ, повышении стабильности и содержания информации (табл. 37, пп. 20—24). Общая стратегия, сформулированная в начале раздела, направлена на достижение такой обширной и разнообразной органической структуры, какая только возможна в границах, установленных доступным притоком энергии и преобладающими физическими условиями существования (почва, вода, климат и т. п.). По мере развития функционального и все более детализированного изучения биотических сообществ стало складываться впечатление о важности мутуализма, паразитизма, хищничества, комменсализма и других форм симбиоза, обсуждавшихся в гл. 7. Особенно примечательны в этом отношении тесные связи между неродственными видами, например между кораллами (кишечнополостные) и водорослями или между микоризой и деревьями. По крайней мере во многих случаях биотическая регуляция выедания растительности, плотности популяций и круговорота питательных веществ служит основным механизмом отрицательной обратной связи, который поддерживает стабильность зрелых систем, предотвращая чрезмерный рост популяций и разрушительные колеба-

ния. Чрезвычайно интересен следующий вопрос: стареет ли зрелая экосистема, подобно тому как стареет организм? Другими словами, развивается ли в экосистеме после длительного периода относительной стабильности, или «возмужалости», вновь несбалансированный метаболизм и становится ли она опять подверженной болезням и другим нарушениям? Некоторые примеры «катастрофических», или «циклических», климаксов (см. следующий раздел) подтверждают, вероятно, эту аналогию между развитием особи и сообщества.

Хотя основное допущение, что в течение сукцессии виды сменяют друг друга «вследствие того, что популяции, стремясь модифицировать среду, создают условия, благоприятные для других популяций, до тех пор пока не будет достигнуто равновесие между биотической и абиотической компонентами» (см. стр. 324), конечно, остается в силе, оно может оказаться чрезмерно упрощенным, так как на самом деле о химической природе процессов развития известно очень мало. В настоящее время получены фактические данные, свидетельствующие о том, что в ряде случаев некоторые виды создают не только условия, благоприятные для других, но и условия, неблагоприятные для самих себя, тем самым ускоряя процесс замещения. Так, например, однолетние «сорняки» ранних стадий сукцессии степей и залежных земель нередко продуцируют антибиотики, которые накапливаются в почве и угнетают рост сеянцев в последующие годы. Уиттэкер (1970) приводит обзор этих работ и того, что известно о химической природе регуляторов.

Примеры

Если развитие начинается на участке, который перед этим не был занят каким-либо сообществом (например, на только что вышедшей на поверхность скале, на песке или лавовом потоке), процесс называется *первичной сукцессией.* Если развитие сообщества происходит на площади, с которой удалено предыдущее сообщество (например, на заброшенном поле или на вырубке), то этот процесс принято называть *вторичной сукцессией.* Вторичная сукцессия протекает обычно быстрее, так как на территории, которая ранее была занята, уже имеются некоторые организмы или их зачатки и она более благоприятна для развития сообщества, чем стерильная зона. Первичная и вторичная сукцессии представлены соответственно в табл. 38 и 39. Как показывает фиг. 121, первичная сукцессия начинается обычно с более низкого уровня продуктивности, чем вторичная сукцессия.

Первый пример (табл. 38) иллюстрирует первичную экологическую сукцессию растений и некоторых беспозвоночных из сообщества песчаных дюн озера Мичиган. Озеро Мичиган было некогда гораздо больше, чем теперь. Отступая к своим современным границам, оно оставляло за собой все более и более молодые песчаные дюны. Благодаря песчаному субстрату сукцессия происходит медленно, и здесь можно одновременно наблюдать ряд сообществ разного возраста: самые ранние стадии — у берегов и все более старые стадии по мере удаления от берега. Именно в этой «природной лаборатории сукцессии» Каулес (1899) провел свои основополагающие исследования растительной, а Шелфорд (1913) — животной сукцессии. Олсон (1958) вновь изучил развитие экосистемы на этих дюнах и привел современные данные о происходящих при этом процессах и их скоростях. Из-за вторжения в эти области тяжелой промышленности специалисты по охране природы, которые пытаются сохранить хоть часть «дюн Индианы», находятся в трудном положении. Общественность должна поддержать их усилия, так как этот район не только бесценен своей природной красо-

ТАБЛИЦА 38

Первичная экологическая сукцессия растений и беспозвоночных на дюнах озера Мичиган (Шелфорд, 1913)[1]



Беспозвоночные почвенного яруса[1)]	Последовательные стадии: Хлопковое дерево—злаки	Лес из банксовой сосны	Сухой лес из красильного дуба	Влажный лес из дуба или из дуба с гикори	Климаксный лес из бука и клена
Жук (Cicindela lepida)	•				
Паук (Trochosa cinerea)	•				
Прямокрылое (Trimerotropis maritima)	•				
Кузнечик (Psinidia fenestralis)	•				
Земляной паук (Geolycosa pikei)	•				
Роющие осы (Bembex и Microbembex)	•				
Жук (Cicindela scutellaris)		•			
Муравей (Lasius niger)		•			
Кобылка (Melanoplus)		•			
Прямокрылые (Ageneotettix и Spharagemon)		•			
Роющая оса (Sphex)		•			
Муравьиный лев (Crgptoleon)		•			
Клоп (Neurocterus)		•			
Прямокрылые (6 видов, не упоминавшихся выше)		•			
Проволочники (Elateridae)		•			
Улитка (Mesodon thyroides)		•			
Жук (Cicindela sexguttata)			•		
Двупарноногие (Fontaria и Spirobolus)			•		
Губоногие (Lithobius, Geophilus, Lysiopetalum)			•		
Прямокрылое (Ceuthophilus)			•		
Муравьи (Camponotus, Lasius umbratus)			•		
Жук (Passalus)				•	
Мокрица (Porcellio)				•	
Дождевые черви (Lumbricidae)				•	
Тараканы (Blattidae)				•	
Прямокрылые (сем. Tettigidae)				•	
Личинки комаров-долгоножек				•	
Улитки (7 видов, не встречавшихся ранее)					•

1) Приведены лишь некоторые виды беспозвоночных для иллюстрации общей картины изменений; более полный перечень см. у Шелфорда, табл. 50—55.

той, которой могут наслаждаться обитатели городов, но и представляет собой естественную «учебную лабораторию» с поразительно наглядной экологической сукцессией.

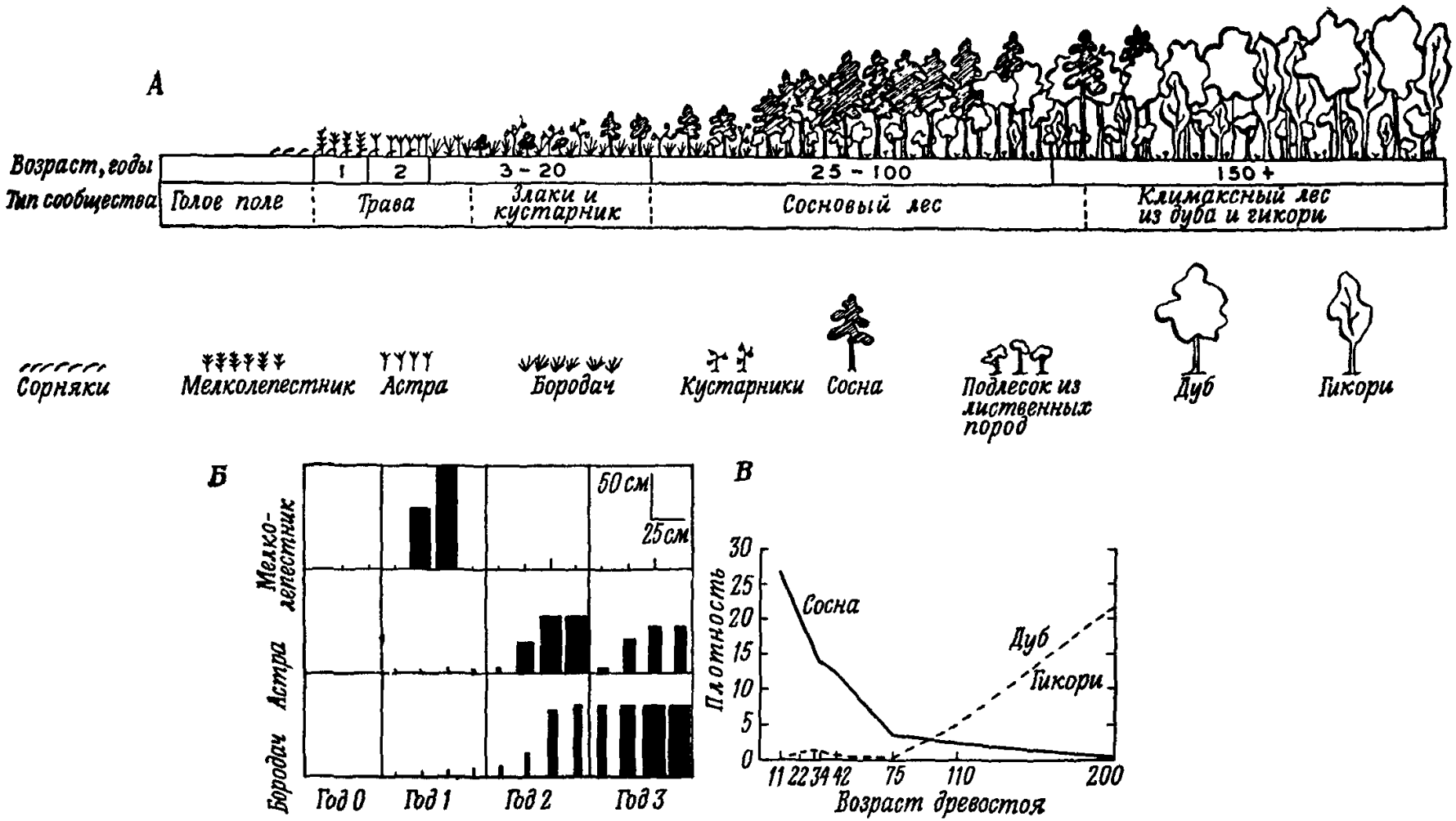
Сообщества первых поселенцев на дюнах состоят из злаков (*Ammophila, Agropyron, Calamovilfa*), ивняка, вишни, хлопкового дерева и таких животных, как жуки-скакуны, норные пауки и кузнечики. За сообществами первых поселенцев следуют лесные сообщества, каждое из

которых обладает своим животным миром. Несмотря на то что развитие начиналось в очень сухом и бесплодном местообитании, оно в конечном счете приводит к буково-кленовому лесу, влажному и холодному, в противоположность голым дюнам. Мощная, богатая гумусом почва с дождевыми червями и моллюсками контрастирует с сухим песком, на котором она образовалась. Так сравнительно негостеприимная вначале масса песка в конце концов совершенно преобразуется под влиянием сукцессии сообществ.

Сукцессия на дюнах нередко приостанавливается, если на ранних стадиях ветер засыпает песком растения и дюны начинают двигаться, погребая всю растительность на своем пути. Это пример «аллогенных» пертурбаций, которые прекращают сукцессию или обращают ее вспять. Однако по мере увеличения расстояния от дюны до берега она стабилизируется, и ее первые поселенцы, злаки и деревья, вновь восстанавливаются. Применив современные радиоуглеродные методы определения возраста, Олсон (1958) установил, что для достижения климаксного лесного сообщества на дюнах озера Мичиган требуется около 1000 лет (сопоставьте это с 200-летней вторичной сукцессией, показанной на фиг. 123 и 124). Он установил также, что до стадии буково-кленового леса сукцессия доходит только на влажных участках дюн, а на более возвышенных или открытых склонах климаксной стадией может быть дубовый лес (топографические климаксы обсуждаются в разд. 2 данной главы).

Второй пример иллюстрирует изменения в видовом составе и плотности гнездящихся птиц (табл. 39), параллельные изменениям доминирующих растений, во вторичной сукцессии, начавшейся на заброшенных пахотных землях в гористой местности на юго-востоке США (фиг. 124). Обратите внимание, что самые значительные изменения в популяциях птиц возникают при изменении жизненных форм доминирующих растений (травы, кустарники, сосна и лиственные породы). Ни один из видов растений или птиц не способен процветать на протяжении всей сукцессии, максимумы разных видов приходятся на разные точки временно́й шкалы. Хотя растения играют наиболее важную роль в качестве организмов, вызывающих изменения, это отнюдь не означает, что птицы играют в сообществе совершенно пассивную роль: распространение в новые области семян главных доминирующих растений из числа кустарников и лиственных деревьев целиком зависит от птиц и других животных. Терминальная, или климаксная, стадия — лес из дуба и гикори, а не буково-кленовый лес, как в предыдущем примере, что связано с региональными различиями в климате. Кивер (1950) показал, что органическое вещество и детрит, продуцируемые доминирующими в первый год мелколепестниками, сильно угнетают рост этих видов на второй год (фиг. 124, *Б*), ускоряя таким образом их смену астрами. Как уже говорилось в предыдущем разделе, возможно, что такие «химически индуцированные» сукцессии встречаются довольно часто. Подводя итоги, следует сказать, что, хотя климат и другие физические факторы контролируют состав сообществ и определяют климакс, важную роль в развитии сукцессии играют сами сообщества.

Вторичная растительная сукцессия в степных районах так же поразительна, как лесная, несмотря на то что в ней участвуют только травянистые растения. В 1917 г. Шантц описал сукцессию на заброшенных проселочных дорогах, по которым первые переселенцы пересекали степи центральных и западных штатов; впоследствии такую же в сущности последовательность описывали не один раз. Хотя в разных областях земного шара виды варьируют, общий характер сукцессии всюду одинаков. Сукцессия слагается из четырех последовательных ста-



Фиг. 124. Вторичная сукцессия в районе Пидмонта, на юго-востоке США.

А Главные доминирующие растения сукцессии, развившейся на заброшенных полях (прежде занятых хлопчатником, кукурузой и т. п.) на возвышенности (по Ю. Одуму). *Б.* Относительные размеры трех первых поселенцев, которые доминировали в последовательные годы: мелколепестника (*Leptilon-Erigeron*), астры (*Aster*) и бородача (*Andropogon*). Высота столбиков соответствует средней высоте растения, а ширина столбика — относительному диаметру его стебля (по Киверу, 1950). *В.* Постепенный переход от доминирования сосны к доминированию лиственных пород. Плотность измеряется числом деревьев на 100 м² (по Устингу, 1942).

дий: 1) стадия однолетних сорняков (2—5 лет); 2) стадия короткоживущих злаков (3—10 лет); 3) ранняя стадия многолетних злаков (10—20); 4) стадия климаксных злаков (достигается за 20—40 лет). Природе, таким образом, требуется от 20 до 40 лет, чтобы, начав на голом или изборожденном колеями грунте, «построить» степной климакс; точные сроки зависят от лимитирующих воздействий таких факторов, как влажность, выедание и т. п. Несколько засушливых лет подряд или чрезмерное выедание вызывают возврат сукцессии к стадии однолетних сорняков; насколько далеко может зайти такой возврат, зависит от силы воздействия.

Поскольку экологические сукцессии на суше описываются уже на протяжении нескольких десятилетий, в этой области создана очень обширная и специализированная терминология. Большую часть этих терминов первоначально ввел Ф. Клементс (1916) в своей основополагающей монографии о растительных сукцессиях и многочисленных других трудах и книгах. Как это часто бывает на раннем описательном этапе развития науки, многие из этих терминов мало способствуют пониманию рассматриваемых процессов. Поэтому мы не будем упоминать о большинстве терминов, предоставив ученым обсуждать их и решать, какие из них следует сохранить.

В водных местообитаниях сукцессию можно наблюдать так же, как и в наземных. Однако, как уже подчеркивалось, процесс развития сообщества в мелководных экосистемах (пруды, мелкие озера, прибрежные воды) обычно осложняется сильным притоком веществ и энергии, который может ускорять нормальное течение развития сообщества, останавливать его или поворачивать вспять. Так, небольшие пруды между дюнами, образованные отступающим озером Мичиган (табл. 38), быстро заполняются органическим веществом и осадками и становятся субстратом, на котором будет продолжаться наземная сукцессия. Сложная природа таких изменений выступает более наглядно в искусственных прудах и подпруженных озерах. Когда при создании водоема затопляют богатую почву или участок с большим количеством органического вещества (например, при затоплении заселенных площадей), первой стадией развития бывает высокопродуктивная стадия «цветения», для которой характерны интенсивное разложение, высокая активность микроорганизмов, обилие биогенных веществ, низкое содержание кислорода в придонном слое воды, но часто быстрый и энергичный рост рыбы. На этой стадии рыболовы очень счастливы! Когда же накопленные биогенные вещества рассеиваются и запасенная пища расходуется, водохранилище стабилизируется на некоторой пониженной продуктивности, более высоком содержании кислорода в придонном слое и более низком урожае рыбы. Эта стадия приносит рыболовам огорчение! Если водосбор хорошо защищен зрелой растительностью или почвы на площади водосбора неплодородны, то такая стабилизированная стадия может сохраняться в течение некоторого времени — своего рода «климакс». Однако эрозия и различные усиливаемые человеком источники поступления биогенных веществ обычно порождают длительную серию «переходных состояний», продолжающуюся до тех пор, пока водоем не окажется занесенным. Водохранилища на истощенных водосборах или на первично стерильных участках дают, конечно, обратную картину — низкая продуктивность вначале. Непонимание основных принципов экологической сукцессии и зависимости между водосбором и водохранилищем привело к многочисленным неудачам и разочарованиям при попытках человека поддерживать такие искусственные экосистемы. Как будет описано в разд. 3 этой главы, мелководные системы могут быть «импульсно стабилизированы» на вы-

ТАБЛИЦА 39

Распространение гнездящихся воробьиных птиц[1] во вторичной сукцессии в районе Пидмонта (Джорджия)

Доминирующая растительность	Разнотравье	Злаки	Злаки и кустарники			Сосновый лес		Климаксный лес из дуба и гикори	
«Возраст» сукцессии в изучавшемся районе, годы	1—2	2—3	15	20	25	35	60	100	150—200
Виды птиц (имеющие на данной стадии плотность популяции не ниже 5)[2]									
Саванный воробей (*Ammodramus savannarum*)	10	30	25						
Трупиал луговой (*Sturnella neglecta*)	5	10	15	2					
Овсянка *Spizella pusilla*			35	48	25	8	3		
Американская славка (*Geothlypis trichas*)			15	18					
Желтогрудная славка (*Icteria virens*)			5	16					
Кардинал *Richmondena cardinalis*			5	4	9	10	14	20	23
Тауи *Pipilo erythrophthalmus*			5	8	13	10	15	15	
Юнко *Aimophila aestivalis*				8	6	4			
Древесница *Dendroica discolor*				6	6				
Виреон белоглазый (*Vireo griseus*)				8		4	5		
Древесница *Dendroica pinus*					16	34	43	55	
Танагра *Piranga rubra*					6	13	13	15	10
Каролинский крапивник *Troglodytes lydovicianus*)						4	5	20	10
Каролинская синица (*Parus carolinensis*)						2	5	5	5
Комаролов *Polioptila caerulea*						2	13		13
Поползень *Sitta pusilla*							2	5	
Тиранн *Contopus virens*							10	1	3
Колибри							9	10	10
Хохлатая синица (*Parus bicolor*)							6	10	15
Виреон желтогорлый (*Vireo flavifrons*)							3	5	7
Древесница *Wilsonia citrina*							3	30	11
Виреон красноглазый (*Vireo olivaceus*)							3	10	43
Дятел *Dendrocopos villosus*							1	3	5
Дятел *Dendrocopos pubescens*							1	2	5
Тиранн *Myiarchus crinitis*							1	10	6
Дрозд *Hylocichla mustelina*							1	5	23
Американская кукушка (*Coccyzus americanus*)								1	9
Древесница *Mniotilta varia*									8
Древесница *Oporornis formosus*									5
Тиранн зеленый (*Empidonax virescens*)									5
Всего (вместе с редкими видами, не приведенными в таблице)	15	40	110	136	87	93	158	239	228

[1] Число занятых территорий или оценка числа пар на 100 акров (≈40 га).
[2] «Доминирующие» (по плотности) виды для каждой стадии:
а) разнотравье и злаки — *Ammodramus savannarum, Sturnella neglecta*:
б) злаки и кустарники — *Sturnella neglecta, Spizella pusilla, Geothlypis trichas*:
в) молодой сосновый лес (25—60 лет) — *Pipilio erythrophthalmus, Dendroica pinus, Piranga rubra*:
г) старый сосновый лес (с хорошо развитым лиственным подлеском) — *Richmondena cardinalis, Dendroica pinus, Thryothorus ludavicianus, Wilsonia citrina*:
д) климаксный лес из дуба и гикори — *Vireo olivaceus, Hylocichla mustelina, Richmondena cardinalis.*

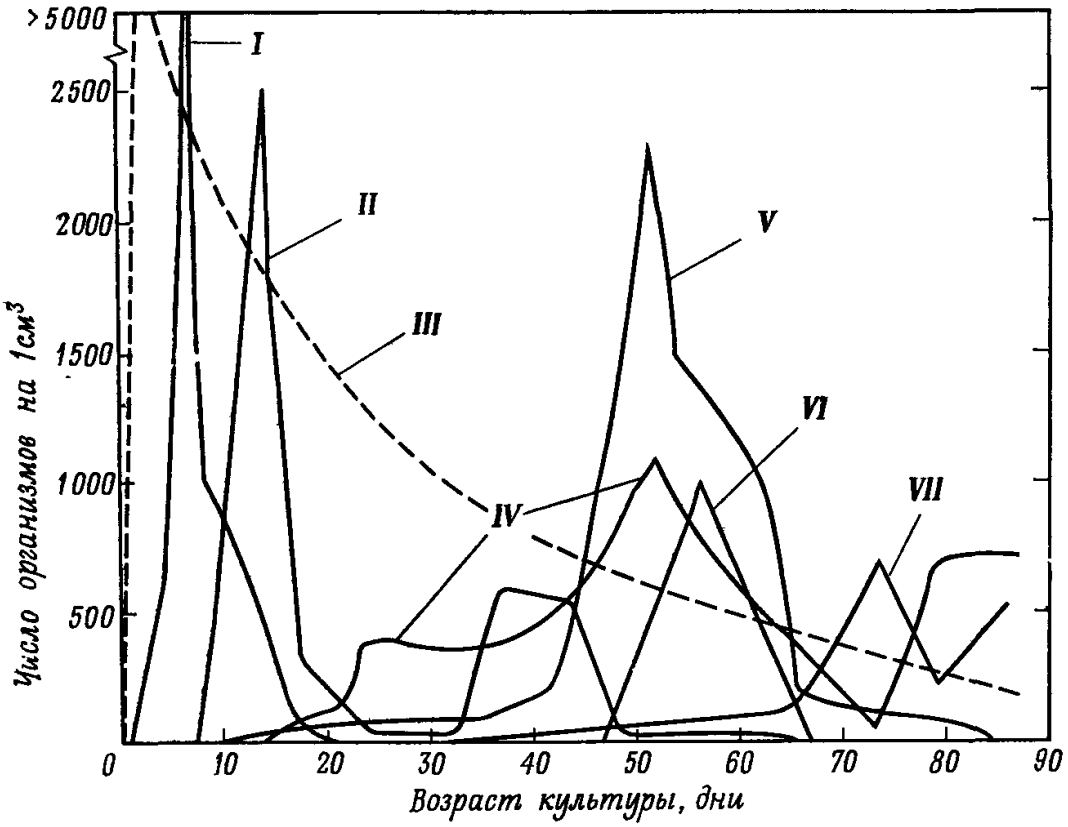
сокопродуктивном уровне благодаря использованию больших количеств энергии, поступающих в экосистему при колебаниях уровня воды.

Так как океаны, вообще говоря, находятся в стационарном состоянии и так как они химически и биологически стабилизированы на протяжении многих столетий, океанографов не интересовали экологические сукцессии. Однако, по мере того как в результате загрязнений равновесие в океанах начинает нарушаться, взаимодействие автогенных и аллогенных процессов будет, несомненно, привлекать большее внимание морских биологов. Изучение прибрежных вод уже внесло вклад в теорию, что иллюстрируется цитировавшимися выше важными работами Маргалефа. В другой работе Маргалеф (1967а) следующим образом суммировал свои наблюдения над изменениями, происходящими в сукцессионном градиенте в толще прибрежных вод:

1) возрастает средний размер клеток и относительное обилие подвижных форм в фитопланктоне;
2) продуктивность, или скорость деления, снижается;
3) изменяется химический состав фитопланктона, о чем можно судить, в частности, по растительным пигментам;
4) в составе зоопланктона наблюдается сдвиг от пассивных фильтраторов к более активным и селективным охотникам, который происходит в ответ на сдвиг от многочисленных мелких взвешенных пищевых частиц в сторону более редкой пищи, сконцентрированной в виде более крупных частиц и распределенной в более организованной (стратифицированной) среде;
5) общий перенос энергии на поздних стадиях сукцессии может быть снижен, но его эффективность, вероятно, повышается (этот вид эффективности обсуждался в гл. 3, разд. 5).

Сукцессия организмов на различных субстратах привлекает большое внимание из-за практической важности «обрастания» днищ судов и причалов усоногими ракообразными и другими сидячими морскими организмами. Изучение морских вод подтвердило также *эктокринную теорию сукцессии* (объяснение этого термина см. в гл. 2, разд. 3), состоящую в том, что органические выделения одного набора популяций стимулируют его замену другим набором популяций (см. Смайда, 1963).

Последний пример гетеротрофной сукцессии в культуре сенного настоя взят из классических экспериментов Вудруффа. Если прокипятить сено и дать полученной таким образом культуральной среде постоять некоторое время, в ней разовьется пышная культура бактерий. Если затем добавить к ней немного прудовой воды (содержащей зачатки культур различных простейших), то, как обнаружил Вудруфф, произойдет определенная сукцессия популяций простейших со сменой доминантных форм (фиг. 125). В этой ситуации количество энергии достигает максимума вначале, а затем уменьшается. Если не добавлять новую среду или не переводить систему в автотрофный режим, то она в конечном счете прекращает свое существование и все организмы погибают или переходят в покоящиеся стадии (споры, цисты и т. п.). Такая система резко отличается от предыдущих примеров автотрофных сукцессий, в которых поток энергии продолжается неопределенно долго. Микрокосм сенного отвара служит хорошей моделью сукцессии, происходящей в гниющих стволах деревьев, в трупах животных, фекалиях и на вторичных стадиях обработки сточных вод. Его можно рассматривать также как модель сукцессии, «катящейся под гору», которая должна ассоциироваться с эксплуатацией залежей горючих ископаемых человеком! Во всех этих примерах мы имеем дело с рядом переходных ста-



Фиг. 125. Сукцессия в культуре сенного отвара со сменой доминирующих видов. Это лабораторный пример гетеротрофной сукцессии.

I — монады; *II* — инфузории *Colpoda*; *III* — гетеротрофные бактерии; *IV* — туфельки; *V* — брюхоресничные инфузории; *VI* — амебы; *VII* — сувойки.

дий понижающегося энергетического градиента, причем стационарного состояния достичь невозможно.

В лабораторной модели микроэкосистемы можно скомбинировать автотрофную и гетеротрофную сукцессии, если пробы из уже развитых систем добавить в среду, обогащенную органическим веществом. Горден и др. (1969) измерили поток энергии и описали сукцессию в такой системе. Вначале, когда «цветут» гетеротрофные бактерии, система становится мутной, затем, когда нужные водорослям биогенные и ростовые вещества (в частности, тиамин) благодаря активности бактерий поступают в среду, система становится ярко-зеленой. Это, конечно, хорошая модель искусственной эвтрофикации.

2. КОНЦЕПЦИЯ КЛИМАКСА

Определения

Терминальным, или стабильным, сообществом развивающейся серии является климаксное сообщество; это самоподдерживающееся сообщество, находящееся в равновесии с физическим местообитанием. В климаксном сообществе в отличие от развивающихся и других нестабильных стадий отсутствует, по-видимому, годовая чистая продукция органического вещества. Иными словами, годовая продукция сообщества и «импорт» уравновешиваются годовым потреблением и «экспортом» (фиг. 121 и 122). Удобно, хотя и несколько произвольно, различать для данной зоны: 1) единственный *климатический климакс,* находящийся в равновесии с общими климатическими условиями; 2) различное число *эдафических климаксов,* изменяющихся в зависимости от локальных условий субстрата. Первый климакс — это то теоретическое сообщество, к достижению которого направлено все раз-

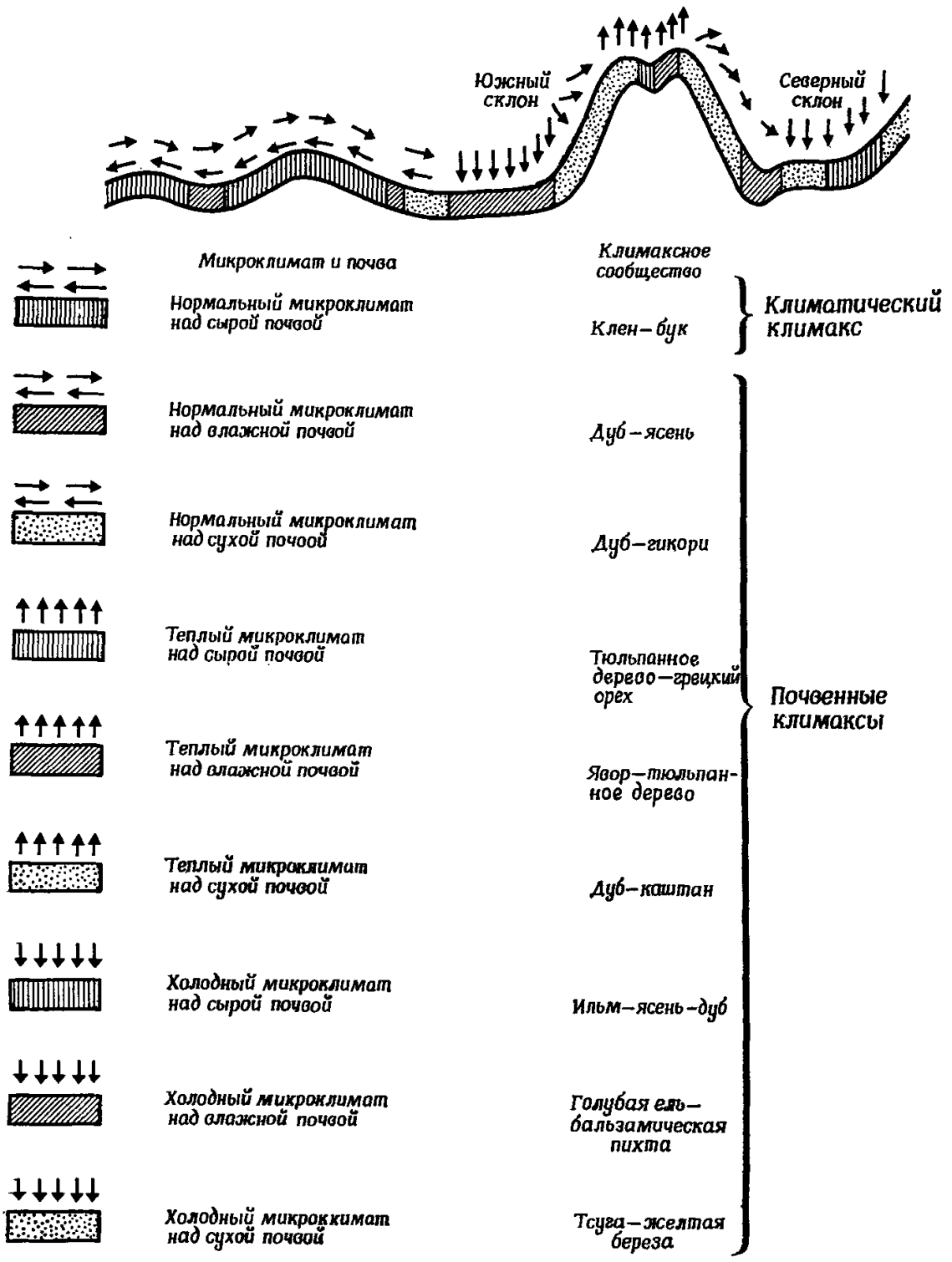
вите сукцессии в данном районе; оно реализуется там, где физические условия субстрата не столь экстремальны, чтобы изменять воздействие преобладающего климата. В тех местах, где рельеф местности, почва, водоемы, пожары и другие факторы препятствуют развитию климатического климакса, сукцессия заканчивается эдафическим климаксом.

Объяснения и примеры

Представление о том, что автогенное развитие неизбежно приводит к стабильному сообществу, широко принято, поскольку оно исходит из глубоких наблюдений и здравой теории[1]. Однако по интерпретации этого представления экологи делятся на две школы. Согласно концепции «моноклимакса», в любой зоне возможен лишь один климакс, по направлению к которому развиваются, хотя и медленно, все сообщества. Согласно концепции «поликлимакса», нельзя считать реальным, что все сообщества в данной климатической зоне придут к одному и тому же, несмотря на все разнообразие физической среды. Нельзя также рассчитывать, что под влиянием данного сообщества все местообитания достигнут какого-то единого уровня за приемлемые отрезки времени, сопоставимые с продолжительностью жизни человека (или в несколько раз большими!). Удобный компромисс между этими двумя точками зрения — признание единственного теоретического климатического климакса и различного (в зависимости от изменчивости субстрата) числа эдафических климаксов. Как указывалось в гл. 7, сложные ситуации следует анализировать в терминах «констант» и «переменных». Таким образом, климатический климакс — это теоретическая константа, с которой можно сравнивать наблюдаемые условия. При этом становится возможным измерить степень отклонения от теоретического климакса, если оно наблюдается, и легче определить факторы, ответственные за это отклонение, поскольку имеется некий исходный «эталон» для сравнения. Одна из важных причин необходимости сохранить нетронутые уголки природы состоит в том, что для каждой обширной географической области следует иметь естественный климакс, с которым можно было бы сравнивать различные окультуренные ландшафты.

Эти концепции лучше проиллюстрировать на частном примере. На фиг. 126 изображена схема рельефа южной части провинции Онтарио и стабильные биотические сообщества, связанные с различными физическими условиями. В равнинных или слабо холмистых местностях, где почва хорошо дренируется, но влажна, терминальная стадия сукцессии представлена кленово-буковым сообществом (доминирующие растения — сахарный клен и бук). Так как этот тип сообщества вновь и вновь можно встретить во всех местах со слабо расчлененным рельефом и умеренным дренажем, считается, что таким должен быть нормальный, немодифицированный климакс в данном районе. Там, где почва более влажная или более сухая, чем в норме (несмотря на воздействие сообществ), мы встречаем несколько отличные типы терминальных сообществ. Еще большие отклонения от климатического климакса наблюдаются на крутых южных склонах, где микроклимат теплее, или в глубоких долинах и на северных склонах, где микроклимат холоднее (величина этих различий показана на фиг. 62). Эти климаксы часто похожи на климатические климаксы, находящиеся соответственно

[1] Многие советские экологи и биоценологи считают «климакс» не «завершающим», а наиболее стойким при существующих условиях сообществом. Концепция «саморазвития» биогеоценозов лежит в основе представлений акад. В. Н. Сукачева, отнюдь не исключая существования высокостабильных фаз (см. «Основы лесной биогеоценологии», изд-во «Наука, М., 1964). — *Прим. ред.*



Фиг. 126. Климатический и эдафические климаксы на юге провинции Онтарио (по Хиллсу, 1952).

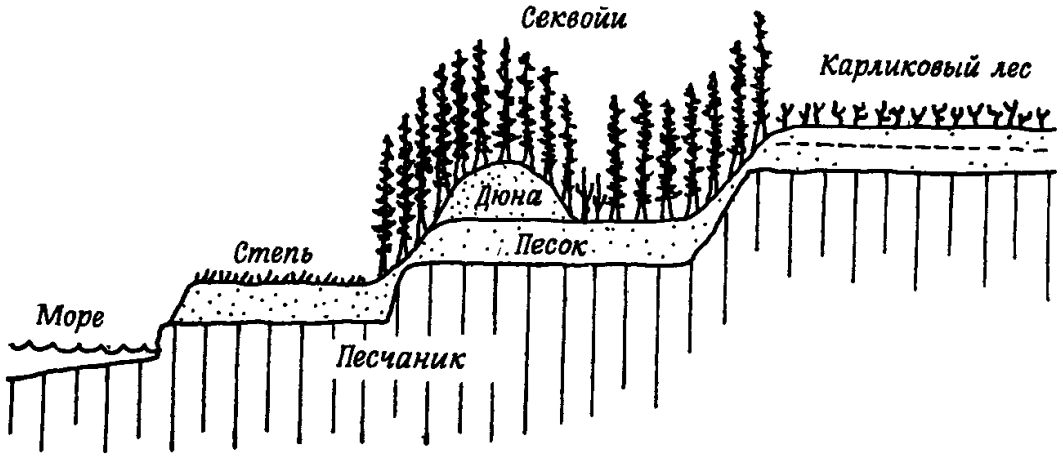
южнее или севернее. Таким образом, как показано на фиг. 126, там, где имеются нормальные климатические и почвенные условия, мы находим климатический климакс, а при разнообразных локальных комбинациях измененных условий климата и дренажа — различные эдафические климаксы.

Теоретически сообщество дуб — гикори на сухой почве, например, должно, если оно располагает неопределенно длительным временем, обогатить почву органическими веществами и повысить ее способность к удержанию влаги, что приведет в конечном итоге к сообществу клен — бук. Мы не знаем, произойдет ли это на самом деле, так как у нас очень мало данных о такого рода изменениях и так как наблю-

дения в нетронутых областях не проводились в течение достаточно длительного времени. И напротив, в благоприятных условиях кленово-буковое сообщество может развиться за 200 лет или меньше, даже если все началось с вспаханного поля! Создается впечатление, что если биотическое сообщество начинает развиваться в суровых физических условиях, например на крутом склоне или в глубоком овраге, оно никогда не окажется способным преодолеть «препятствия» и климатический климакс не будет достигнут. В любом случае практичнее рассматривать сообщества в таких ситуациях, как эдафические климаксы, которые остаются достаточно стабильными на периоды времени, сравнимые с продолжительностью жизни человека, и, вероятно, не изменятся до тех пор, пока не произойдет изменений климата или геологического строения субстрата. Иными словами, вопрос о климатическом и эдафическом климаксах вновь упирается в тот пункт, о котором говорилось в предыдущем разделе. Упорядоченный процесс изменения, который мы определяем как экологическую сукцессию, происходит в результате изменений окружающей среды, осуществляемых самими организмами.

Чем более экстремальны физические условия субстрата, тем труднее становится модификация окружающей среды и тем больше вероятность того, что развитие сообщества прекратится (или по меньшей мере замедлится до незаметного «сползания»), не достигнув условий равновесия с региональным климатом.

На фиг. 127 приведен драматический пример климакса, контролируемого частными почвенными условиями. На одном прибрежном участке северной части Калифорнии лес из гигантских секвой растет бок о бок с карликовым лесом из крошечных, чахлых деревьев. Как видно на схеме, один и тот же песчаник подстилает эти леса, но карликовый лес встречается там, где водонепроницаемый горизонт залегает близко к поверхности, сильно ограничивая рост корней, а также движение воды и питательных веществ. Растительность, достигшая равновесных условий, или климакса, в этой частной ситуации, почти полностью отличается по видовому составу и структуре от растительности прилежащих районов, где водонепроницаемый горизонт либо отсутствует, либо залегает глубоко.



Фиг. 127. Эдафические климаксы на прибрежном участке в северной Калифорнии, район Мендосино (Дженни, Аркли и Шульц, 1969).

На примыкающих друг к другу морских террасах с одинаковой материнской породой (горизонт С) — пляжевые отложения и песчаники — растут лес из высоких секвой и карликовый хвойный лес. Хвойный лес чахлый и низкорослый, потому что сцементированный окислами железа горизонт В залегает примерно на глубине 45 см от поверхности. Почва над непроницаемой подстилающей породой очень кислая (pH 2,8—3,9) и бедна Ca, Mg, K, P и другими веществами. По крайней мере одна из доминирующих карликовых сосен является экотипом (см. стр. 143), специально адаптированным к этим крайним почвенным условиям.

Интересную концепцию представляет собой концепция *катастрофического,* или *циклического, климакса.* Примером могут служить заросли чапарраля в Калифорнии (фиг. 197). Здесь результатом биотического развития является кустарниковый климакс, особенно подверженный «катастрофам», в данном случае — естественным пожарам, которые уничтожают не только зрелую растительность, но и продуцируемые ею антибиотики. Затем происходит быстрое развитие травянистой растительности, продолжающееся до тех пор, пока не восстановится доминирующий кустарник. У экосистемы этого типа имеется, следовательно, естественный циклический климакс, контролируемый взаимодействием пожара и антибиотиков (гл. 7, разд. 18).

Другим примером служит еловый лес, в котором при периодических вспышках вредителей погибают крупные зрелые деревья, что способствует энергичному росту молодых деревьев, в значительной части избегающих повреждения. Макдональд (1965) полагает, что ель и вредители образуют естественную самоподдерживающуюся систему и что попытки бороться со вспышками вредителей при помощи инсектицидов оказались бесплодными, принося больше вреда, чем пользы (гл. 7, разд. 10).

Процент площадей, способных поддерживать сообщества климатического климакса, очень различен в разных областях. Когда первые поселенцы достигли Великих равнин, бóльшая часть этой области с ее мощной почвой была покрыта климаксной степью. Напротив, на юго-востоке, на песчаной «геологически более молодой» низменной прибрежной равнине климатический климакс (вечнозеленый широколиственный лес) и в то время был такой же редкостью, как и сейчас. Бóльшая часть прибрежной равнины занята эдафическими климаксами или их последовательными стадиями (см. также стр. 496—498). Напротив, можно считать, что океаны, занимающие геологически древние бассейны, как уже указывалось, представляют собой климаксы в той мере, в какой это касается развития сообщества.

Обычно критерием того, является ли данное сообщество климаксным или нет, служит видовой состав. Однако одного этого критерия часто оказывается недостаточно, так как видовой состав может ощутимо изменяться в ответ на сезонные и кратковременные колебания погоды даже в экосистеме, которая в целом остается стабильной. Как уже указывалось, хорошим показателем может служить отношение P/R или другие функциональные критерии. Полезны различные статистические соотношения, например отношение пигментов (см. стр. 84), время оборота (которое больше в климаксе, чем на стадиях развития), коэффициенты вариации, показатели сходства и другие индикаторы стабильности.

Человек, конечно, во многом влияет на развитие сукцессии и достижение климаксов. Когда стабильное сообщество, не представляющее собой климатический или эдафический климакс для данной местности, поддерживается человеком или домашними животными, то его удобно обозначить как *дисклимакс* (т. е. нарушенный климакс) или *антропогенный субклимакс* (т. е. порожденный человеком). Например, чрезмерный выпас может породить пустынное сообщество из креозотовых кустарников, мескитовых деревьев и кактусов там, где по условиям локального климата могла бы сохраняться степь. Пустынное сообщество в данном случае — дисклимакс, а степь — климатический климакс.

Пустынное сообщество в таких условиях является свидетельством бесхозяйственности человека, тогда как пустынное сообщество в области с настоящим пустынным климатом следует считать естест-

венным состоянием. Интересное сочетание эдафического климакса и дисклимакса наблюдается на обширных пространствах степных районов Калифорнии, где интродуцированные виды однолетников почти полностью заменили местные злаки прерий. Интенсивно исследуя эти степи, Мак-Нафтон (1968) нашел, что на почвах, развитых на песчаниках, биомасса, продуктивность, соотношения доминирования и разнообразия и флористический состав стабилизированных сообществ заметно отличаются от соответствующих показателей для сообществ на серпентинитовых почвах, которые содержат очень мало кальция и очень много магния (гл. 5, разд. 3).

Сельскохозяйственные экосистемы, которые долгое время были стабилизированы, определенно можно рассматривать как климаксы (или, если угодно, дисклимаксы). К сожалению, многие севообороты, особенно принятые сейчас в тропических областях и в орошаемых пустынях, никоим образом нельзя считать стабильными, так как эти системы подвержены эрозии, выщелачиванию, засолению и нашествиям вредителей.

Как уже указывалось, поддержание высокой продуктивности таких систем требует все возрастающих «дотаций» от человека. В следующем разделе об этом будет сказано больше.

3. ПРИМЕНИМОСТЬ ТЕОРИИ РАЗВИТИЯ ЭКОСИСТЕМЫ К ЭКОЛОГИИ ЧЕЛОВЕКА

Определения

Принципы развития экосистемы имеют важное касательство к взаимоотношениям между человеком и природой, так как стратегия «наибольшей защиты» (т. е. стремление достигнуть максимальной поддержки сложной структуры биомассы), характеризующая экологическое развитие, часто вступает в противоречие со стремлением человека получить «максимум продукции», иными словами получить наивысший возможный урожай.

Осознание экологической основы этого конфликта между человеком и природой — первый шаг в установлении рациональной системы землепользования.

Объяснения

Основной конфликт между стратегиями человека и природы изображен на фиг. 122. Отношения типа «цветения», проявляемые 30-дневным микрокосмом или 30-летним лесом, иллюстрируют современные идеи человека о том, как следует управлять природой. Например, цель современного сельского или интенсивного лесного хозяйства — получение высоких урожаев легко убираемых продуктов, с тем чтобы доля урожая на корню, которая остается и накапливается в ландшафте, была как можно меньше; иными словами, хозяйство направлено на достижение высокого показателя P/B. Что же касается стратегии природы, то она направлена, как видно по результату сукцессионного процесса, в сторону обратной эффективности — высокого показателя B/P, о чем свидетельствуем характер кривых в правой части фиг. 122. Человек старается получить как можно больше «продукции» с ландшафта, развивая и поддерживая экосистемы ранних стадий сукцессии, обычно монокультуры. Но ведь людям нужны не только пища и одежда; им необходима также сбалансированная по CO_2 и O_2 атмосфера, клима-

тический буфер, который обеспечивают океаны и зеленые массивы, чистая (т. е. непродуктивная) вода для культурных и промышленных нужд.

Многие необходимые для жизни ресурсы, не говоря уже о тех, которые необходимы для удовлетворения эстетических потребностей и для отдыха, лучше обеспечивают менее «продуктивные» ландшафты. Иными словами, ландшафт — это не только склад запасов, но еще и «ойкос» — дом, в котором мы должны жить.

До последнего времени человечество принимало более или менее как должное, что природа обеспечивает ему газообмен, очистку вод, круговороты питательных веществ и другие защитные функции самоподдерживающихся экосистем.

Так было до тех пор, пока численность населения земного шара и вмешательство человека в окружающую среду не возросли до такой степени, что начали влиять на региональное и глобальное равновесие. Самый благоприятный для жизни ландшафт — это такой, в котором имеются разнообразные поля, леса, озера, реки, дорожные обочины, болота, морские берега и «пустоши» — иными словами, смесь сообществ разных экологических возрастов. Как индивидуумы мы более или менее инстинктивно окружаем свои жилища защитным, несъедобным прикрытием (деревьями, кустарниками, травой) и в то же самое время стараемся вытянуть лишние бушели из хлебного поля. Мы все считаем, что пашня — это, конечно, «хорошая штука», но большинство из нас не согласилось бы жить на ней, а занять под пашни всю обширную поверхность биосферы было бы просто самоубийством.

Поскольку одну и ту же систему невозможно оптимизировать по двум несовместимым критериям, вырисовываются два возможных решения дилеммы: либо мы должны все время искать какой-то компромисс между количеством урожая и качеством жизненного пространства, либо мы должны продумать такой план расчленения ландшафта, при котором можно было бы на разных участках поддерживать высокопродуктивный и преимущественно протективный типы в качестве отдельных единиц, к которым применяется совершенно различная стратегия (стратегия при этом варьирует от, например, интенсивного производства зерна, с одной стороны, до сохранения совершенно нетронутой природы — с другой).

Если теория развития экосистемы состоятельна и применима при планировании, то так называемая *стратегия многоцелевого использования,* о которой мы столько слышим, осуществима только при помощи одного или обоих этих подходов, потому что в большинстве случаев планируемые множественные цели противоречат одна другой. Поэтому естественно исследовать некоторые примеры стратегии компромисса и стратегии расчленения.

Импульсная стабильность

Более или менее регулярные, но резкие физические возмущения, поступающие извне, могут поддерживать экосистему на некоторой промежуточной стадии развития, порождая, так сказать, компромисс между молодостью и зрелостью. Хорошим примером этого представляются «экосистемы с колеблющимся уровнем воды». Лиманы и литоральная зона вообще остаются на ранних, относительно плодородных стадиях благодаря приливам, поставляющим энергию для быстрого круговорота биогенных веществ. Сходным образом пресноводные болота, например в Национальном парке Эверглейдс во Флориде, поддерживаются на ранней стадии сукцессии сезонными колебаниями уровня воды. Сухой се-

зон вызывает ускоренное аэробное разложение накопленного органического вещества, в результате чего освобождаются питательные вещества, которые при затоплении поддерживают расцвет продуктивности во влажный сезон. Жизненные циклы многих организмов тесно связаны с этой периодичностью. Лесной аист, например, размножается, тогда, когда уровень воды спадает. Мелкие рыбешки, которыми он питается, скапливаются в пересыхающих лужах и становятся легкой добычей.

Если уровень воды остается высоким ко времени наступления сухого сезона или недостаточно повышается во влажный сезон, аист не гнездится (Коль, 1964). Стабилизация уровня воды в болотах в парке Эверглейдс при помощи плотин, шлюзов и водохранилищ, как это рекомендуют некоторые лица, по мнению автора, способствовала бы не сохранению этих водоемов в их настоящем виде, а такому же их разрушению, как и при максимальном дренировании.

Без периодических спусков воды и просушки мелководные бассейны заполнились бы органическим веществом и произошла бы сукцессия от современного прудово-прерийного ландшафта к кустарниковому или заболоченному лесу.

Вызывает удивление, что людям так трудно оценить всю важность периодических изменений уровня воды в естественной ситуации, такой, как в парке Эверглейдс, когда подобные изменения лежат в основе одного из наиболее древних способов производства пищи человеком. Периодическое заполнение и осушение прудов на протяжении многих веков было одним из обычных приемов в рыбоводстве как в Европе, так и на Востоке. Другой пример — затопление, осушение и аэрация почвы при выращивании риса. Рисовые поля, таким образом, представляют собой культурный аналог природных болот или литоральной экосистемы.

Другим физическим фактором, периодические воздействия которого имели жизненно важное значение для человека и природы на протяжении столетий, является огонь. Как описывалось в гл. 4, целые биоты, такие, как африканские степи и калифорнийский чапарраль, адаптировались к периодическим пожарам, образовав то, что экологи часто называют «пирогенным климаксом». На протяжении многих веков человек сознательно использовал пожары для поддержания таких климаксов или для возвращения сукцессии на какую-нибудь из ранних стадий.

Контролируемый пожарами лес (фиг. 59) дает меньший урожай древесины, чем лесное хозяйство, которое состоит из молодых деревьев примерно одинакового возраста, расположенных рядами и выращиваемых при коротком севообороте (фиг. 204), но он создает лучший защитный покров для ландшафта, дает древесину более высокого качества и служит убежищем для птиц — объектов спортивной охоты (перепела, дикие индейки и т. д.), которые не выживают в лесных хозяйствах. Пирогенный климакс, следовательно, представляет собой пример компромисса между продуктивностью и простотой, с одной стороны, и защитой и разнообразием — с другой.

Следует подчеркнуть, что импульсная стабильность действует только в том случае, когда сообщество в целом (т. е. не только растения, но также животные и микроорганизмы) адаптировано к некоторой определенной интенсивности и частоте возмущений. Адаптация (возникающая под действием отбора) требует времени, измеряемого по эволюционной шкале.

Большинство физических стрессов, создаваемых человеком, слишком внезапны, слишком интенсивны или слишком аритмичны, чтобы

могла возникнуть адаптация на уровне экосистемы; по этому они приводят к сильным колебаниям, а не к стабильности. По крайней мере во многих случаях попытки приспособить естественно адаптированные экосистемы к хозяйственным нуждам, вероятно, дадут лучшие результаты, чем полная их переделка.

Перспективы ведения сельского хозяйства на основе детрита

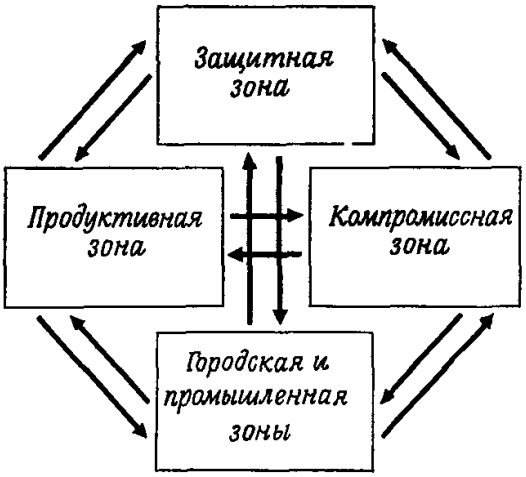
Как было показано выше, в зрелых экосистемах гетеротрофная утилизация первичной продукции в значительной мере связана с потреблением разлагаемого детрита. Нет причин, по которым человек не мог бы увеличить использование детрита и получать таким образом пищевые и другие продукты от экосистем, относящихся скорее к протективным. Это вновь означало бы компромисс, так как «сиюминутный» урожай не был бы при этом таким высоким, как при непосредственной эксплуатации пастбищной пищевой цепи. Сельское хозяйство, основанное на детрите, имеет, однако, ряд компенсирующих преимуществ. Современное сельское хозяйство основано на селекции растений на быстрый рост и пищевую ценность, что, конечно, делает их восприимчивыми к насекомым-вредителям и болезням. Следовательно, чем интенсивнее мы ведем отбор на такие признаки, как сочные листья и быстрый рост, тем больше усилий мы должны затрачивать на химические средства борьбы с болезнями, а это в свою очередь повышает вероятность отравления полезных животных, не говоря уже о самом человеке. Почему бы не практиковать также и обратную стратегию: отбор малосъедобных растений или растений, вырабатывающих в процессе роста свои собственные системные инсектициды, с последующей переработкой чистой продукции в продукты питания путем микробиологического или химического обогащения на пищевых фабриках? Тогда мы могли бы направить биохимические исследования на изучение процессов обогащения, вместо того чтобы отравлять наше жизненное пространство химическими ядами! Производство силоса из малоценного корма путем ферментации служит примером такого рода процесса, уже широко используемого человеком. Другой пример — разведение детритоядных рыб на Востоке.

«Перекрыв» детритную пищевую цепь, человек может также получать значительный урожай от многих природных систем, не подвергая глубоким изменениям и не нарушая их протективную и эстетическую ценность.

Блоковая, или камерная, модель

Компромиссные системы, хотя они часто оказываются удачными, не только не пригодны, но и нежелательны для ландшафта в целом. Больший упор следует делать на расчленение, с тем чтобы экосистемы, растущие, стационарные и промежуточные, можно было совместить с городскими и промышленными районами ко взаимной выгоде. Зная коэффициенты переноса, определяющие поток энергии и движение веществ и организмов (в том числе человека) между отдельными блоками, можно будет определить, используя аналоговую вычислительную технику, оптимальные размеры и емкость каждой зоны. Мы можем для примера начать с упрощенной модели, показанной на фиг. 128 и состоящей из четырех блоков, равных по площади. Расчленение произведено согласно основному биофункциональному критерию, т. е. в соответствии с тем, является ли данная зона: 1) продуктивной, 2) защитной, 3) компромиссной между двумя предыдущими или 4) промышленно-городской. Непрерывно уточняя в соответствии с реальной ситуацией коэффициенты пе-

реноса и увеличивая или уменьшая размеры и емкость каждого блока на основании результатов машинного моделирования, можно объективно установить пределы, которые обязательно должны быть наложены на каждый блок для поддержания локального и глобального равновесия в обмене необходимой для жизни энергией и питательными веществами. Системный анализ дает по меньшей мере один подход к разрешению основной дилеммы, заключенной в вопросе: как узнать, что мы берем слишком много? Системный анализ позволяет также оценить сток энергии, навязанный экосистеме загрязнениями, радиацией, сбором продукции и другими стрессами (Г. Одум, 1967).



Фиг. 128. Блоковая модель основных необходимых человеку типов среды обитания, расчленеиных в соответствии с потребностями развития экосистемы и ресурсов жизненного цикла (объяснения в тексте).

Для осуществления любого плана разделения на зоны необходимо, конечно, приложить известные усилия по выявлению различных зон ландшафта и ограничению использования некоторых сухопутных и водных пространств. Несмотря на существование общепринятых правил разделения на зоны в городах, они малоэффективны, потому что зональные ограничения слишком легко нарушаются под нажимом «сиюминутных» нужд экономики и населения. Разделение ландшафта на зоны потребует совершенно новых подходов, в частности создания постоянных полномочных комиссий по планированию и охране окружающей среды. Потребуется более широкое использование административных мер, регламентирующих таксацию рельефа, ограничение пользования, улучшение обзора живописных мест и отчуждение ряда участков, если мы хотим отнести достаточно значительные участки суши и воды к категории «охраняемых». Некоторые штаты (например, Нью-Джерси и Калифорния), в которых загрязнения и перенаселенность приняли угрожающие размеры, предпринимают первые шаги в этом направлении, введя закон, который предписывает перевести как можно больше незанятых земель в статус «охраняемых», что позволит уберечь качество окружающей среды в целом. В некоторых, но не во всех штатах большие пространства заняты заповедными лесами, национальными парками и другого рода заповедниками. То обстоятельство, что такие участки не подвергаются сейчас эксплуатации, дает нам время для ускоренных экологических исследований и выработки программ, необходимых для того, чтобы установить, какое соотношение разных типов ландшафта может обеспечить удовлетворительное равновесие между человеком и природой. Открытый океан, например, следует навсегда сохранить как защитную зону, а не как продуктивные территории, потому что океан — регулятор биосферы (гл. 2). Море контролирует климат, а также замедляет и регулирует скорость разложения и регенерации биогенных веществ, создавая и сохраняя, таким образом, высокоаэробную наземную среду, к которой адаптированы высшие формы жизни, в том числе человек. Эвтрофикация океана в последней отчаянной попытке прокормить население суши могла бы оказать отдаленный неблагоприятный эффект на газовый и тепловой баланс атмосферы.

До тех пор пока мы не научимся более точно определять, до каких пределов можно безнаказанно развивать интенсивное сельское хозяй-

ство и «расползание» городов за счет защитных частей ландшафта, было бы безопаснее сохранять ландшафт, насколько это возможно, в неприкосновенности. Поэтому сохранение определенных участков в их естественном состоянии — не какая-то дополнительная роскошь, а выгодное вложение капитала. Может оказаться также, что ограничения в использовании суши и воды — единственный практический способ избежать перенаселения или чрезмерной эксплуатации ресурсов или одновременно того и другого[1]. Примечательно, что ограничение использования земли — это аналог природного регулирующего механизма, известного как «территориальное поведение». При помощи этого механизма многие виды животных избегают скученности и вызываемого ею стресса (гл. 7, разд. 15).

4. ЭВОЛЮЦИЯ ЭКОСИСТЕМЫ

Определения

Как и при описанном в предыдущих разделах этой главы развитии в течение коротких промежутков времени, долговременная эволюция экосистемы формируется под влиянием 1) аллогенных (внешних) сил, таких, как геологические и климатические изменения; 2) автогенных (внутренних) процессов, обусловленных активностью живых компонентов экосистемы. Первые экосистемы, существовавшие 3 млрд. лет назад, были населены мельчайшими анаэробными гетеротрофами, существовавшими за счет органического вещества, синтезируемого в абиотических процессах. Затем последовало возникновение и популяционный взрыв автотрофных водорослей, преобразовавших восстановительную атмосферу в кислородную. На протяжении длительного геологического времени организмы эволюировали и возникали системы, все возрастающие по сложности и разнообразию, которые 1) могли контролировать атмосферу и 2) содержали в себе все более крупные и высокоорганизованные виды многоклеточных. Считается, что в пределах этого компонента сообщества эволюционные изменения осуществляются главным образом путем *естественного отбора, действующего на видовом или более низком уровне.* Однако возможно, что естественный отбор на более высоких уровнях также играет важную роль, особенно 1) *сопряженная эволюция,* т. е. взаимный отбор зависящих друг от друга автотрофов и гетеротрофов, и 2) *групповой отбор,* или *отбор на уровне сообществ,* который ведет к сохранению признаков, благоприятных для группы в целом, даже если они неблагоприятны для конкретных носителей этих признаков.

Объяснения

На фиг. 129 изображена грубая схема эволюции организмов и кислородной атмосферы, сделавшей нашу биосферу совершенно уникальным явлением в Солнечной системе. В настоящее время считается общепринятым, что, когда свыше 3 млрд. лет назад на Земле зародилась жизнь, атмосфера содержала азот, аммиак, водород, окись углерода, метан и водяной пар, но свободный кислород в ней отсутствовал (см. Беркнер и Маршалл, 1964, 1965; Дрейк (ред.), 1968; Тэппен, 1968;

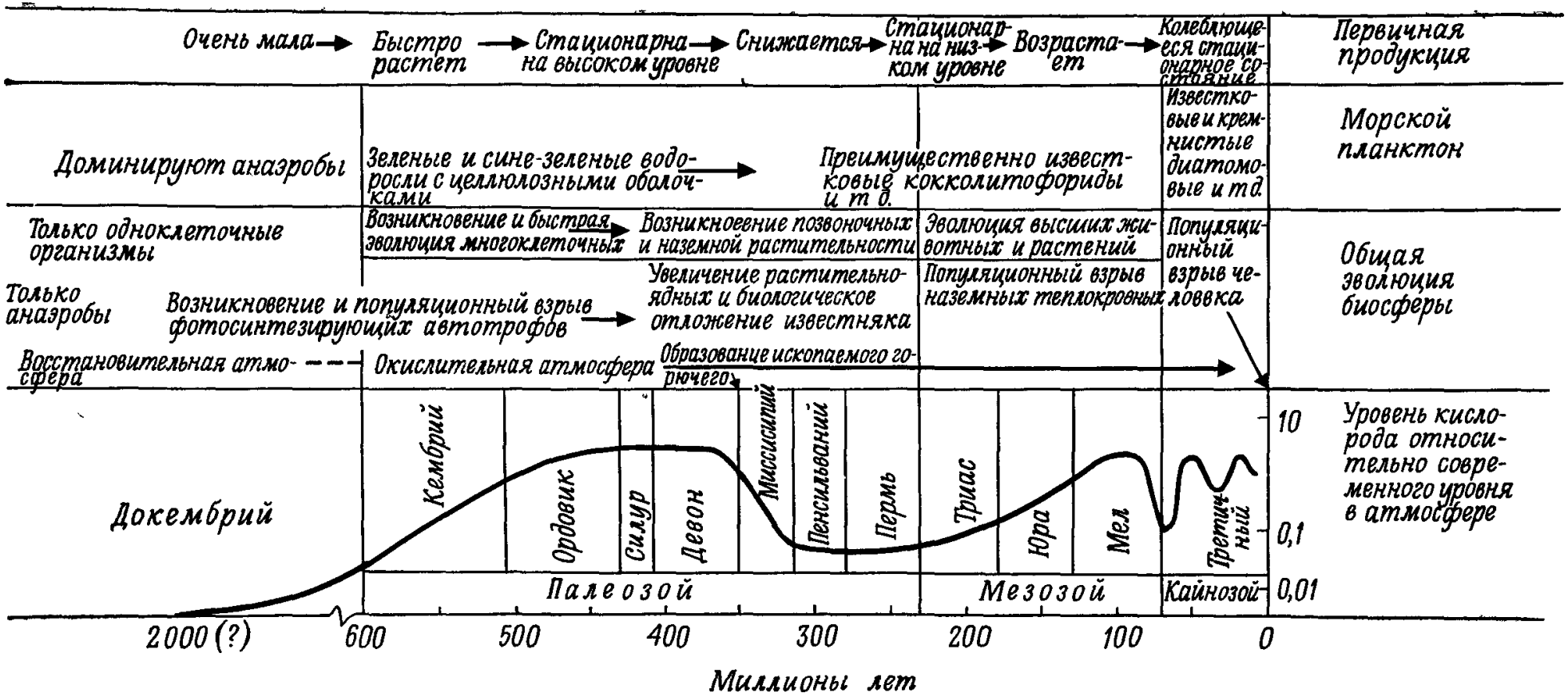
---

[1] В социалистическом обществе имеется и много других возможностей, а главное — плановое хозяйство с его интегральным планированием. Огромную роль в обеспечении продуктами питания будеть играть, вероятно, биогенный и абиогенный синтез органических веществ. — *Прим. ред.*

Кальвин, 1969). Атмосфера Земли содержала также хлор, сероводород и другие газы, ядовитые для многих из живущих сейчас на Земле организмов. Состав атмосферы в то время в значительной степени определялся вулканическими газами; вулканическая деятельность была гораздо более активна, чем сейчас. Из-за отсутствия кислорода не существовало и слоя озона, экранирующего губительное ультрафиолетовое излучение Солнца, которое, таким образом, достигало поверхности суши и воды. Это излучение убило бы любые живые организмы, но, как это ни странно, считается, что именно оно породило химическую эволюцию, приведшую к возникновению сложных органических молекул, таких, как аминокислоты, которые послужили блоками для построения примитивных живых систем.

Очень малое количество кислорода, образуемого за счет абиотических процессов, например при разложении водяного пара под действием ультрафиолета, могло обеспечить достаточное количество озона, чтобы создать некоторую защиту от самого ультрафиолетового излучения. До тех пор пока атмосферного кислорода и озона было мало, жизнь могла развиваться только под защитой слоя воды. Первыми живыми организмами были дрожжеподобные анаэробы, которые получали энергию, необходимую для дыхания, путем брожения. Так как брожение гораздо менее эффективно, чем аэробное дыхание с потреблением кислорода (гл. 2, разд. 3), примитивная жизнь не могла эволюционировать дальше одноклеточной стадии. Снабжение примитивных организмов пищей также было очень ограничено; их питание, по-видимому, зависело от медленно опускающихся на дно органических веществ, синтезируемых под действием радиации в верхних слоях воды, куда не могли отважиться проникнуть эти голодные микробы! Так на протяжении миллионов лет жизнь, вероятно, существовала в очень неподходящих условиях, подвергаясь множеству опасностей. Беркнер и Маршалл (1966) так обрисовали эту ситуацию: «Для этой модели примитивной экологии необходим бассейн, достаточно глубокий, чтобы поглощался губительный ультрафиолет, но не столь глубокий, чтобы поступление видимого излучения было слишком мало. Жизнь могла зародиться на дне небольших водоемов или мелководных закрытых морей, питавшихся, по-видимому, горячими источниками, богатыми питательными химическими веществами».

Скудость органической пищи создавала, вероятно, давление отбора, приведшее к возникновению фотосинтеза. Постепенное увеличение в воде количества кислорода за счет жизнедеятельности организмов и его диффузия в атмосферу вызвали громадные изменения в химии Земли и сделали возможным быстрое распространение жизни и развитие более крупных и более сложных живых систем. Многие минералы, такие, как железо, выпали из воды в осадок и образовали характерные геологические формации. По мере увеличения содержания кислорода в атмосфере слой озона в ее верхней части становился все более мощным, создавая защиту для поверхности Земли, и жизнь смогла продвинуться к поверхности моря. В это же время развитие аэробного дыхания сделало возможным эволюцию сложных многоклеточных организмов. Считается, что первые многоклеточные организмы появились после того, как содержание кислорода в атмосфере достигло примерно 3% (или около 0,6% атмосферы) его современного уровня (20%); это произошло приблизительно 600 млн. лет назад, в начале кембрия (фиг. 129). Термин «докембрий» используется для обозначения того огромного периода времени, когда существовали только мелкие и примитивные «одноклеточные» формы жизни. В кембрии произошел эволюционный взрыв новых форм жизни, таких, как губки, кораллы, черви, моллюски, морские макрофи-



Фиг. 129. Эволюция биосферы и ее кислородной атмосферы (объяснения в тексте).

ты и предки семенных растений и позвоночных. Так благодаря способности мельчайших зеленых растений моря продуцировать такое количество кислорода, которое превышало потребности в нем всех организмов, оказалось возможным заселение живыми существами за сравнительно короткое время всей Земли. В течение последующих периодов палеозойской эры жизнь не только заполнила все моря, но и вышла на сушу. Развитие зеленой растительности обеспечило большие количества кислорода и питательных веществ, которые были необходимы для последующей эволюции крупных животных, таких, как динозавры, млекопитающие и, наконец, человек. В это же самое время к океаническому фитопланктону, ранее состоявшему из форм с клеточными оболочками из органических веществ, прибавились формы с известковыми, а позднее и с кремниевыми оболочками (фиг. 129).



Фиг. 130. Различные пути изменения видовых популяций, приводящие к эволюционным изменениям в сообществе: генетическое изменение (изменение в генофонде), сопровождающееся изменением численности (или распространения) популяции; изменение в генофонде без изменения численности; изменение численности без изменения в генофонде; эволюции новых видов и вымирание старых (по Валлентайну, 1968).

Предполагается, что, когда примерно в середине палеозоя потребление кислорода наконец догнало его образование, содержание кислорода в атмосфере было близко к современному, т. е. к 20%. Таким образом, с экологической точки зрения эволюцию биосферы, по-видимому, можно сравнить с гетеротрофной сукцессией, за которой последовал автотрофный режим, подобной той сукцессии, которую можно создать в лабораторном микрокосме, начав с обогащенной органическим веществом культуральной среды. С середины девона, судя по геологическим данным, наблюдались подъемы и падения в содержании кислорода (фиг. 129). В конце палеозоя произошло заметное (может быть, до 5% современного уровня) снижение содержания O_2 и повышение содержания CO_2, сопровождавшееся изменениями климата и, по-видимому, послужившее толчком к обширному «автотрофному цветению», создавшему запасы ископаемого топлива, на которых основана современная промышленная цивилизация. Затем последовало постепенное возвращение к атмосфере с низким уровнем CO_2 и высоким уровнем O_2, после чего отношение O_2/CO_2 остается в состоянии, которое можно назвать «колебательным стационарным состоянием». Как обсуждалось в гл. 2 и 4, созданный человеком избыток CO_2 и пыли может сделать это неустойчивое равновесие еще более «нестабильным».

Между прочим, подобную краткую историю развития атмосферы следовало бы довести до сведения каждого гражданина и каждого школьника, так как она ярко показывает абсолютную зависимость человека от других организмов, населяющих среду, в которой он обитает.

На фиг. 130 изображена упрощенная модель, показывающая, каким образом составляющие экосистему популяции эволюируют во времени. Изменения в видовом составе сообществ происходят тогда, когда возникают новые виды, вымирают старые и изменяется обилие или генетический состав выживших видов. Гипотетическая история популяций 10 видов, представленная на фиг. 130, началась с 7 видов и закончилась

8 видами, из которых 2 — новые, а 5 изменились по численности, или генетическому составу, или по обоим этим показателям сразу! На протяжении этого отрезка времени один вид (№ 10) возник и вымер, один вид (№ 6) просуществовал без изменений. Многие биологи полагают, что все эволюционные изменения можно объяснить в рамках селекционно-мутационной теории (иногда называемой неодарвинизмом), но генетиков и особенно экологов очень интересуют возможности естественного отбора на высших уровнях организации. В соответствии с этим в следующих двух разделах мы кратко коснемся таких возможностей. Симпсон (1969), рассмотрев «первые три миллиарда лет эволюции сообщества», пришел к выводу, что таксономический состав экосистем еще не стабилизировался.

5. СОПРЯЖЕННАЯ ЭВОЛЮЦИЯ

Определения

Сопряженная эволюция — это тип эволюции сообщества (т. е. эволюционных взаимодействий между организмами, при которых обмен генетической информацией между компонентами минимален или отсутствует), заключающийся во взаимных селективных воздействиях друг на друга двух больших групп организмов, находящихся в тесной экологической взаимозависимости, таких, как растения и растительноядные, крупные организмы и их микроскопические симбионты или паразиты и хозяева.

Объяснения

Использовав в качестве основы свои исследования на бабочках и растениях, Эрлих и Равен (1965) сформулировали в общих чертах теорию сопряженной эволюции. Их гипотеза вкратце сводится к следующему. В результате случайных мутаций или рекомбинаций растения начинают синтезировать химические вещества, не имеющие непосредственного отношения к основным путям метаболизма (или, возможно, являющиеся побочными отходами, возникающими на этих путях). Вещества эти не мешают нормальному росту и развитию. Некоторые из них случайно могут уменьшать привлекательность растений для растительноядных животных. Такие растения, защищенные от насекомых-фитофагов, попадают в известном смысле в новую адаптивную зону. Вслед за этим может произойти эволюционная радиация этих растений, и в конце концов то, что возникло как случайная мутация или рекомбинация, может стать признаком целого семейства или группы родственных семейств. Однако насекомые-фитофаги, как показывает недавний опыт человека с инсектицидами, могут выработать ответную реакцию на физиологические помехи. В самом деле, создается впечатление, что реакция на побочные вещества растений и развитие устойчивости к инсектицидам тесно связаны друг с другом (Гордон, 1961). Если в популяции насекомых появится мутант или рекомбинант, способный питаться на растениях, которые прежде были устойчивы к данному насекомому, отбор вынесет эту линию в новую адаптивную зону, что даст ей возможность дивергировать в отсутствие конкуренции с другими фитофагами. Таким образом, не только разнообразие растений может способствовать увеличению разнообразия животных-фитофагов, но может оказаться верным и обратное. Иными словами, растения и фитофаги эволюируют вместе в том смысле, что эволюция одних зависит от эволюции других. Эрлих и Равен высказывают даже мнение, что взаимные селективные воздей-

ствия растений и фитофагов могут быть причиной высокого разнообразия растений в тропиках (гл. 6, разд. 4), теплый климат которых особенно благоприятен для насекомых. Пиментел (1968) использовал выражение «генетическая обратная связь» для этого типа эволюции, которая ведет к гомеостазу популяции и сообщества внутри экосистемы (см. гл. 7, разд. 10 и 18).

Примеры

По-видимому, сопряженная эволюция привела к замечательной связи между распространенными в Мексике и Центральной Америке акацией *Acacia cornigera* и муравьем *Pseudomyrmex ferruginea* (Дженсен, 1966, 1967). Муравьи живут колониями во вздутых шипах акации. Если удалить муравьев, то насекомые-фитофаги (которых обычно поедают муравьи) объедают все листья акации, после чего ее затеняют растения-конкуренты, так что в течение 2—15 мес акация гибнет. Таким образом, акация зависит от насекомых, защищающих ее от других насекомых. Представляется вероятным, что во всех случаях мутуализма, описанных в гл. 7 (разд. 19), участвуют взаимный отбор и генетическая обратная связь.

В сопряженную эволюцию может быть вовлечено не одно, а несколько звеньев пищевой цепи. Например, Брауэр и др. (1968) изучали бабочку-монарха (*Danaus plexippus*), хорошо известную тем, что она вообще несъедобна для позвоночных хищников. Оказалось, что эти бабочки способны накапливать высокотоксичные гликозиды, содержащиеся в растениях с млечным соком, которыми питаются бабочки. Тем самым они обеспечивают себя высокоэффективной защитой против насекомоядных птиц (это относится как к гусеницам, так и к взрослым бабочкам). Таким образом, у этого насекомого выработалась способность не только питаться растением, несъедобным для других насекомых, но и «использовать» яд растений для собственной защиты от хищников!

Наконец, сопряженная эволюция не ограничивается пищевыми взаимодействиями. Растительные популяции, в которые входит несколько разных видов, могут быть объединены в сообщество по причине своей зависимости от какого-то одного вида опылителя — насекомого или колибри — и общей с ним эволюцией (Бейкер, 1963). Легко видеть, как постепенный взаимный отбор может обусловить эволюцию в направлении разнообразия, взаимозависимости и гомеостаза на уровне сообщества.

6. ГРУППОВОЙ ОТБОР[1]

Определения

Групповой отбор — это естественный отбор в группах организмов, не обязательно связанных тесными мутуалистическими взаимоотношениями. Теоретически групповой отбор ведет к сохранению признаков, благоприятных для популяций и сообществ в целом, но селективно невыгодных для их отдельных генетических носителей внутри популяций. И наоборот, групповой отбор элиминирует или поддерживает на низких частотах признаки, неблагоприятные для выживания вида, но обладающие селективными преимуществами внутри популяций. При групповом

[1] Этот раздел подготовлен доктором Р. Крозье из Отдела зоологии Университета штата Джорджия.

отборе происходит вымирание популяций в результате процесса, аналогичного отбору генотипов внутри популяций, когда происходит вымирание или снижение репродуктивных возможностей у соответствующих типов особей. Эффективность группового отбора может повышаться при генетическом дрейфе. Отношение генетиков к групповому отбору очень противоречиво и, вероятно, некоторое время останется таким, о чем свидетельствуют написанные на эту тему целые книги аргументов — *против* (Уильямс, 1966) и *за* (Дарлингтон, 1958; Уоддингтон, 1962).

Объяснения

Хотя само существование группового отбора вряд ли вызывает сомнения, степень его влияния на эволюцию остается весьма неясной. Уильямс (1966) полагает, что почти все групповые адаптации, которые популяционные экологи, например Винн-Эдвардс (1962, 1964, 1965), приписывают действию группового отбора, можно объяснить традиционным действием отбора на уровне особей. Конечно, его точка зрения, согласно которой к групповому отбору как механизму следует обращаться только тогда, когда нет другого выхода, заслуживает внимания. Так, Ориенс (1969) показал, что встречающиеся у многих птиц гнездовые участки и полигиния, которые интерпретируются некоторыми исследователями как групповые адаптации, облегчающие регуляцию численности популяции, можно объяснить с позиций традиционного отбора на индивидуальном уровне. По мнению Уильямса, a priori трудно представить себе, чтобы групповой отбор мог оказывать существенное действие в направлении, противоположном отбору внутри популяций, поскольку обычно считается, что должно пройти большое число поколений (во время которых может действовать индивидуальный отбор), прежде чем произойдет вымирание популяции. Однако новые данные (см. Уилсон, 1969) о том, что вымирание популяции может происходить с высокой скоростью, открывают существенные возможности для действия группового отбора. Прежде чем решать, может ли групповой отбор быть важным фактором в эволюции какого-либо вида, необходимо определить скорость вымирания локальных популяций; вероятно, в течение ближайших нескольких лет эта проблема будет стоять в центре внимания эволюционной экологии.

Модель группового отбора, не связанного с вымиранием популяции, была предложена Райтом (1945). В этой модели один генотип селективно превосходит другой при внутрипопуляционном отборе, но популяции, в которых он закрепился или которые все еще расщепляются по этому аллелю, имеют меньшие размеры, чем несущие другой аллель. Райт показал, что при соответствующих размерах популяции в одних популяциях посредством отбора закрепляется аллель, обусловливающий слабую приспособленность, тогда как в других в результате дрейфа генов закрепляется аллель, обусловливающий высокую приспособленность популяции. В последнем случае численность популяции будет возрастать и поток иммигрантов между популяциями усилится. Этот несоразмерный поток генов в популяциях, в которых еще продолжается расщепление, будет противодействовать эффекту индивидуального отбора и «тянуть» некоторые из этих популяций к закреплению благоприятного аллеля. При этом частота благоприятного аллеля, обусловливающего высокую приспособленность популяции, в пределах вида будет увеличиваться, несмотря на то что в каждой отдельной популяции отбор будет направлен против этого аллеля. Однако такая модель требует, по-видимому, более тонкой подгонки факторов, чем это нужно для модели с вымиранием популяции, и она менее правдоподобна, хотя, как мы уви-

дим в случае *t*-аллелей у мышей, дрейф может играть важную роль и в случае с вымиранием.

В малых популяциях взаимодействие случайного дрейфа генов с отбором может приводить к результатам, которых нельзя ожидать, если принимать во внимание только давления отбора. Райт и Керр (1954) выращивали много мелких популяций *Drosophila melanogaster*, содержавших вначале равные количества аллелей *bar* и аллелей дикого типа, до тех пор пока они не стали мономорфными по тому или другому аллелю. Хотя отбор всегда бывает направлен против аллеля *bar* и в больших популяциях он в конце концов всегда элиминируется, он закрепился в небольшой части экспериментальных популяций. Это служит экспериментальным доказательством того, что направление отбора может иногда нарушаться дрейфом генов.

Примеры

Четкий пример группового отбора описан Левонтином (1962), который провел машинное моделирование судьбы трех стерильных *t*-аллелей в популяциях домовых мышей. Каждый из этих аллелей в гомозиготном состоянии обусловливает мужскую стерильность, однако среди самцов, гетерозиготных по тому или иному аллелю, соответствующий аллель содержится в сперме 85—99% самцов, а не 50%, как следовало ожидать. Точная частота передачи зависит от конкретного аллеля. В больших популяциях частота аллеля должна стабилизироваться на уровне, при котором скорость выпадения в гомозиготность уравновешивается его замещением при аберрантном коэффициенте расщепления у гетерозиготных самцов. Этот уровень $q=2m-1$, где m — коэффициент передачи. Для аллеля t^{w2} с $m=0{,}86$ и теоретическим $q=0{,}70$ в одной популяции было получено $q=0{,}37$. Левонтин нашел, что при машинном моделировании можно получить приближение для наблюдавшейся частоты гена, если принять такую структуру популяции, при которой размножение происходит в небольших семейных группах, состоящих из двух самцов и шести самок. В 70% семей *t*-аллель закрепляется либо у всех особей, либо хотя бы у самцов и вызывает вымирание семьи. Однако в 30% семей *t*-аллель утрачивается в результате дрейфа генов, и все популяции стабилизируются после 24 поколений. Таким образом, *t*-аллель был бы элиминирован, если бы миграции не заносили его вновь в некоторые свободные от этих аллелей популяции; реальная частота любого аллеля в популяции зависит от вероятности вымирания несущих его групп и от частоты его заноса при миграции в свободные от этого аллеля семейные группы.

Глава 10 Системная экология. Системный подход и математические модели в экологии[1]

Всякая теория о природных явлениях неизбежно основана на некотором упрощении и поэтому представляет собой в известном смысле волшебную сказку.

Сэр Напье Шоу

Вот мы и замкнули круг. Мы начали с целого, с концепции экосистемы (гл. 1 и 2), затем перешли к деталям функциональной и биотической структуры экосистемы (гл. 3—8) и их интегральному развитию и эволюции (гл. 9). Теперь мы вновь возвращаемся к целому в терминах «формальной», или математической, обработки «неформальных» графических и вербальных моделей, которые мы использовали для иллюстрации принципов на протяжении всего текста. Общая концепция моделирования обсуждалась в гл. 1 (разд. 3), и, может быть, имеет смысл перечитать этот раздел, а также раздел о кибернетике (гл. 2, разд. 4) в качестве введения к этой главе. Блоковые и аналоговые модели уже упоминались в предыдущих главах (см., например, фиг. 24 и 30). Нередко приводились кривые, полученные в результате счета на ЭВМ, которые имитировали или предсказывали явления реального мира (см., например, фиг. 109). Необходимую основу для настоящей главы дают элементы теории дифференциальных уравнений, изложенные в гл. 7 (разд. 7, 8, 17 и 18).

Приложение системного анализа к экологии известно под названием *системной экологии*. Системная экология как формализованный целостный подход стала большой самостоятельной наукой в силу двух причин: 1) развития необычайно мощных современных формальных методов, таких, как математические методы, кибернетика, обработка данных на ЭВМ и т. д.; 2) формального упрощения сложных экосистем — самый реальный путь к решению проблем, связанных со средой обитания человека. Эти проблемы нельзя и дальше пытаться решать методом проб и ошибок или поисками отдельных решений для каждого случая, как это делали в прошлом. Так как системная экология — провозвестник будущего, то естественно, что мы обратились к искушенному в этой новой области молодому человеку с просьбой написать эту главу, предназначенную служить введением для начинающих студентов, которые еще недостаточно подготовлены в математике и теории информации.

1. ПРИРОДА МАТЕМАТИЧЕСКИХ МОДЕЛЕЙ

Определения

Математические символы представляют собой удобный способ сжатого описания сложных экологических систем, а уравнения позволяют формально выразить возможный способ взаимодействия разных компо-

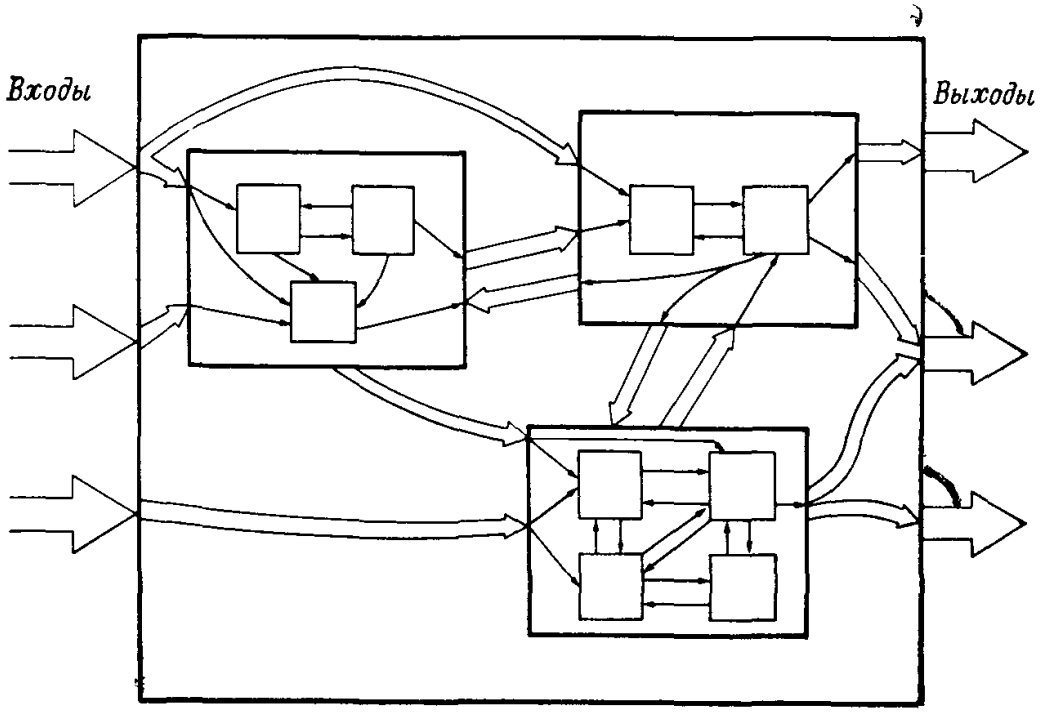
[1] Эта глава написана К. Дж. Уолтерсом (Институт экологии животных ресурсов, Университет Британской Колумбии, Ванкувер, Канада).

нентов экосистемы. Процесс перевода физических или биологических представлений о любой системе в ряд математических зависимостей и операции над полученной таким образом математической системой называются *системным анализом*. Математическая система называется *моделью*, и она представляет собой неполное и абстрактное отображение реального мира.

Объяснения

Хотя мы часто думаем о «моделях» в терминах уравнений и вычислительных машин, их можно определить более обобщенно как любое физическое или абстрактное представление структуры и функции реальных систем. Чтобы облегчить понимание сложных экологических процессов, мы на протяжении всей книги широко использовали графические и словесные модели. Биологические системы показались бы безнадежно сложными, если бы их описывали во всех подробностях, не прибегая к схемам и упрощениям. В системном анализе при создании абстрактных моделей неуклонно признается и учитывается сложность реальных систем; системный анализ — это лишь средство, помогающее понять эти системы. Превосходное введение в применение системного анализа к экологии принадлежит Дейлу (1970).

Возможность описать и предсказать поведение экологических систем при помощи моделей в значительной степени зависит от одного принципа, относящегося ко всем системам вообще, — от *принципа иерархической организации* (или принципа интегративных уровней). Этот принцип, обсуждавшийся в гл. 1, утверждает, что для предсказания поведения системы не обязательно точно знать, как ее компоненты построены из более простых субкомпонентов. Так, для того чтобы описывать физиологию клеток, не обязательно исчерпывающе понимать ее биохимию; точно так же для описания динамики популяций животных не нужно



Фиг. 131. Процессы и структуры в экологических системах можно представить в виде «черных ящиков», состоящих из более простых черных ящиков и образующих иерархию сложности.

На схеме показаны три уровня организации. Наблюдая зависимость между входом и выходом любого ящика, можно предсказывать его поведение, не зная, как он устроен из более простых компонентов.

основательных знаний по физиологии. Идея иерархической организации проиллюстрирована на фиг. 131 в терминах «черных ящиков». При изучении систем «понять» означает способность увидеть, как компоненты системы организованы из более простых частей. Степень нерархического расчленения, используемого при построении какой-либо частной математической модели, зависит от назначения модели, а не от способности различать естественные подразделения системы. Хотя модели представляют собой несовершенные абстракции реальных систем, они служат экологу очень мощным инструментом, так как ориентировочные ответы и предсказания относительно существенных моментов в конечном итоге важнее точного знания несущественных деталей.

2. ЦЕЛИ ПОСТРОЕНИЯ МОДЕЛЕЙ

Определения

Модель можно построить для разных целей. Поскольку она представляет собой абстрактное и упрощенное *описание* некоторой системы, модель можно использовать для определения общего направления исследований или для того, чтобы предварительно обрисовать контуры проблемы, подлежащей более детальному изучению. Чаще математические модели строят для *предсказания* изменений системы во времени. Даже неспособность модели предсказать изменение может оказаться полезной, позволяя выявить недостатки концептуальной схемы, по которой строилась модель. Модели можно оценивать по трем основным свойствам (или целям): *реалистичности, точности* и *общности*. Реалистичность — это степень, с которой математические утверждения модели, будучи облечены в слова, соответствуют биологическим представлениям, которые они призваны отражать. Точность — это способность модели количественно предсказывать изменения и имитировать данные, на которых она основана. Общность — это диапазон приложимости модели (число различных ситуаций, в которых модель может работать).

Объяснения

До недавнего времени математические модели строили преимущественно в физике, физиологии и таких прикладных областях, как организация службы тыла или рыбное хозяйство. В этих случаях подлежащие исследованию системы можно четко определить, и модели строились для получения ответов на конкретные вопросы. Напротив, экологические системы часто бывает трудно определить в пространстве и во времени, а в моделях они могут быть охарактеризованы множеством «рабочих критериев» (энергия, биогены, размеры популяций и т. д.). Вопросы, на которые призваны отвечать экологические модели, часто бывают комплексными и основанными на таких расплывчатых проблемах, как «стабильность», «трофическая эффективность». Поскольку экосистемы часто обладают весьма случайными входами, как, например, погода, кажется необоснованным строить модели, дающие детальный прогноз, когда основные входы не могут быть измерены или предсказаны. Таким образом, экологические модели чаще оценивают по их общности и способности указать главное направление исследований, а не по точности количественного прогноза. Некоторые специалисты по математической экологии, учитывая невероятную сложность взаимодействий между растениями и животными и трудность выявления и измерения этих взаимодействий, считают, что модели не могут быть одновременно реалистичными и общими (Левинс, 1966). Однако оценка реалистичности, подоб-

но оценке красоты, весьма субъективна; некоторые из приведенных в этой книге моделей типа «ящики — стрелки» могут показаться студентам чересчур сложными и реалистичными, а экологам-практикам — упрощенными до абсурда. Иерархическая организация сложности в экологических системах гарантирует, что, как бы подробна ни была модель, она всегда будет оставаться нереалистичной в отношении низших (менее абстрактных) уровней биологической организации.

В прикладных проблемах экологии, где целью является предсказание, реалистичность и общность часто приносят в жертву точности. В моделях, связанных с рыбным промыслом, например, обычно необходимо бывает предсказать средние скорости роста особей. Рост можно довольно точно смоделировать с помощью уравнений, имеющих мало реальных оснований, но для специалистов по рыболовству этого достаточно, так как их интересует *урожай* конкретной популяции в ограниченном диапазоне плотностей (фиг. 107).

С реалистичностью и общностью связаны две концепции — *разрешающая способность* и *целостность*. Бледсо и Джемисон (1969) определяют разрешающую способность как «...количество признаков системы, которые пытается отразить модель». Как мы увидим ниже, экологические модели строятся так, чтобы каждая часть системы была представлена числом или рядом чисел. Так, популяция животных может быть представлена числом животных в каждом возрастном классе, средним размером животных и соотношением полов. В этом случае разрешение можно считать высоким; более простая модель может игнорировать распределение по возрастам или соотношение полов. Целостность, как ее определил Холлинг (1966а), относится к числу биологических процессов и взаимодействий, отражаемых моделью. Целостность и разрешение можно рассматривать как субъективные критерии степени подразделения в иерархии биологических функций и структур.

3. АНАТОМИЯ МАТЕМАТИЧЕСКИХ МОДЕЛЕЙ

Определения

Удобно допустить, что математическая модель состоит из четырех основных элементов. *Системные переменные* представляют собой ряды чисел, которые используются для представления состояния или положения системы в любой момент времени. Обычно считается, что в любой момент времени экологические системы состоят из ряда компонентов или блоков; одна или несколько системных переменных используются в моделях для характеристики состояния каждого компонента. Потоки или взаимодействия между компонентами описываются с помощью так называемых *передаточных функций,* или *функциональных зависимостей.* Входы системы или факторы, которые влияют на компоненты, но не находятся под их влиянием, описываются так называемыми *вынуждающими функциями.* Наконец, константы математических уравнений называют *параметрами* [1].

Объяснения

Системные переменные могут быть самыми разными, однако они обычно представляют биологические количества или составные части или скорости изменения этих количеств. Примеры: 1) количества энер-

[1] Модели могут быть *стохастическими* или *детерминированными.* Стохастические модели пытаются учесть эффекты случайной изменчивости вынуждающих функций и параметров. Детерминированные модели игнорируют эти случайные изменения. Так как математические операции со стохастическими моделями сложнее, в качестве примеров будут использованы преимущественно детерминированные модели.

гии на трофических уровнях продуцентов, консументов и редуцентов или скорость протекания энергии между продуцентами и консументами; 2) число животных в популяции; 3) время, необходимое хищнику для переваривания одной жертвы. Для краткости математического представления состояния системы мы обычно упорядочиваем системные переменные в список, который называется *вектором состояния системы*; этот список обозначается одним символом:

$$V=\begin{pmatrix} v_1 \\ v_2 \\ \vdots \\ v_n \end{pmatrix}$$

Здесь v_1 — оценка системной переменной 1 в некоторое время, v_2 — оценка переменной 2 и т. д., n — число включенных в модель переменных. В качестве примера предположим, что мы хотим построить очень простую модель передачи энергии в Силвер-Спрингс (Флорида). Используя символы и числа из фиг. 63, мы можем выбрать биомассу в качестве меры доступной для передачи энергии и представить состояние системы следующим образом:

$$\begin{pmatrix} P \\ H \\ C \\ TC \end{pmatrix}=\begin{pmatrix} 809 \\ 37 \\ 11 \\ 1{,}5 \end{pmatrix}$$

Тогда наша математическая модель будет состоять из набора уравнений, описывающих перенос энергии от одних компонентов к другим, и из вынуждающей функции, описывающей энергию на входе (фиг. 63, *Б*). Параметры этой простой модели представлены эффективностями потребления, скоростями дыхания и подобными величинами. Обратите внимание, что v_1, v_2 и т. д. в свою очередь могут рассматриваться как наборы чисел (векторы) и использоваться для обозначения набора признаков, характеризующих каждую часть системы.

Передаточные функции, или функциональные зависимости, можно представить в разной форме. В наиболее общем виде они задаются указанием того, как *изменяется* каждая переменная [1]:

$$\frac{\Delta v_i}{\Delta t}=f(v_1, v_2, \ldots, v_n, F_1, F_2, \ldots, F_k).$$

Здесь $\Delta v_i/\Delta t$ — некоторая мера скорости изменения во времени i-го компонента системы, а $f(v, F)$ — функция от v_1, от v_2, ..., от v_n и от $F_1 \ldots F_k$, где v_i, как и прежде, — компоненты системы и F_i — значения вынуждающих функций. *Решение* системной модели обычно состоит в нахождении значений v_i как функции времени при заданных начальных значениях каждой (начальных условиях) и заданных уравнениях скоростей. Другой подход, примененный Холлингом (1966), состоит в выборе фиксированной Δv_i и в нахождении соответствующего Δt (время, необходимое для того, чтобы произошло данное изменение). Этот подход полезен, в частности, в моделях хищник — жертва, где v_i может означать численность жертвы и $\Delta v_i=1$ соответствует потреблению одной жертвы. В приведенном выше примере для Силвер-Спрингс F_1 может быть скоростью поступления солнечной энергии, а F_2 — температурой воды или

[1] Этот тип обозначений впервые был введен в гл. 7 (разд. 3).

скоростью поступления детрита. Простая передаточная функция для биомассы растительноядных в Силвер-Спрингс имела бы вид

$$\frac{\Delta v_2}{\Delta t} = \frac{\Delta H}{\Delta t} = f(P, H, C, TC, F_1, F_2) = [k_{12}P - k_{22}H - k_{23}HC]\,F_2.$$

Это уравнение означает, что: 1) общая скорость изменений пропорциональна температуре F_2; 2) уровень потребления растений пропорционален доступной растительной биомассе $k_{12}P$; 3) существует определенный уровень потерь (дыхание, экскреция, гибель), пропорциональный биомассе растительноядных ($k_{22}H$); 4) биомасса растительноядных переходит в биомассу хищников со скоростью, пропорциональной обеим этим биомассам ($k_{23}HC$). Здесь k_{12}, k_{22} и k_{23}— константы (коэффициенты пропорциональности), которые являются параметрами передаточной функции. Эта «субмодель» изменения биомассы растительноядных нереалистична; она приведена только для иллюстрации основной идеи уравнения, применяемого для установления соотношений между разными переменными. В разд. 6 этой главы мы ближе познакомимся с подходами к построению математической модели и оценке параметров.

Когда модель построена, часто оказывается, что на отрезке времени, на котором она должна работать, некоторые переменные ведут себя почти как константы, а некоторые параметры следует считать изменяющимися во времени. Таким образом, различие между этими частями модели искусственно и соответствует частному набору уравнений, представляющих один этап анализа системы. Точно так же вынуждающие функции могут рассматриваться как выходы (эффекты) тех компонентов, которые не были включены в модель из соображений экономии или как не представляющие интереса. Почти всегда мы имеем дело с «открытыми» системами, которые связаны входами и выходами с некоторой большей «системой систем». Утверждение, что некоторая изучаемая система включена в более крупную систему (например, озеро включено в лес, включенный в биосферу), не нуждается в разъяснении; примером служит модель «логистического» роста (гл. 7, разд. 8), в которой принималось, что популяция обладает «неограниченной специфической скоростью роста» (r), неявным образом зависящей от местообитания и взаимодействия с другими организмами.

4. ОСНОВНЫЕ МАТЕМАТИЧЕСКИЕ СРЕДСТВА ПОСТРОЕНИЯ МОДЕЛИ

Определения

Уравнения или функциональные зависимости, определяющие математическую модель, могут быть представлены в разном виде. В этом разделе мы исследуем три основные группы математических средств, чаще всего используемых при построении моделей. Первое — *теория множеств и преобразований* — может быть использовано для любых моделей. Теория множеств используется в моделях *смены состояний* (state-change of state models). В этом случае мы просто перечисляем качественные «состояния», в которых может находиться система, и модель представляет собой *правило перехода*, подробно определяющее, каким должно быть следующее состояние при любом заданном. Второе средство — это *матричная алгебра*, которая имеет дело с описанием перечней и таблиц чисел и действиями над ними. Матрицы — это общий способ символического представления имеющихся в системе взаимодействий; матричные методы лежат в основе многих моделей. Третье средство — *разностные и дифференциальные уравнения* — применяется при

построении моделей, количественно описывающих изменение системы во времени. К этому типу принадлежит рассмотренный в предыдущем разделе пример с моделью Силвер-Спрингс.

Объяснения

Множество можно рассматривать как перечень элементов, оно изображается скобками, в которые заключены символы, обозначающие элементы множества. Примером множества может служить латинский алфавит, состоящий из 26 символов, обозначающих основные звуки:

$a, b, c, d, \ldots, z]$.

Алфавит — это конечное множество; другие множества, например «все целые числа», содержат бесконечное число элементов. Совокупность переменных состояния в модели системы образует множество, равно как и уравнения, описывающие эти переменные. Популяция — это множество животных или растений, каждый элемент которого (индивидуальный организм) может быть идентифицирован в результате детального исследования морфологических, физиологических и поведенческих признаков. Признаки, используемые при определении элементов множества, образуют сами другое множество, и т. д.

Использование множеств при описании изменений состояния системы лежит в основе *кибернетики*. Превосходное введение в эту науку дал Эшби (1963). Допустим, мы строим множество, элементы которого символизируют различные состояния, принимаемые экосистемой с течением времени при развитии «первичной» сукцессии (см. стр. 333) на скальном субстрате: «состояние А» может, например, означать скалу, покрытую лишайниками и организмами-редуцентами, «состояние В» — тонкий слой почвы со злаками и мелкими растительноядными и т. д. Это множество состояний экосистемы можно представить точно так же, как алфавит представляет звуки. Мы можем, далее, выбрать соответствующий интервал времени и выписать рядом с каждым символом состояния то состояние, которое, как мы полагаем, будет характеризовать систему по прошествии этого интервала. Обозначив направление изменения стрелкой, получим:

$A \longrightarrow B$
$B \longrightarrow C$
$C \longrightarrow F$
$F \longrightarrow D$
$D \longrightarrow C$

Заметим, что здесь указаны изменения для *каждого возможного* начального условия, а не для какого-то одного начального состояния. Множество переходов из одного состояния в другое называется моделью *смены состояний* и часто записывается в виде

$$T: \begin{matrix} \text{A B C F D} \\ \downarrow \\ \text{B C F D C,} \end{matrix}$$

где начальные состояния помещены в верхнем ряду, а результирующие (после одного интервала времени) — в нижнем. Символ T означает все множество возможных переходов. Определив T из единичных переходов,

можно исследовать долговременное поведение системы, рассматривая последовательные переходы

$$A \rightarrow B \rightarrow \overleftarrow{C \rightarrow F} \rightarrow D$$

При этом можно заметить существование петель, или стоков, которые остались бы незамеченными, если бы модель строилась по частям. Примером такой петли служат переходы

$$\overleftarrow{C \rightarrow F} \rightarrow D$$

Для того чтобы все это стало наглядным на примере ситуации, встречающейся в природе, предположим, что A представляет собой лишайниковое сообщество первых поселенцев на обнажениях гранита, B — промежуточное сообщество, C — зрелое сообщество с весенней и летней флорой, F — зрелое сообщество с осенней флорой и D — зрелое сообщество в зимней фазе, которое выглядит голым, но содержит спящие корни, семена и почву и вернется в состояние C следующей весной. Таким образом, модель отражает и направленные годовые изменения в ходе сукцессии, и циклические сезонные переходы. Главная ценность моделей смены состояний состоит в том, что они способствуют пониманию системы; при построении таких моделей нельзя узнать о системе ничего существенно нового.

Матричная алгебра — это широкий набор математических приемов, применяющихся при обращении с информацией, упорядоченной в виде таблиц с двумя входами. Матрица — это просто набор чисел или символов, собранных в строки и столбцы. Ниже изображена (3×3)-матрица X (3 строки и 3 столбца), иллюстрирующая обозначения, используемые обычно.

$$X = \begin{bmatrix} x_{11} & x_{12} & x_{13} \\ x_{21} & x_{22} & x_{23} \\ x_{31} & x_{32} & x_{33} \end{bmatrix}$$

Каждый элемент матрицы обозначают x_{ij}, где индекс i — номер строки, а индекс j — номер столбца. Матрица, состоящая только из одной строки или одного столбца, называется *вектором.* Мы не будем подробно рассматривать операции, которые можно выполнять над матрицами (см. Сирл, 1966). Очень полезная операция — умножение матриц. Если матрицу X надо умножить на матрицу Y (и если X содержит столько столбцов, сколько Y — строк), то их произведение XY будет матрицей, каждый элемент которой определяется как *сумма попарных произведений* элементов i-й строки X на соответствующие элементы j-го столбца Y. Этот процесс иллюстрируется простым примером:

$$\underset{X}{\begin{bmatrix} 1 & 3 & 2 \\ 0 & 4 & 0 \\ 3 & 2 & 2 \end{bmatrix}} \underset{Y}{\begin{bmatrix} 1 \\ 2 \\ 1 \end{bmatrix}} = \underset{XY}{\begin{bmatrix} 1\times1+3\times2+2\times1 \\ 0\times1+4\times2+0\times1 \\ 3\times1+2\times2+2\times1 \end{bmatrix}} = \underset{XY}{\begin{bmatrix} 9 \\ 8 \\ 9 \end{bmatrix}}$$

Умение перемножать и складывать символические величины полезно, в частности, при экологическом моделировании. Например, сумма скоростей на входе и выходе определяет перенос энергии в каком-либо компоненте экосистемы; в некоторых случаях разумно представлять каждую скорость пропорциональной количеству энергии в «отдающем» или «принимающем» компоненте. В таких случаях элементы k_{ij} матрицы K могут

быть использованы для представления констант пропорциональности переноса между компонентами i и j, а элементы v_i вектора V используются для представления количества энергии в каждом компоненте системы. Предельная скорость переноса для каждого компонента i будет тогда представлена i-м элементом вектора KV.

При упорядочивании информации о какой-либо частной системе матрицы можно использовать просто для обозначения того, какие элементы системы непосредственно взаимосвязаны. Если, например, были выявлены n компонентов системы, $(n \times n)$-матрица I может быть использована для представления всех возможных взаимодействий между компонентами i и компонентами j. I называется *таблицей взаимодействий*. Для указания того, что компонент i прямо влияет на компонент j, на место, указываемое индексами ij, можно поставить X; если там стоит O, то это указывает, что компоненты i и j не связаны непосредственно. Ниже этот прием иллюстрируется на сверхупрощенном примере:

i \ j	Растения	Растительноядные	Хищники	Редуценты
Растения	X	X	O	X
Растительноядные	X	X	X	X
Хищники	O	X	X	X
Редуценты	X	O	O	X

В этом примере утверждается, что каждый компонент влияет сам на себя ($I_{ii}=X$), но хищники не влияют непосредственно на растения ($I_{31}=O$) и наоборот ($I_{13}=O$). Растительноядные и хищники оказывают влияние на редуцентов (обеспечивая их энергией), но редуценты не влияют непосредственно на растительноядных или хищников (I_{42}, $I_{43}=O$). Такие таблицы взаимодействий могут быть более обширными и, возможно, окажутся столь же полезными, как и модели смены состояния.

Разностные и дифференциальные уравнения описывают скорости изменения системы; элементарные представления о скоростях даны в гл. 7 (разд. 3). Основной смысл разностно-дифференциальных уравнений заключается в том, что они показывают, как изменяется функция некоторой переменной при изменении значения самой этой переменной. Разностные уравнения описывают изменения, происходящие в дискретные отрезки времени. Обозначив через V_t значение некоторой переменной в момент t, можно разностное уравнение в общем виде записать так:

$$V_{t+1}=f(V_t, t).$$

Это значит, что значение рассматриваемой переменной по прошествии промежутка времени, принятого за единицу, будет некоторой функцией от исходного значения и времени. Можно, конечно, считать V_t вектором, тогда $f(V_t, t)$ будет системой уравнений. Обычно вид функции $f(V_t, t)$ бывает сложным, так что V_t приходится находить с помощью вычислительной машины, производящей повторяющиеся расчеты, начиная с начальной величины V_0. V_{t+1} также можно представить как функцию от V_{t-1}, V_{t-2} и т. д.; таким образом, разностные уравнения оказываются ценными при представлении временных задержек.

Дифференциальными уравнениями описываются изменения, непрерывные во времени. Эти уравнения имеют следующий общий вид:

$$\frac{dV}{dt} = f(V, t).$$

Здесь снова dV/dt и $f(V, t)$ могут быть векторами. Если $f(V, t)$ содержит только члены вида kV и k — постоянная, уравнение называется «линейным». Простое уравнение роста $dN/dt = rN$, обсуждавшееся в гл. 7 (разд. 7 и 8), как раз является линейным, где r — константа, а N — системная переменная. Если переменные входят в уравнение в виде произведений (например, kV_1V_2) или других комбинаций, уравнение называется «нелинейным». Некоторые из самых ранних математических моделей потока энергии в экосистеме были построены с использованием матричной алгебры и линейных дифференциальных уравнений (Гарфинкель, 1962; Паттен, 1965). Предполагалось, что в экосистеме энергия протекает через крупные «блоки» (растения, растительноядные, хищники, деструкторы), при этом количестве энергии v_i в каждом блоке меняется согласно дифференциальному уравнению

$$\frac{dv_i}{dt} = \sum_j k_{ij} v_j,$$

где k_{ij} — мгновенные скорости потока от j-го к i-му блоку, член k_{ii} отрицателен и соответствует суммарной скорости утечки из блока i во все блоки, получающие от него энергию. Выписывать целиком эту модель было бы слишком громоздко. Чтобы сделать символику более сжатой, мы можем использовать матричное представление, заметив при этом, что умножение матриц определено через суммы произведений, таких, как $k_{ij}v_j$. Тогда модель можно записать в матричной форме следующим образом:

$$\begin{bmatrix} \frac{dv_1}{dt} \\ \frac{dv_2}{dt} \\ \vdots \\ \frac{dv_n}{dt} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} k_{11} & k_{12} \dots & k_{1n} \\ k_{21} & k_{22} \dots & k_{2n} \\ & & \\ k_{n1} & k_{n2} \dots & k_{nn} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} v_1 \\ v_2 \\ \\ v_n \end{bmatrix}$$

или просто

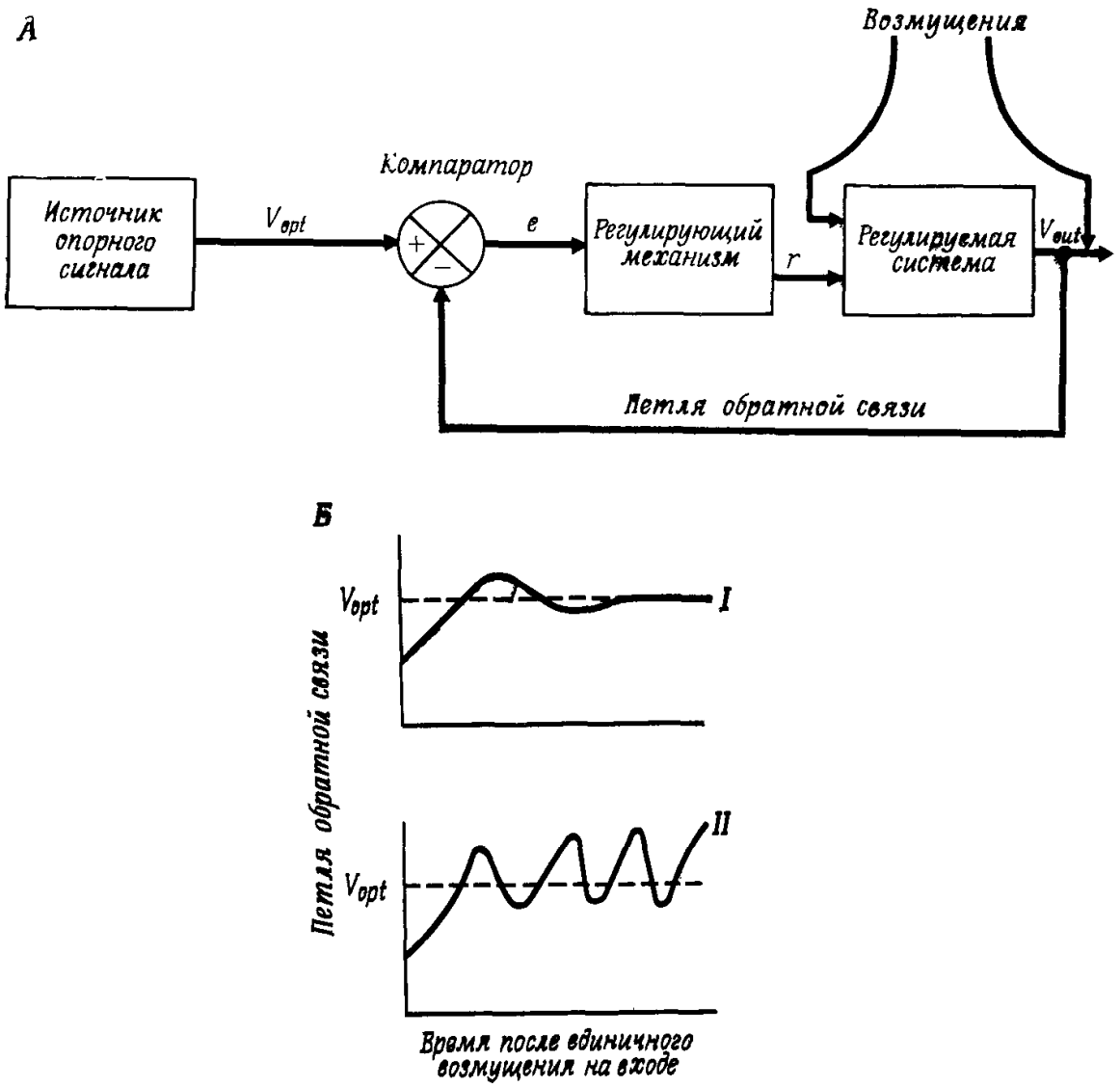
$$\frac{dV}{dt} = KV.$$

Простота этой модели позволяет определить многие ее свойства аналитическим путем, не прибегая к вычислительным машинам. Она, однако, приближается к пределу сложности для «аналитических» методов; экологические же модели, как правило, еще сложнее, и их приходится исследовать главным образом при помощи машинного моделирования.

5. АНАЛИЗ СВОЙСТВ МОДЕЛИ

Определения

Для изучения свойств математических моделей используют различные методы. Исследуя математическую систему, часто можно догадаться о соответствующих свойствах реальной системы. Основной интерес представляют вопросы обратной связи и регуляции, устойчивости и чувствительности одной части системы к изменениям в другой ее части.

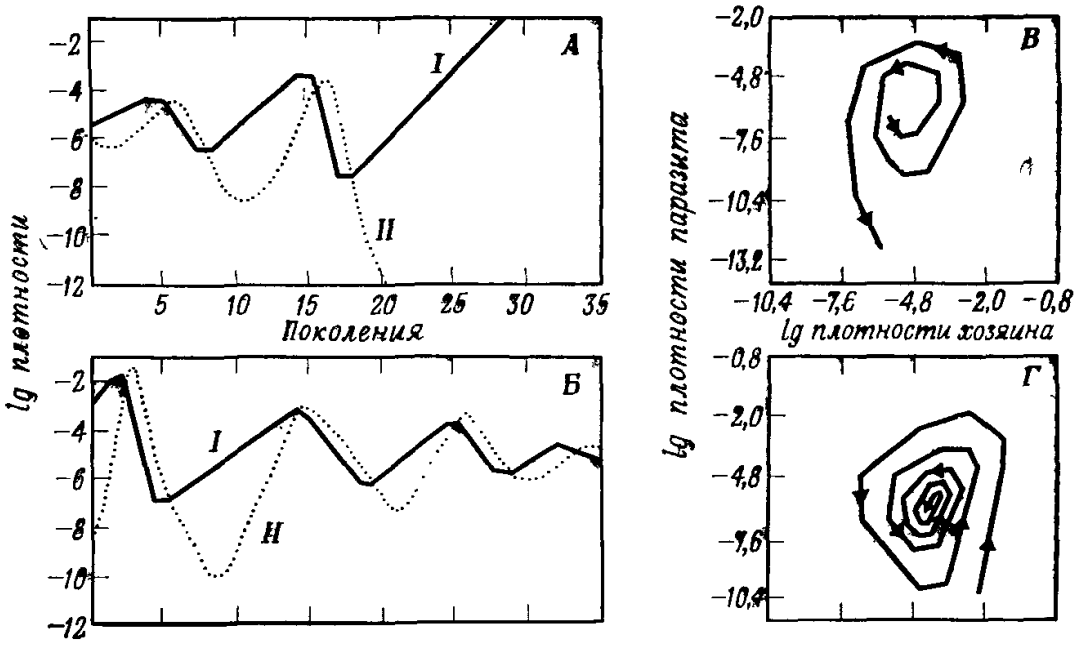


Фиг. 132. Основная система обратной связи с точки зрения теории регулирования (по Уотермену, 1968).

А. Абстрактная схема системы с обратной связью. *Б.* Поведение системы с обратной связью в ответ на возмущение.
I — демпфированное регулирование; *II* — недемпфированное регулирование. Заданное (опорное) состояние, или уровень (V_{opt}), сравнивается при помощи некоторого устройства (компаратора) с фактическим состоянием системы (V_{out}). Разница представляет собой ошибку *e*, которая используется регулирующим механизмом для исправления изменяющегося входного уровня *r* регулируемой системы. Опорное состояние само может быть некоторой функцией V_{out}.

Объяснения

Многие приемы построения и исследования моделей систем заимствованы из области «теории регулирующих систем» (Милсум, 1966; Милхорн, 1966; см. также гл. 2, разд. 4). Центральной в этой теории является идея обратной связи, иллюстрируемая фиг. 132. Как уже было сформулировано в гл. 2 (разд. 4), под обратной связью понимают ответ части системы на изменения, происходящие в ней самой. Механизм положительной обратной связи способствует дальнейшему увеличению некой величины при ее возрастании (например, экспоненциальный рост популяции, см. гл. 7, разд. 6). Механизм отрицательной обратной связи препятствует дальнейшему увеличению величины при ее возрастании, т. е. регулирует, как в случае логистической модели популяции (гл. 7, разд. 7). Модели помогают установить относительную эффективность различных механизмов обратной связи в увеличении (или уменьшении) устойчивости системы, так как в модели можно варьировать параметры или уравнения, соответствующие этим механизмам. Модель можно по-



Фиг. 133. Экспериментальная блоковая модель взаимодействия паразит—хозяин (Холлинг и Юинг, 1969).

На графиках *А* и *Б* показаны изменения во времени численности популяций в неустойчивой (*А*) и устойчивой (*Б*) ситуациях. *I* — хозяин; *II* — паразит. Графики *В* и *Г* представляют собой «фазовые диаграммы», показывающие изменения во времени размеров популяций относительно друг друга. Стрелками указано направление изменений во времени.

строить в явном виде на основе обратных связей, но чаще механизмы обратной связи выявляются в системе после того, как модель построена. Они оказываются следствиями простейших взаимодействий между компонентами системы.

Свойство устойчивости часто исследуют с помощью фазовых диаграмм типа показанной на фиг. 133 для системы паразит — хозяин. На диаграммах *А* и *В* параметры уравнений и переменные таковы, что колебания плотности в последовательных поколениях возрастают; на диаграммах *Б* и *Г* иной набор величин приводит к уменьшению колебаний во времени, подобно тому как это происходит в модели «генетической обратной связи», описанной в гл. 7 (фиг. 104). Фазовые диаграммы строят, откладывая на координатных осях соответствующие друг другу значения системных переменных. Относительные изменения во времени представлены линией, соединяющей точки, соответствующие значениям переменных в последовательные моменты времени (фиг. 133, *В* и *Г*). Затухающие колебания переменных обозначаются линией, закручивающейся внутрь, к «точке равновесия» (рис. 133, *Г*). Неустойчивости соответствует линия, которая раскручивается наружу (рис. 133, *В*). Перебирая разные начальные значения переменных, можно найти те состояния системы, которые ведут к устойчивости. Множества начальных состояний, которые не приводят к разрушению системы, называются на фазовой диаграмме *областями устойчивости*. Меняя параметры и уравнения модели, можно исследовать величину и форму области устойчивости.

Под общим заголовком «Анализ чувствительности» объединяют разнообразные наблюдения над поведением моделей. Варьируя вынуждающие функции модели, можно исследовать взаимозависимость чувствительности на входе и выходе. В моделях потока энергии мы можем наблюдать влияние изменений первичной продукции на потенциальный урожай хищников. Возьмем в качестве примера модель потока энергии в рыбоводном пруду (фиг. 24). Как скажется на урожае промысловой рыбы (окуня) увеличение первичной продукции (вынуждающая функ-

ция) на 25%, вызванное ассигнованием средств на дополнительное удобрение? Модель может показать, что очень небольшая часть дополнительной первичной продукции могла бы дойти до уровня конечных хищников, так как часть этой конкретной экосистемы составляет развитая «боковая цепь», представленная хищными личинками насекомых. Модель могла бы показать, что дополнительный урожай не оправдывает затраченных средств, особенно ввиду того, что увеличение вынуждающей функции порождает дополнительную неустойчивость. Избрав другой подход, можно пытаться выяснить количество энергии на входе, необходимое для поддержания дополнительного трофического уровня. Например, сколь велики должны быть микроэкосистема или остров, чтобы они могли поддерживать в течение длительного времени популяцию хищников, не уничтожая ту часть системы, которая служит жертвой (вспомните, что в приведенном в гл. 2 примере микроэкосистемы для поддержания двух трофических уровней потребовалось «ограничение выпаса», см. фиг. 8, *Б*).

Другой тип чувствительности — это чувствительность компонентов модели друг к другу, она измеряется: 1) как изменение равновесного значения или средней величины одного компонента при изменении другого; 2) как устойчивость одного в зависимости от устойчивости другого. Например, в модели круговорота питательных веществ (фиг. 21) можно стимулировать какое-либо изменение величины компонента потребления растений и ждать, как это скажется на детритном компоненте. Наконец, мы можем рассматривать чувствительность общих характеристик системы (устойчивость, равновесные значения и т. п.) к изменениям ее параметров и уравнений. Такого рода анализ чувствительности особенно полезен тем, что он указывает области, в которых необходимы более тщательные полевые измерения и экспериментальные проверки. При анализе сложных систем часто выявляются ключевые компоненты или взаимодействия. Можно считать, что эти ключевые факторы находятся в точках схождения сети линий, выражающих причинно-следственные взаимодействия между компонентами системы. В общем анализ чувствительности представляет собой хороший подход в тех случаях, когда стратегия исследования неизвестна или когда нужно выбрать стратегию, приводящую к желаемому результату. Изменяя веса разных компонентов некоторым выбранным заранее способом, можно видеть, какие именно компоненты модели *чувствительны* к каждому изменению.

6. МЕТОДЫ ПОСТРОЕНИЯ МОДЕЛЕЙ

Определения

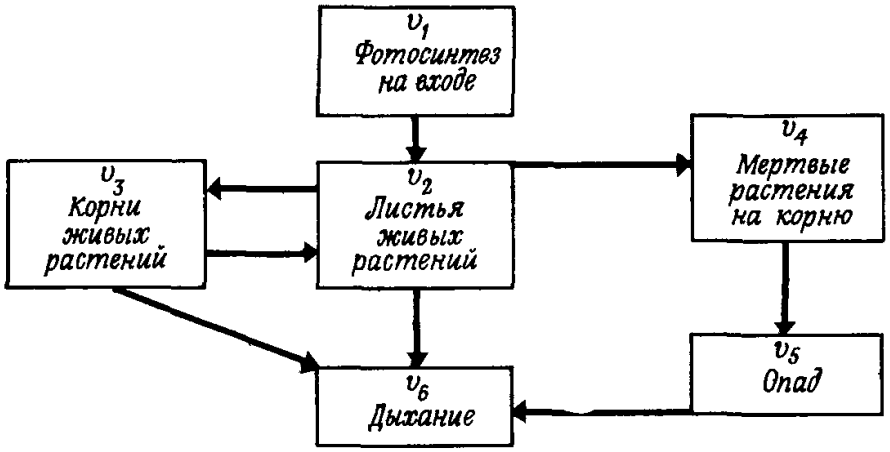
Нет твердых правил или критериев, которые определяли бы действия, необходимые при построении математической модели. В принципе любую математическую модель можно рассматривать как расширение, обобщение или частный случай любой другой модели. На практике при экологическом моделировании применяют по меньшей мере две четко различающиеся стратегии. При построении *блоковых моделей* основное внимание обращают на количества энергии и веществ в отдельных «блоках» экосистемы. Приводившиеся в этой главе примеры, так же как и схемы, приводившиеся в гл. 3 и 4, основаны на этом подходе. К типу блоковых относятся и «электрические аналоговые» модели (фиг. 30), но они слишком сильно подчеркивают аналогию между экологическими, электрическими и гидрологическими системами, подобно тому как если бы в системной модели здания или какой-либо сложной технической конструкции на первый план выставлялась роль электриче-

ской сети и водопровода (см. Г. Одум, 1960а, 1962). Блоковые модели обычно строят в виде систем довольно простых дифференциальных уравнений. В методе, основанном на анализе экспериментальных компонентов, главное внимание направлено на подробный анализ экологических процессов (хищничество, конкуренция и тому подобное). При моделировании с этих позиций главное внимание сосредоточено на взаимодействиях и уравнениях, описывающих систему, а не на выявлении количественных оценок для описания состояния системы. Модели, построенные с применением анализа экспериментальных компонентов, обычно бывают реалистичными и точными, блоковые же модели бывают обобщенными, но не реалистичными. Параметры блоковых моделей обычно оценивают по данным наблюдений об изменении величины блоков во времени; такие наблюдения не приводят к нарушениям в изучаемой системе. Как свидетельствует само название, при анализе экспериментальных компонентов параметры обычно выясняют путем экспериментального изучения процессов, выделенных из экосистемы. Данные полевых наблюдений используются при этом только для общей проверки, чтобы обеспечить должное сочетание в модели изучаемых экспериментально процессов. В блоковых моделях основное внимание уделяется описанию и обобщению данных. При анализе экспериментальных компонентов большое значение придают предсказанию реакции системы на нарушение и манипуляциям с нею. При крупномасштабных интегральных исследованиях целых экосистем обычно сочетают черты этих двух подходов.

Объяснения

Применение в экологии блоковых моделей описано Паттеном (1971) и ван Дайном (1969). Исследователей, применяющих этот подход, обычно интересует изучение общей динамики целой экосистемы как единицы, осуществляющей переработку энергии или круговорот питательных веществ. Экосистема рассматривается при этом как состоящая из отдельных блоков — отсеков или резервуаров энергии или питательных веществ. Предполагается, что сложные процессы, связанные с популяциями, образующими каждый резервуар, уравновешивают друг друга, в результате чего поведение резервуара в целом оказывается простым. Данные для блоковых моделей могут дать и экспериментальные работы, однако обычно их получают путем простого измерения величин блоков во времени. Для нахождения оценок параметров многократно решают уравнения, меняя параметры до тех пор, пока не будет достигнуто наилучшее соответствие данным об изменении величин во времени. Модель считается неудовлетворительной, если ее нельзя «подогнать» к имеющимся данным. Противники такого подхода считают, что это «ненаучно», так как в обычной экспериментальной науке стараются найти данные, которые бы *опровергали*, а не подтверждали предполагаемую зависимость. Для иллюстрации этого подхода на фиг. 134, *А* изображена простая модель, состоящая из шести блоков. В этой модели компонент первичных продуцентов степной экосистемы разбит на четыре единицы (листья живых растений, корни живых растений, мертвые растения на корню и опад) и связан с двумя энергетическими компонентами: фотосинтез на входе (P) и дыхание (R). На фиг. 134, *Б* приведены уравнения, описывающие взаимодействие каждого блока с другими в разное время года. Наконец, результат машинного моделирования показан на фиг. 134, *В*; здесь видно хорошее соответствие «предсказанных» изменений блоков «наблюденным». Другим примером служит модель потока энергии через экосистему, описанная в конце разд. 4 этой главы.

А. Блоковая модель



Б Математическая модель

$$v_1 t = \frac{3{,}0\cos\left\{3{,}1 + 2{,}0\left[\frac{\pi(t-1{,}0)}{365}\right]\right\} 8{,}6}{1{,}4};$$

$$\frac{\Delta v_2}{\Delta t} = 1{,}0v_1 + 0{,}004v_3 - \{0{,}00027e^{0{,}012t} + [0{,}002 + 0{,}002\sin(2t - 0{,}7)\,1{,}4] + 0{,}0014\}\,v_2;$$

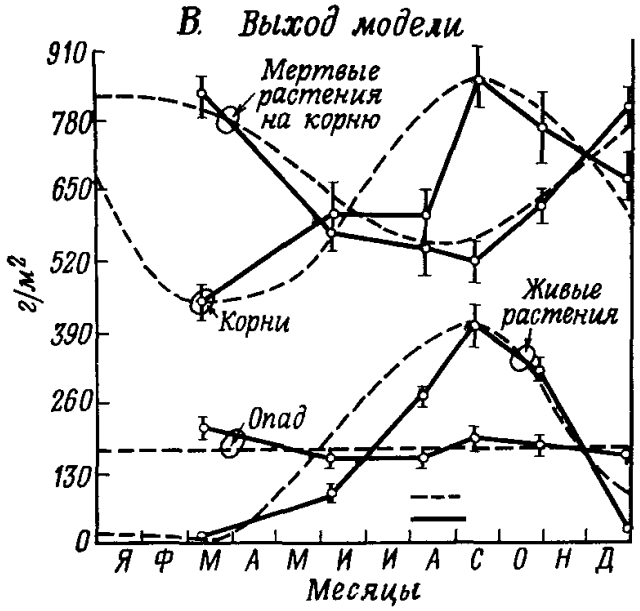
$$\frac{\Delta v_3}{\Delta t} = \begin{cases} t \leqslant 280 = 0{,}004v_2 - \{[0{,}0005 + 0{,}01\sin(t+2)]\,1{,}1 + 0{,}004\}\,v_3; \\ t > 280 = 0{,}004v_2 - \left\{[0{,}0005 + 0{,}01\sin(t+2)]\,1{,}1\left(\frac{365-t}{110{,}0}\right) + 0{,}004\right\} v_3; \end{cases}$$

$$\frac{\Delta v_4}{\Delta t} = 0{,}002v_2 - 0{,}001v_4;$$

$$\frac{\Delta v_5}{\Delta t} = 0{,}00185\,[1{,}0 + \sin(2t - 1{,}56)]\,v_4 - 0{,}002v_5;$$

$$\frac{\Delta v_6}{\Delta t} = \frac{0{,}00185\,[1{,}0 + \sin(2t - 1{,}56)]\,v_4 - 180{,}0 + v_5}{v_5} + 0{,}0014v_2 + 0{,}0007v_3.$$

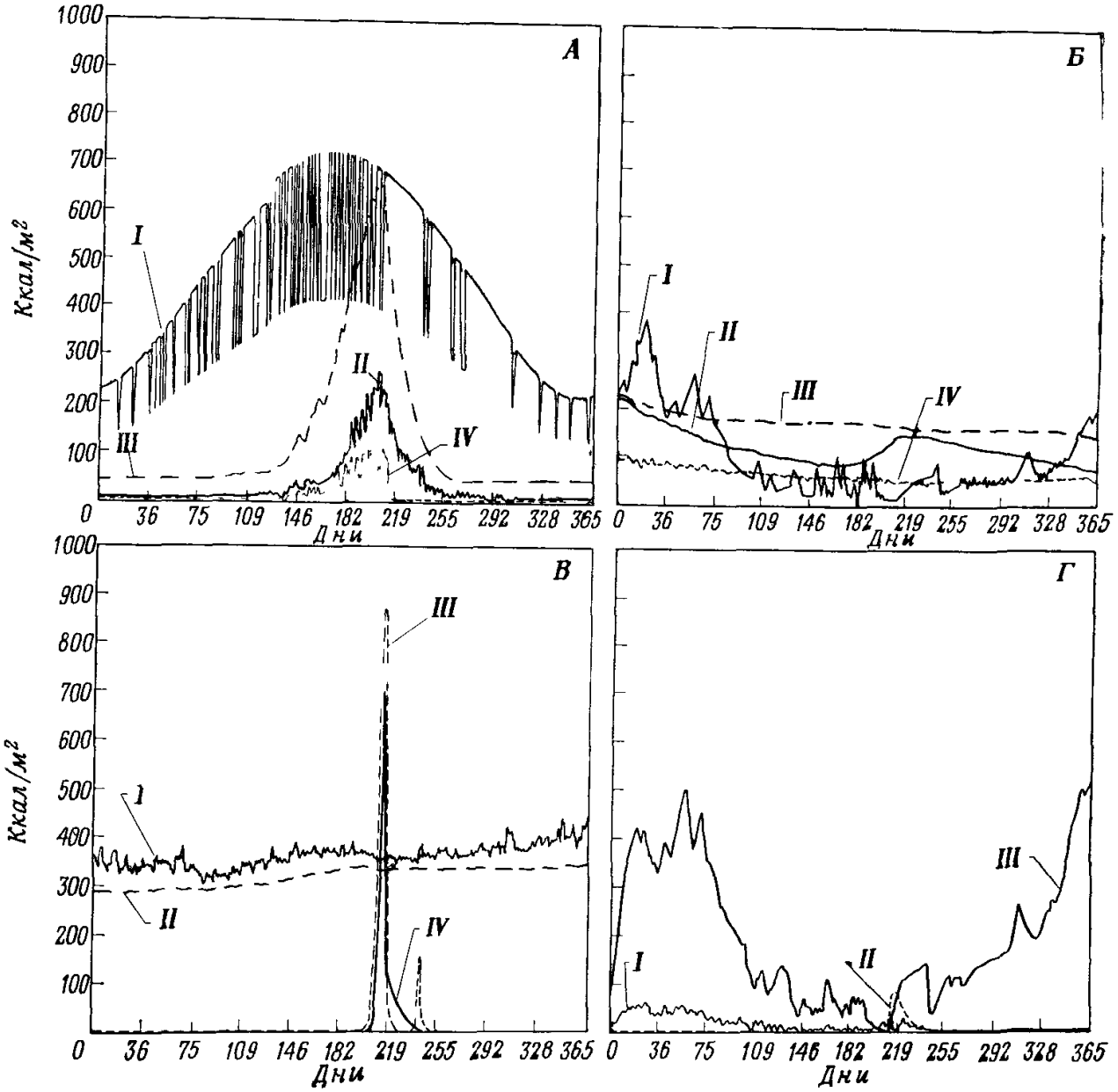
В. Выход модели



Фиг. 134. Блоковая модель изменения биомассы в экосистеме степи (из ван Дайна, 1969).

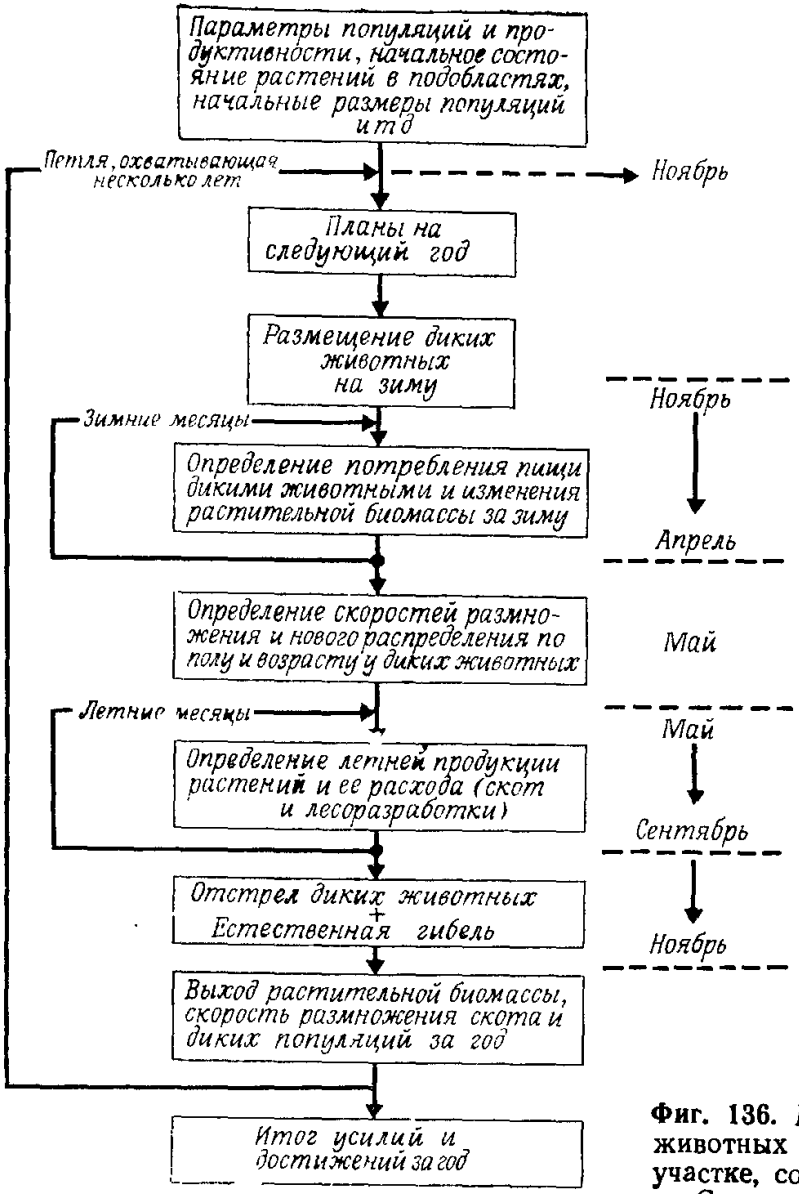
А. Блоковая модель с указанием составных частей системы и направления потока энергии. *Б.* Вынуждающая функция $[v_1(t)]$ и система уравнений. *В.* Результаты машинного моделирования, показавшие соответствие модели реальным данным: прерывистые кривые — предсказание, сплошные кривые — наблюдение.

Метод анализа экспериментальных компонентов впервые был формально предложен Холлингом (1966). Принцип этого подхода состоит в разбиении экологического процесса на очень простые субпроцессы, или «экспериментальные компоненты». Затем каждый компонент изучается экспериментально и описывается простым уравнением или рядом уравнений. Объединение моделей основных компонентов в модель процесса в целом или группы процессов трактуется как «бухгалтерская» проблема балансового учета. При этом широко используются сложные разностные уравнения, и для исследования свойств модели совершенно необходима вычислительная машина. Таким путем относительно легко представить задержки во времени, прерывистости и пороговые ответы. Уатт (1968) обсуждает различные аспекты метода анализа экспериментальных компонентов применительно к проблемам использования ресурсов. Этот подход широко применяется при изучении процессов, проте-

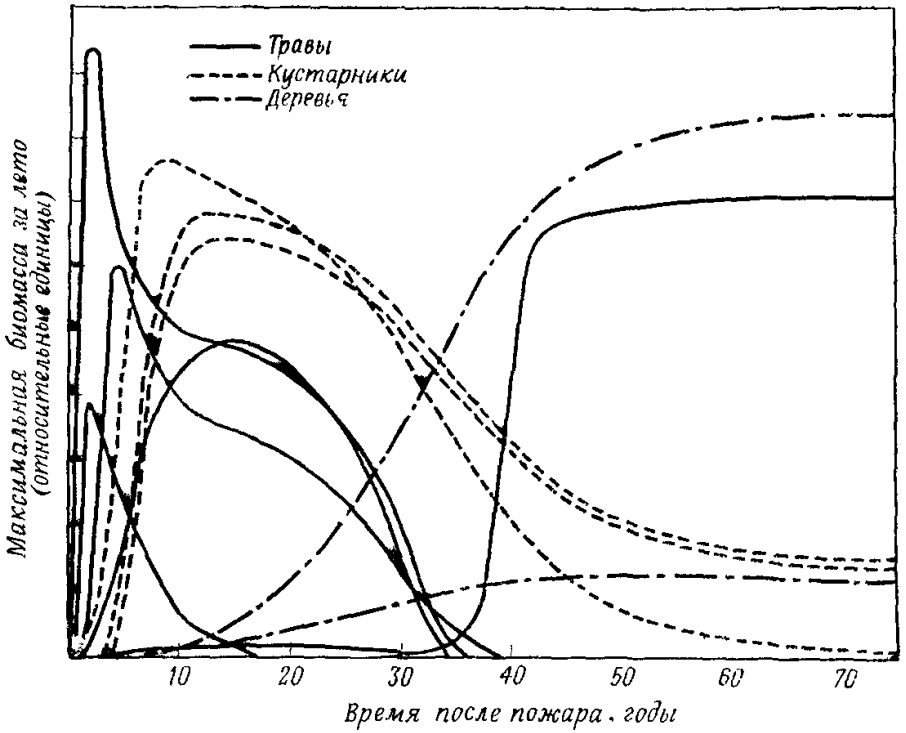


Фиг. 135. Крупномасштабная имитационная модель степной экосистемы (из ван Дайна, 1969).

Данные введены в виде параметров уровня и начальных величин в 0-й день, кривые на рисунке — не реальные величины Намного менее реалистичный и сложный вариант этой модели показан на фиг. 134, *А* Кривая *I* — солнечная энергия (×1), *II* — дыхание растений (×10); *III* — живые растения на корню; *IV* — валовой фотосинтез. *Б.* Кривая *I* — опад; *II* — мертвые растения на корню; *III* — биомасса антилоп (×100); *IV* — дыхание антилоп (×10 000). *В.* Кривая *I* — дыхание койотов (×1 000 000), *II* — биомасса койотов (×10 000); *III* — биомасса микроорганизмов (×0,00001); *IV* — дыхание микроорганизмов (×0,001). *Г.* Кривая *I* — мертвые животные (×1000); *II* — детрит (×0,00001), *III* — фекалии (×1000).



Фиг. 136. Модель продукции растений и диких животных и ведения хозяйства на обширном участке, состоящем из лесов и пастбищ, на западе Северной Америки.



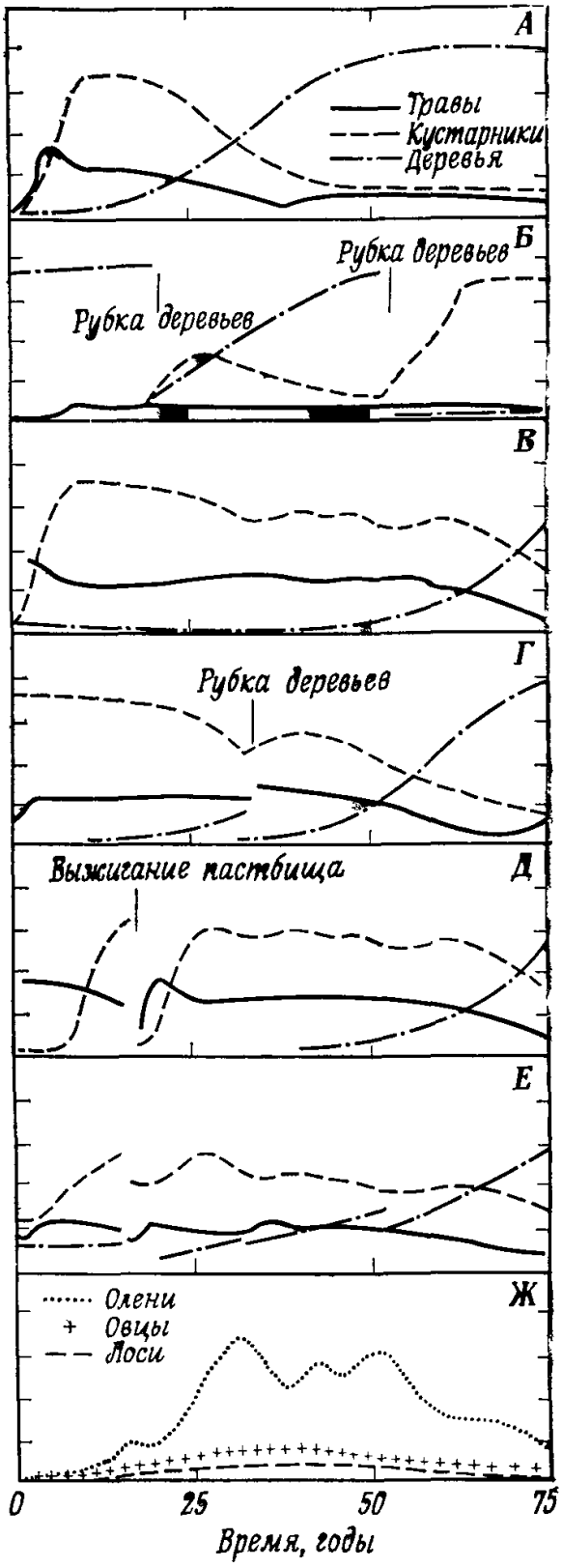
Фиг. 137. Имитация растительной сукцессии, последовавшей за жестоким пожаром в окультуренной области, в которой не было крупных травоядных.

Каждая кривая представляет биомассу (относительную) одного вида растений (приведены кривые для 5 видов злаков, 3 видов кустарников и 2 видов деревьев).

кающих на уровне индивидуальных организмов, и на основании полученных данных делают выводы относительно изменений в видовых популяциях. Попытки приложения этого подхода к целым экосистемам столкнулись бы с огромными трудностями. На фиг. 133 дан пример применения анализа экспериментальных компонентов к исследованию взаимодействий в системе хищник (паразит) — жертва (хозяин). В этой сложной модели Холлинг использовал уравнения, описывающие многие компоненты процесса хищничества в целом, такие, как степень голода и скорость поиска у хищника, плотность жертвы и взаимодействие между хищниками.

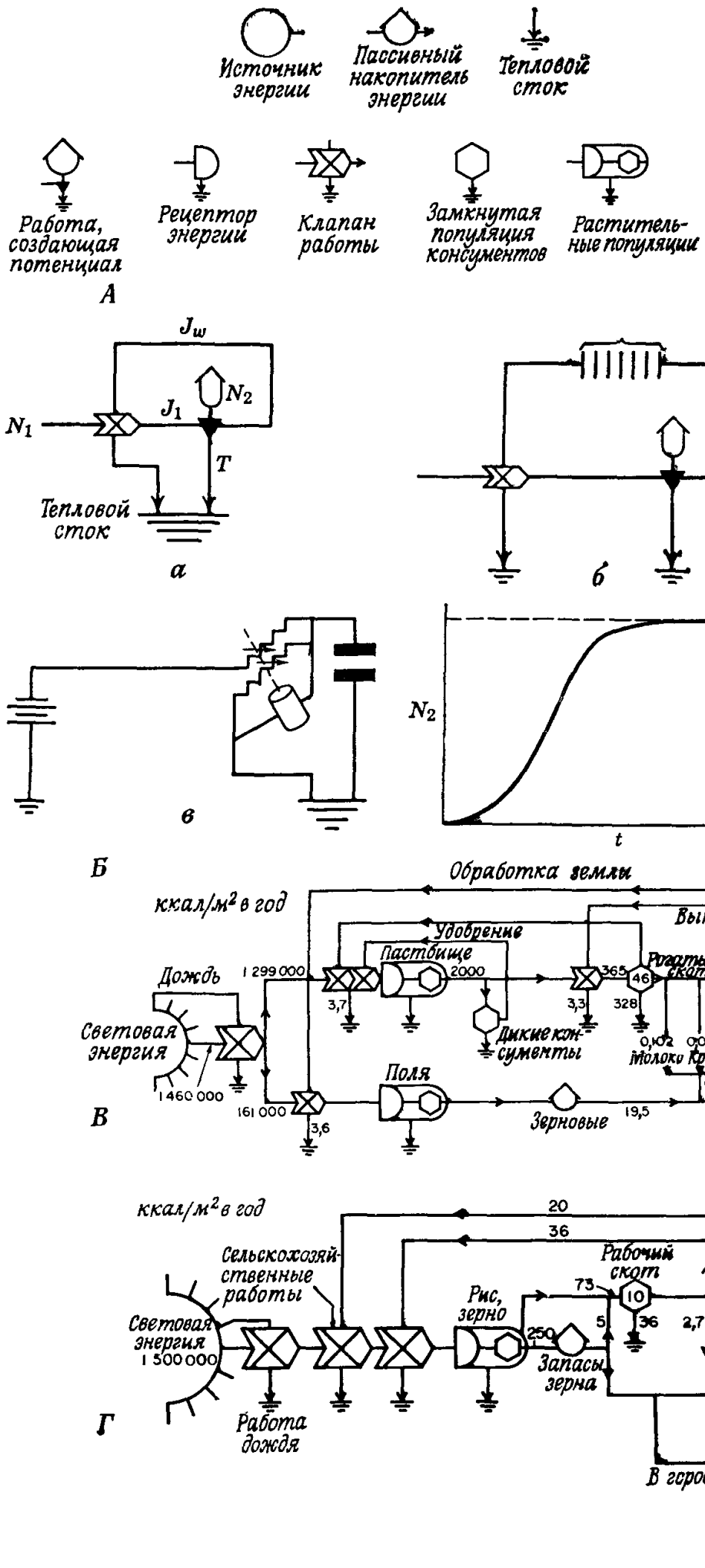
Интересный вариант модели хищник—жертва содержится в недавней работе Холлинга (1969). Он рассматривает землевладельцев как «хищников», а землю — как «жертву»! Бесплановое, раздробленное развитие, которое пожирает случайным образом ландшафт, в данном варианте — точное соответствие самоуничтожению «незапрограммированным» хищником, истребляющим жертву без контроля обратной связи.

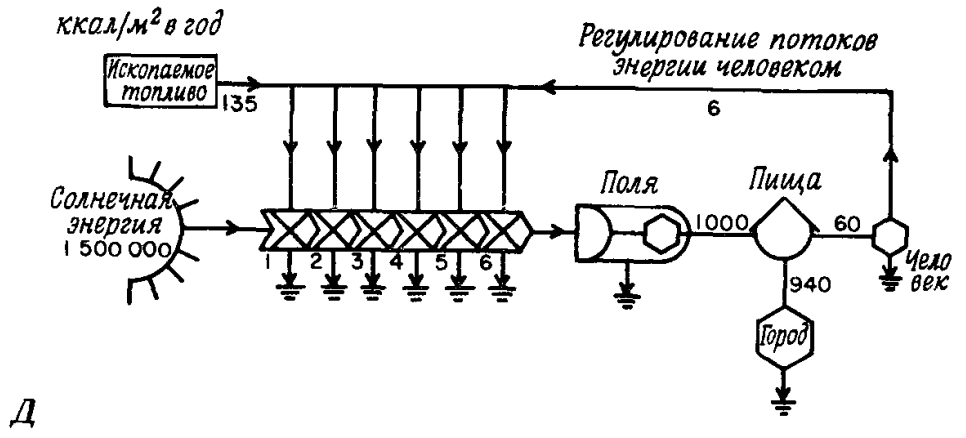
На фиг. 135—138 показаны модели, в которых сочетаются черты метода анализа экспериментальных компонентов и блоковых моделей. Модель степной экосистемы (фиг. 135) была построена в связи с Международной биологической программой и предназначалась для изучения основных аспектов потока энергии. Основными вынуждающими функциями были уравнения для солнечной энергии, температуры и осадков. Каждый блок, для которого моделировались изменения во времени, представлен в модели по меньшей мере одним разностным или дифференциальным уравнением. Для изучения использования земель в лесистых районах Северной Америки была построена модель продукции растительности и популяций диких животных (фиг. 136—138). Продуктивность растений и сукцессия имитируются при помощи своего рода блоковой модели, основанной на использовании нелинейных



Фиг. 138. Моделирование 75-летнего процесса по пяти окультуренным областям (*А* — *Д*) и по всей области в целом (*Е* и *Ж*).

В некоторых местах производилась рубка деревьев и выжиганне пастбищ (указано стрелками); показано предполагаемое влиянне этих изменений на растительный покров н популяцни днкнх жнвотных.


Источник энергии
Пассивный накопитель энергии
Тепловой сток
Работа, создающая потенциал
Рецептор энергии
Клапан работы
Замкнутая популяция консументов
Растительные популяции
А
J_w
N_1
J_1
N_2
T
Тепловой сток
а
б
в
N_2
t
Б
Обработка земли
ккал/м² в год
Выпас
Удобрение
Пастбище
Дождь
1 299 000
2000
365
46
6,9
Рогатый скот
3,7
3,3
328
Световая энергия
Дикие консументы
0,102
0,034
0,066
Молоко
Кровь
Мясо
Поля
0,2
1 460 000
161 000
3,6
Зерновые
19,5
19,7
4,5
12,5
Человек
В
ккал/м² в год
20
36
Сельскохозяйственные работы
Рабочий скот
Рис, зерно
73
10
Световая энергия
1 500 000
5
36
2,7
250
Запасы зерна
37
180
Работа дождя
45
В город
Г



Фиг. 139. Пример аналоговой модели в виде электрической цепи (по Одуму, 1967, 1967а).

А. Символы элементов энергетической сети (более подробные объяснения приведены в тексте). *Б.* Электрическая модель логистического роста популяции и уравнений для каждой ответной реакции: *а* — биологическая схема популяции с обратной связью на размножение (источник энергии с постоянной тягой); *б* — биофильтр: резонансный или затухающий сдвиг фазы (*1* — сложная программа с временной задержкой); *в* — пассивный аналог; *г* — кривая логистического роста. Логистический рост получается в цепи, для которой: $J=L(N_1-N_2)$ — приток; $J_w = k_w N_2$ — работа по петле обратной связи; $L=kJ_w$ — пропускная способность, регулируемая работой $L=1/R$; $T=dN_2/dt$ — 50%-ный налог на энтропию, когда она положительна; $dN_2/dt = J-T-J_w$ — баланс потоков. Отсюда следует уравнение:

$$dN_2/N_2dt=(k_w/2)[k(N_1-N_2)-1].$$

Энергозависимая пропускная способность $= (kN_1-1)/k$ *В.* Энергетическая схема примитивной системы в Уганде. *Г.* Энергетическая схема сельского хозяйства в Индии, где главным источником энергии служит свет, но поток энергии через скот и зерновые регулируется человеком. *Д.* Энергетическая сеть высокомеханизированного сельского хозяйства. Высокие урожаи основаны на значительном вложении энергии путем использования ископаемого топлива, за счет которого выполняется работа, ранее производившаяся человеком и животными; при этом выпадает пищевая сеть животных и растений, которых приходилось «кормить» в двух предыдущих системах.

дифференциальных уравнений. Основные параметры продуктивности растений были получены из экспериментальных исследований, а общее направление сукцессии оценивали, «проигрывая» различные значения параметров, характеризующих конкуренцию между растениями. Для представления возрастной структуры, рождаемости и смертности в популяциях диких животных применялись разностные уравнения и методы балансового учета. Питание этих популяций и влияние количества пищи на размножение и смертность моделировали по экспериментальным данным, с использованием как разностных, так и дифференциальных уравнений. Два последних примера приведены не столько для того, чтобы показать, как строятся модели, сколько для того, чтобы читатель мог представить себе, какие сложные биологические ситуации можно описать в математических терминах.

На фиг. 139 приведены четыре примера электрических аналогов блоковой модели (см. также фиг. 30). Отдельные блоки обозначены специальными символами, показанными на фиг. 139, *А*; имеются символы для источников энергии, популяций растений (первичные продуценты), консументов, запасов, тепловых стоков (где часть потенциальной энергии превращается в тепло — неизбежный спутник любого перехода одной формы энергии в другую) и рабочие клапаны (поток работы, облегчающий вторичный поток работы). Приводим пояснение Г. Одума (1967а, стр. 59):

«Каждый символ определен математически и для каждого существует граф функциональных входных и выходных сигналов. Так как каждый символ представляет нечто математически определенное, сетевая диаграмма является одновременно записью машинной программы, кото-

рая может быть использована для моделирования на цифровой машине. Если изучается ответ группы связанных частей, то его можно также моделировать электрической системой, где электрический ток соответствует потоку углерода, а тепловые потери энергии в реальной системе имитируются тепловыми потерями в системе электрической. Напряжение соответствует потенциальной энергии».

Если система собрана в виде реальной электрической схемы, то можно, меняя поступление энергии на входе, определять поступление энергии в любую точку системы, например к человеку в конце пищевой цепи. Если упущено что-либо важное, то ответ будет отличаться от того, что происходит в реальной системе. В таком случае можно вводить в модель какие-либо дополнительные свойства или изменять схему, т. е. продолжать строить модель до тех пор, пока она не будет имитировать реальную систему.

ТАБЛИЦА 40

Сравнение трех систем сельского хозяйства

Тип хозяйства	Выход, ккал/м² в год	Число людей, которое может прокормить 1 км²		Тип хозяйства	Выход, ккал/м² в год	Число людей, которое может прокормить 1 км²	
		на ферме	в городе			на ферме	в городе
Примитивное сельское хозяйство	20	20	0	Высокомеханизированное сельское хозяйство с вложением дополнительной энергии	1000	60	940
Сельское хозяйство без вложений энергии	245	240	40				

На фиг. 139, *Б* показано, как модель логистического роста популяции (подробно рассмотренная в гл. 7, разд. 8) может быть изображена в виде электрической аналоговой схемы либо с прямой линейной петлей обратной связи, либо с временной задержкой, которые выравнивают рост популяции на некоторой пропускной способности k. На фиг. 139, *В—Д* показаны три системы, отражающие последовательные стадии в развитии сельского хозяйства: от примитивного сельского хозяйства (фиг. 139, *В*) до высокомеханизированного сельского хозяйства США, основанного на использовании ископаемого топлива (фиг. 139, *Д*). Обратные связи на этих схемах показывают количественно значение работы, выполняемой человеком, животными и ископаемым топливом для обеспечения потока пищи, направленного к человеку. Концепция «вложения дополнительной энергии» уже рассматривалась в гл. 3. Как показано на фиг. 139, *Г*, в Индии рабочий скот играет важную роль в обработке и удобрении полей; изъятие рабочего скота потребовало бы замены источника энергии ископаемым топливом и широкой механизации. Считая, что одному человеку требуется получать с пищей 10^6 ккал в год, можно примерно оценить выход моделей трех систем сельского хозяйства (табл. 40). Быстрый переход от несубсидируемого к субсидируемому сельскому хозяйству вызывает серьезные экологические, социальные и экономические неурядицы. Увеличивается загрязнение среды, происходит вынужденное массовое переселение мелких фермеров в города, где они могут прокормиться, но не могут найти удовлетворительную работу, жилье и возможность сохранить свое человеческое достоинство. Модели, подобные рассмотренным, помогают оценить стоимость таких

изменений, которая должна как-то оплачиваться, раз общество в целом от этих изменений выигрывает. Необходимы модели, которые рассматривали бы город и остальную часть страны как единую и мутуалистически связанную систему жизнеобеспечения. Обычная практика «субоптимизации» модели только для части системы, например рассмотрение только производства пищи без учета экономических и социальных последствий роста производства, а также стресса, оказываемого при этом на окружающую среду, крайне опасна и может ввести в заблуждение, если такие модели рассматривать как «истину в последней инстанции».

ЧАСТЬ 2 ЧАСТНАЯ ЭКОЛОГИЯ (ЛАНДШАФТНЫЙ ПОДХОД)

В первой части мы определили предмет экологии, пользуясь принципами и концепциями, относящимися к различным уровням организации, а именно к уровням индивидуума, популяции, сообщества и экосистемы (гл. 1, разд. 2). Такой способ изложения, во-первых, позволяет представить совокупность основных тем, объединяющих экологию, и, во-вторых, появляется конструктивная основа для практических приложений в интересах всего человечества. Кроме того, если мы хотим иметь ясное представление о мире, в котором живем, то необходимо сконцентрировать внимание на непосредственном изучении четко ограниченных участков земной поверхности. Опыт преподавания (мы включаем сюда и самообразование) показал, что оправдывает себя только такая процедура обучения, которая состоит из лекционных и лабораторных, или теоретических и практических, курсов. В соответствии с этим первая часть книги представляет собой «теорию», а вторая — «лабораторию», в которой мы глубже знакомимся с предметом, изучаем необходимый «жаргон» и проверяем теории практикой.

В первой части мы придавали особое значение функциональным аспектам экологии, т. е. тому, как «действуют» природные системы. Хотя невозможно, да и нельзя, проводить резкую границу между структурой и функцией, все же вторая часть будет посвящена преимущественно структуре, или, если можно так сказать, тому, как природа «выглядит». Иными словами, мы особо отметим то, что может увидеть студент во время экскурсий, когда он уже перестает быть просто сторонним наблюдателем.

Изучая какой-то определенный участок, мы знакомимся с конкретными организмами и физическими факторами, объединенными в настоящее время в некую частную экосистему. Это помогает нам избежать ошибок, которые могут возникнуть в результате чрезмерного обобщения, и, кроме того, дает возможность понять сущность методов, ознакомиться с приборами и предусмотреть те трудности, с которыми придется столкнуться при изучении тех или иных конкретных ситуаций.

Если читатель не знаком с первой частью, то ему следует обратиться к разделам, посвященным концепции экосистемы (гл. 2, разд. 1), описаниям местообитаний и ниш (гл. 8, разд. 1), биогеохимических круговоротов (гл. 4, разд. 1), принципов лимитирующих факторов (гл. 5, разд. 3), биотических сообществ (гл. 6, разд. 1) и развития экосистемы (гл. 9, разд. 1). Все это положено в основу при обсуждении вопросов второй части.

Биосферу можно грубо разделить на четыре части: моря, лиманы, пресные воды и суша. Так как большинство биологов придерживаются того мнения, что жизнь возникла в океане, логично было бы начать изучение биосферы с моря. Однако по многим причинам целесообразнее рассмотреть сначала пресные воды. Во-первых, потому, что пресноводные водоемы существуют везде, где бы ни находился человек. Во-вторых, многие пресноводные водоемы невелики по размерам и поэтому во всех отношениях более доступны для изучения при помощи сравнительно простого оборудования. И наконец, в-третьих, маленькие пресноводные водоемы населяет меньшее число видов живых организмов, чем океан. Это облегчает начинающему исследователю понять природу естественного сообщества, не затрачивая массу усилий на идентификацию организмов, принадлежащих большому числу классов и типов. Итак, все сказанное выше заставляет нас начать вторую часть с описания жизни в пресных водах.

Глава 11

Экология пресных вод[1]

1. ПРЕСНОВОДНАЯ СРЕДА: ТИПЫ И ЛИМИТИРУЮЩИЕ ФАКТОРЫ

Поскольку вода представляет собой самую существенную часть протоплазмы как по своему значению, так и по количественному содержанию, можно сказать, что вся жизнь является «водной». Тем не менее водной средой мы называем такую, в которой вода играет главную роль не только как внутренняя, но и как *наружная* среда. Пресноводные водоемы удобно разделить на две группы [2]:

1) стоячие водоемы, или лентическая среда (от лат. *lenis* — спокойный), — озеро, пруд, болото,
2) проточные водоемы, или лотическая среда (от лат. *lotus* — омывающий), — родник, ручей, река.

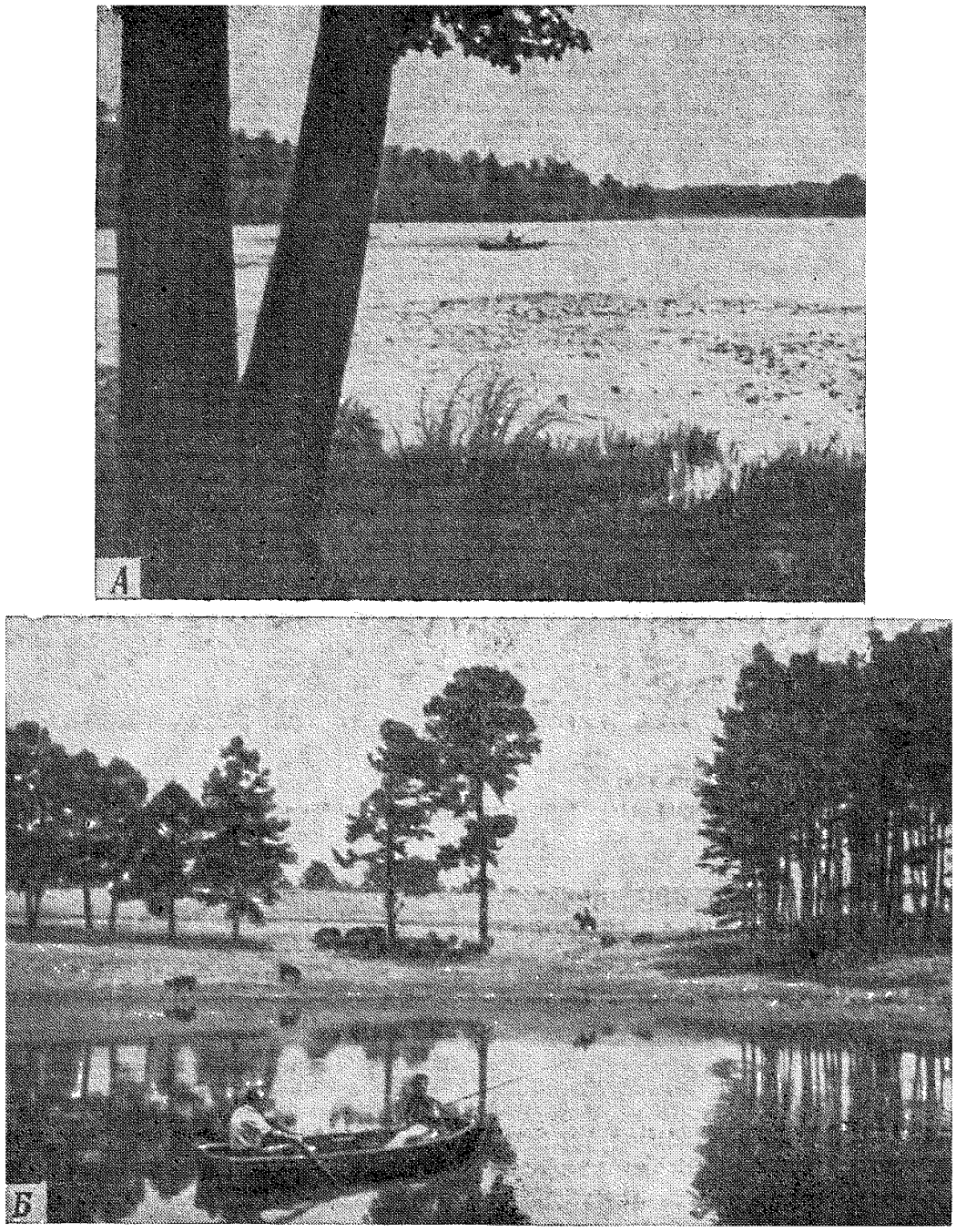
Типы некоторых водоемов показаны на фиг. 140—142. Резких границ между этими группами, а также внутри каждой из них не существует. Изменение геологического строения может вызвать изменение типа водоемов, тогда как биологические процессы часто стабилизируют или ослабляют процессы обмеления озер и речной эрозии (гл. 9, разд. 1 и гл. 4, разд. 3). Деятельность человека приводит к ускорению геологических процессов за счет биологических, что слишком часто приносит ущерб самому человеку (гл. 2, разд. 4). В общем озера заполняются твердым материалом, а речные долины все глубже врезаются в земную поверхность. Все эти изменения происходят в результате действия воды. Когда речная долина достигает своего базиса эрозии, течение замедляется, происходит выпадение взвеси и формируется равнинная меандрирующая река. Однако при соответствующих условиях могут образовываться поднятия в любой части долины, даже если иловые отложения уже построили дельту реки. Тогда общий эрозионный цикл начинается вновь. Сложное взаимодействие автогенных (внутренних, сукцессионных) и аллогенных (внешних) процессов в пресноводных водоемах достаточно подробно обсуждалось в гл. 9.

По сравнению с океаном и сушей пресные воды занимают небольшую часть поверхности Земли, но их значение для человека поистине огромно. Объясняется это рядом причин. Во-первых, пресноводные водоемы — самый удобный и дешевый источник воды для бытовых и про-

---

[1] Изучение пресных вод во всех аспектах — физическом, химическом, геологическом и биологическом — предмет *лимнологии*. Экологи, занимающиеся изучением пресных вод, главное внимание уделяют взаимоотношениям организмов друг с другом и со средой в пресноводных водоемах, используя при этом экосистемный прииципп.

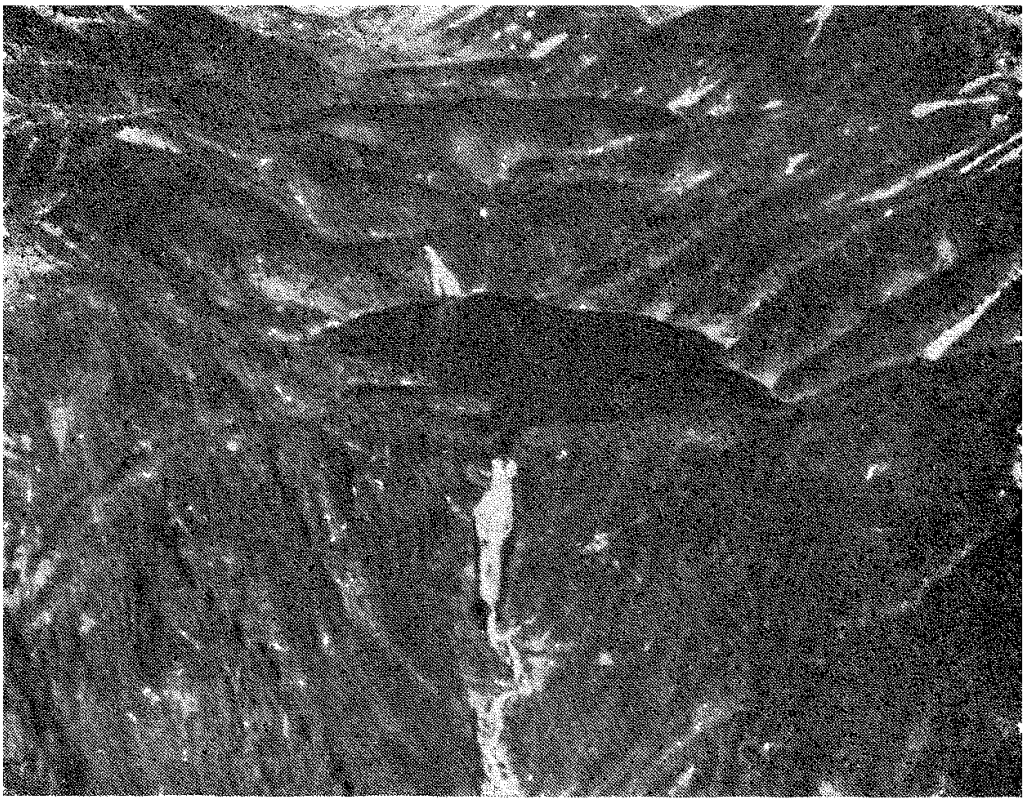
[2] Предлагаемая здесь автором терминология не находит широкого применения из-за значительной условности такого деления. Нужно также заметить, что большинство отечественных и зарубежных исследователей понимают лимнологию несколько у́же, как науку, изучающую крупные непроточные и слабопроточные водоемы — озера и водохранилища. — *Прим. перев.*



Фиг. 140. Типы стоячих (лентических) водоемов.
А. Пруд с высшими растениями, укореняющимися в литоральной зоне *Б* Хозяйственный пруд, в литоральной зоне которого высшие растения отсутствуют

мышленных нужд. (Мы можем и в будущем, вероятно, будем получать большую часть пресной воды из морской, но стоимость такой воды чрезвычайно высока, если учесть расход энергии и возрастающее при этом засоление среды) Во-вторых, пресные воды — это узкое место планетарного гидрологического цикла (фиг. 39, *Б*) И наконец, в-третьих, пресноводные экосистемы представляют собой самые удобные и дешевые системы по переработке отходов. Человек настолько злоупотреблял использованием этого природного средства, что теперь уже стала очевидной необходимость прилагать значительные усилия для немедленного уменьшения возникшего стресса В противном случае вода станет *основным* лимитирующим фактором для человека как биологического вида!

К числу лимитирующих факторов, которые в пресноводных экосистемах, по-видимому, имеют особое значение и которые, следовательно,



Фиг. 141. Типы стоячих водоемов.
Цепь высокогорных олиготрофных озер ледникового происхождения на Аляске.

необходимо измерять при проведении любого серьезного исследования таких систем, относятся: температура, прозрачность, наличие течения, концентрация O_2 и CO_2, а также концентрация биогенных веществ. Ниже приведена краткая характеристика каждого из этих факторов.

Температура

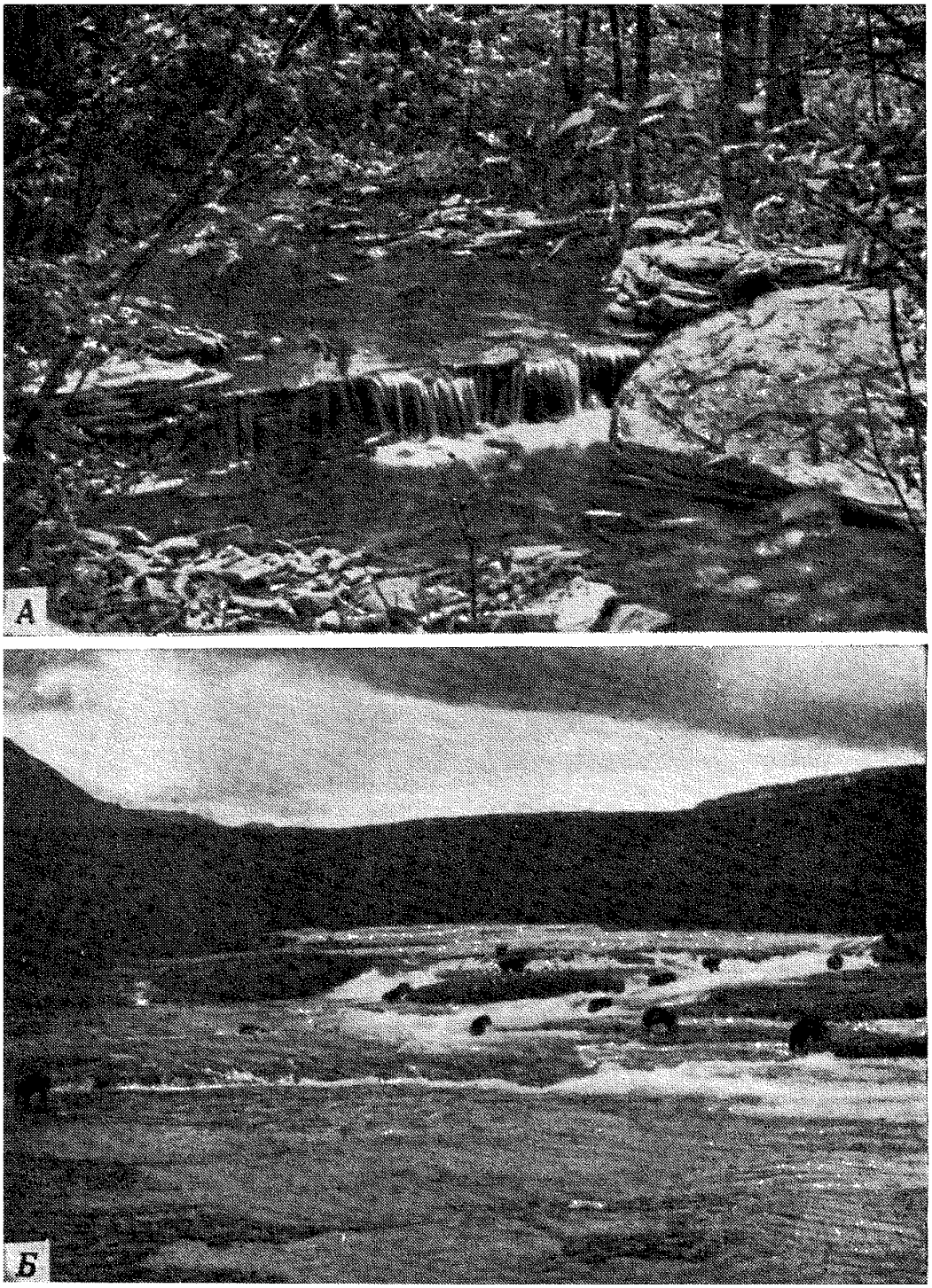
Вода обладает рядом уникальных термодинамических свойств, способствующих уменьшению температурных изменений; таким образом, при одних и тех же условиях диапазон изменений физических параметров воды меньше и изменяются они медленнее, чем физические параметры воздуха. Наиболее важные из этих термодинамических свойств воды следующие:

1. Высокая удельная теплоемкость. Это значит, что для изменения температуры воды требуется относительно большое количество тепла. Для нагревания 1 мл воды (1 г) на 1 °С (от 15 до 16°) нужна 1 кал тепла. Только аммиак и немногие другие вещества обладают удельной теплоемкостью, большей единицы.

2. Большая скрытая теплота плавления. Для превращения 1 г льда в воду без изменения температуры необходимо затратить 80 кал.

3. Самая высокая из известных скрытая теплота парообразования. При испарении (а оно происходит более или менее постоянно с поверхности растений, воды и льда) 1 г воды поглощается 536 кал. Как было отмечено в гл. 3, разд. 1, значительная часть поступающей солнечной энергии в экосистемах всего мира расходуется на испарение воды. Это тот самый поток энергии, который смягчает климат и делает возможным существование жизни во всем ее фантастическом разнообразии.

4. Наибольшей плотностью вода обладает при 4 °С. При температурах выше или ниже 4 °С вода расширяется и, следовательно, становится



Фиг. 142. Две фотографии, иллюстрирующие тесную взанмозависимость проточных водоемов и прилегающих участков суши.

А. Небольшой лесиой ручей, биота которого почти полиостью зависит от поступления листового опада и других органических остатков из леса. *Б.* Река иа Аляске во время хода лососевых; в этом случае биомассу и минеральные вещества реки используют наземные хищиики (медведи и чайки).

легче. Это уникальное свойство воды защищает озера от промерзания до дна.

Температура воды, будучи менее изменчивой, чем температура воздуха, все же представляет собой важный лимитирующий фактор, так как водные животные часто обладают узким диапазоном толерантности к температуре (стенотермные, см. гл. 5, разд. 2). Вследствие этого даже умеренное тепловое загрязнение среды может повлечь за собой далеко идущие последствия (гл. 17). Изменения температуры определяют характерную структуру циркуляции и стратификации, которая глубоко

влияет на жизнь в воде. Подробнее об этом будет сказано ниже. Большие водоемы заметно влияют на климат прилегающих участков суши (гл. 5, разд. 5).

Измерять температуру воды удобнее и лучше всего при помощи электронных датчиков, таких, как термисторы. Непосредственное считывание и автоматическая запись показаний термисторов облегчают студентам и начинающим исследователям получение «температурных профилей» водоемов.

Прозрачность

Различные частицы, взвешенные в воде, часто лимитируют проникновение в нее света, в связи с чем зона фотосинтеза повсюду в водной среде ограничена определенной глубиной. Мутность, особенно в том случае, когда она вызвана взвешенными частицами глины и ила, представляет собой серьезный лимитирующий фактор. Если же мутность обусловлена самими живыми организмами, то величины прозрачности становятся показателями продуктивности. Прозрачность может быть измерена при помощи очень простого прибора — диска Секки (назван по имени впервые использовавшего его в 1865 г. итальянца А. Секки). Прибор представляет собой белый диск диаметром приблизительно 20 см, который опускают с поверхности до тех пор, пока он не исчезнет из виду. Соответствующая глубина называется *прозрачностью по диску Секки*. Она может меняться от нескольких сантиметров в очень мутных водоемах до 40 м в очень прозрачных непродуктивных высокогорных озерах, таких, как озеро Крейтер в Национальном парке штата Орегон. В хорошо изученных Висконсинских озерах прозрачность по диску Секки соответствует глубине, до которой доходит около 5% падающего на поверхность солнечного излучения. Фотосинтез продолжает идти и при меньшей освещенности, однако пятипроцентный уровень соответствует нижней границе основной фотосинтетической зоны. Очевидно, что современные светочувствительные приборы позволяют получать более точные данные о проникновении света, тем не менее лимнологи все еще пользуются диском Секки (Хатчинсон, 1957, стр. 399). В прудовых рыбных хозяйствах с помощью этого диска часто контролируют уровень удобрений, с тем чтобы поддерживать высокий, но не чрезмерный рост фитопланктона. Диск Секки и термистор — это два простых и недорогих прибора, применение которых позволяет начинающему исследователю получить первое представление о таких исключительно важных характеристиках прудов и озер, как температура и свет.

Экспоненциальный характер поглощения света в воде обсуждался в гл. 3. На фиг. 220 показано, как прозрачность коррелирует с прогрессирующей эвтрофикацией озера и его возвратом к исходному состоянию.

Течение

Вода обладает довольно значительной плотностью, поэтому прямое действие течения становится очень важным лимитирующим фактором, особенно в проточных водоемах. Кроме того, течения часто в значительной степени определяют распространение мелких организмов и содержание необходимых для жизнедеятельности газов и солей.

Концентрация кислорода и двуокиси углерода

Пресноводные водоемы в противоположность морям, как правило, бедны растворенным кислородом и двуокисью углерода (гл. 5, разд. 5). В наш «век загрязнений» концентрацию растворенного кислорода (РК)

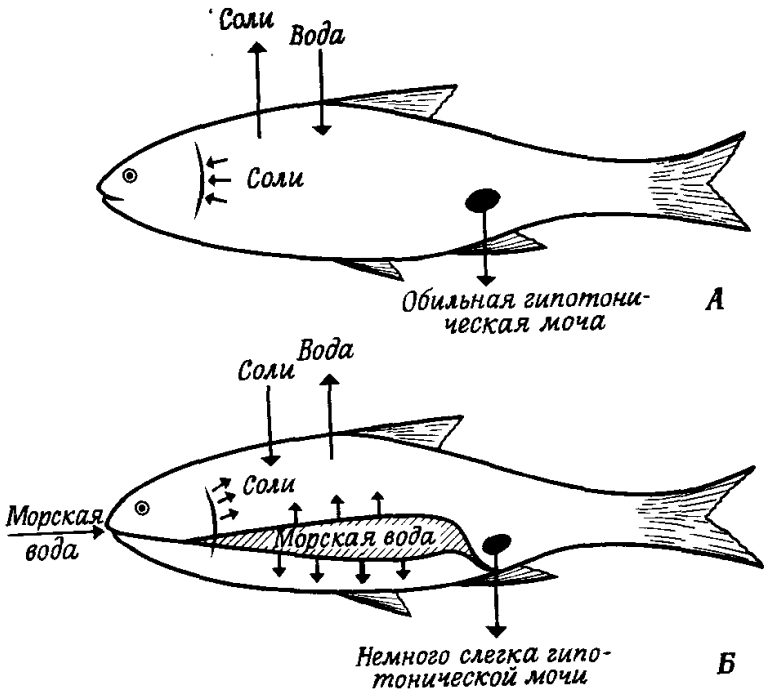
и биохимическое потребление кислорода (БПК) можно отнести к таким физическим факторам, которые сейчас особенно интенсивно измеряют и изучают. Метод измерения концентрации растворенного кислорода обсуждался в гл. 2. Использование этих величин в качестве показателей продуктивности обсуждалось в гл. 3. Влияние загрязнений, вызывающих дефицит кислорода в воде, на животный мир водоема показано на фиг. 221. Поскольку концентрации O_2 и CO_2 обычно связаны обратной зависимостью, специалистам, занимающимся проблемами загрязнения среды, все чаще приходится сталкиваться с обогащением пресноводных водоемов двуокисью углерода, а не с эффектом, обсуловленным недостатком этого вещества (гл. 5, разд. 1 и 5).

Концентрация биогенных солей

Нитраты и фосфаты представляют собой, вероятно, лимитирующий фактор почти во всех пресноводных экосистемах (гл. 5, разд. 5, подразд. 6, а также гл. 5, разд. 3, пример 3). В озерах и реках с мягкой водой могут в недостаточном количестве содержаться также соли кальция и некоторые другие. За исключением некоторых минеральных источников, даже в самой жесткой пресной воде содержание солей (соленость) составляет менее 0,5 части на тысячу. (В морской воде — 30—37 частей на тысячу; см. фиг. 155.)

На численность и распространение живущих в водоеме видов или на качественное богатство биоты могут влиять две другие особенности пресноводной среды. Пресноводные водоемы часто отделены друг от друга сушей или морем, поэтому животные, в малой степени способные преодолевать такие преграды, оказываются не в состоянии закрепиться в местах, пригодных во всех других отношениях. Это особенно касается рыб. Так, например, в реках, разделенных всего несколькими километрами суши, одинаковые ниши могут быть заняты разными видами. Большинство же мелких организмов, например водоросли, ракообразные, простейшие и бактерии, обладают изумительной способностью к расселению (гл. 7, разд. 11), так что одних и тех же дафний можно найти в прудах США и Великобритании. Руководством по пресноводным беспозвоночным, написанным для Британских островов, с таким же успехом можно пользоваться и в США. По крайней мере до уровня семейства и рода пресноводные беспозвоночные и низшие растения обнаруживают высокую степень космополитизма.

Пресноводные организмы должны «решать» проблему, связанную с поддержанием осмотического давления. Концентрация солей в жидкостях тела и клетках выше, чем в окружающей среде, иными словами, эти жидкости гипертоничны. В связи с этим либо наружная вода стремится осмотическим путем проникнуть в ткани тела, если мембраны легко проницаемы для воды (фиг. 143, *А*), либо концентрация солей останется высокой, если мембраны относительно непроницаемы. Пресноводные животные, такие, как простейшие с их тонкими клеточными мембранами, и рыбы с их жабрами (фиг. 143, *А*), должны располагать эффективными средствами удаления воды (эти совершенные средства представляют собой сократительные вакуоли у простейших и почки у рыб), иначе тело животного разбухнет и в буквальном смысле слова взорвется! Трудностями осморегуляции можно объяснить, хотя бы частично, тот факт, что большое число морских животных — фактически целые типы — оказались неспособными заселить пресноводную среду. Напротив, костистые рыбы, а также морские птицы и млекопитающие, жидкости тела которых содержат меньше солей, чем морская вода (эти жидкости гипотоничны), сумели вторично заселить морскую среду. Возврат в море



Фиг. 143. Осморегуляция у пресноводных (*А*) и морских (*Б*) костистых рыб (Флоркин и Моргулис, 1949, по Болдуину).

стал возможным вследствие развития у этих животных механизма осморегуляции, включающего экскрецию солей и удержание воды (фиг. 143, *Б*).

2. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ ПРЕСНОВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Растения и животные, населяющие пресные воды (или любое другое природное местообитание), не располагаются в таксономическом порядке, как, например, в трудах по систематике или в музейных коллекциях, поэтому целесообразна какая-то классификация, построенная на экологической основе. Во-первых, организмы могут быть классифицированы по большим нишам, в соответствии с их положением в энергетической или пищевой цепи (см. гл. 2, разд. 1, фиг. 4 и гл. 3, разд. 2—4) следующим образом [1]:

Автотрофы (продуценты): зеленые растения и хемосинтезирующие микроорганизмы.

Фаготрофы (макроконсументы): первичные, вторичные и т. д., растительноядные, хищники, паразиты и т. д.

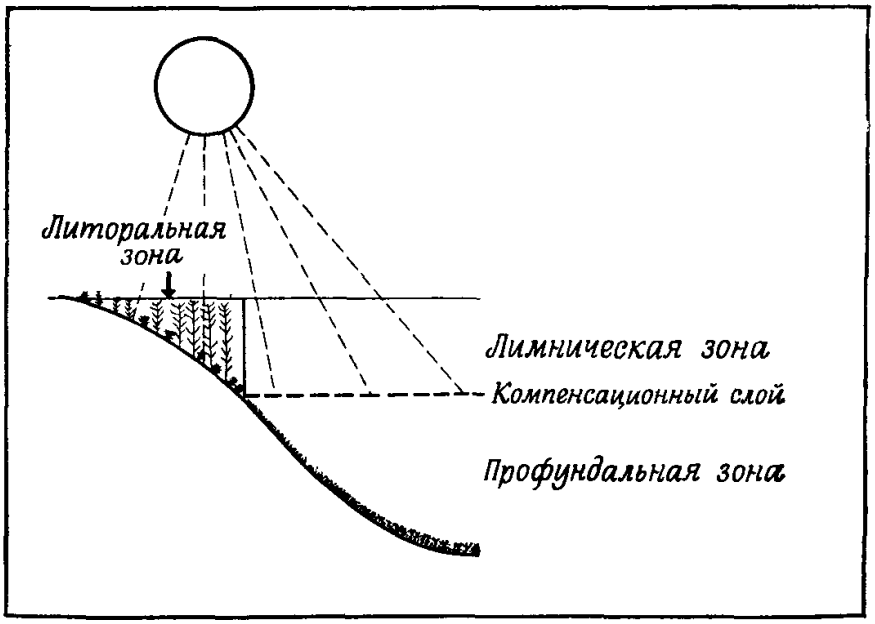
Сапротрофы (микроконсументы, или декомпозеры): подразделяются в соответствии с природой органического субстрата, который они разлагают.

Внутри этих трофических уровней следует определять доминирующие виды (гл. 6, разд. 2).

Во-вторых, водные организмы можно классифицировать по *жизненным формам* или по *занимаемым ими местообитаниям*. Такая классификация, основанная на образе жизни, выглядит следующим образом:

---

[1] Более привычна иная классификация компонентов экосистемы, основанная на том, какое место они занимают в потоке энергии. По отношению к органическому веществу живые организмы разделяют на автотрофов и гетеротрофов По функции в продукционном процессе в водоеме — на продуцентов, консументов и редуцентов (деструкторов). — *Прим. перев.*



Фиг. 144. Три главные зоны в озере.

Бентос: прикрепленные или покоящиеся на дне организмы, а также организмы, живущие в толще осадков. Зообентос удобно подразделять в соответствии со способом питания на *фильтраторов,* например двустворчатые моллюски, и *грунтоедов,* например брюхоногие моллюски.

Перифитон, или Aufwuchs [1]: животные и растения, прикрепленные или уцепившиеся за стебли или листья высших растений и другие поверхности, возвышающиеся над дном.

Планктон: плавающие организмы, которые перемещаются главным образом с помощью течений. Хотя некоторые представители зоопланктона способны совершать активные плавательные движения, помогающие им поддерживать вертикальное положение, планктон в целом не может перемещаться против заметного течения. На практике различают *сетной планктон,* улавливаемый мелкоячеистой сетью, которую медленно протягивают в воде, и *наннопланктон,* который слишком мелок, чтобы быть пойманным этой сетью. Его собирают батометром или при помощи насоса.

Нектон: плавающие, свободно перемещающиеся организмы (способные, следовательно, избегать планктонных сетей, батометров и т. д.), к которым относятся рыбы, амфибии, крупные плавающие насекомые и т. д.

Нейстон: неподвижные или плавающие на поверхности организмы.

Наконец, можно классифицировать организмы по занимаемым ими зонам водоема. В прудах и озерах обычно выделяют три зоны (фиг. 144).

Литоральная зона: мелководный участок, в котором свет проникает до дна; в естественных прудах и озерах для этой зоны характерны высшие растения, укореняющиеся в дне водоема. В рыбохозяйственных водоемах они могут отсутствовать (фиг. 140, *Б*).

Лимническая зона: толща воды до глубины эффективного проникновения света. Эта глубина называется также компенсационным горизонтом и характерна тем, что здесь процессы фотосинтеза в точности уравновешивают процессы дыхания. В общем этот горизонт расположен на глубине, до которой проникает приблизительно 1% всего солнечного света (сравните с глубиной, соответствующей прозрачности по диску

[1] Немецкий термин Aufwuchs, предложенный Рутнером (1963), возможно, предпочтительнее английского «periphyton».

Секки, о чем говорилось в предыдущем разделе). Сообщество лимнической зоны состоит только из представителей планктона, нейстона и иногда нектона. Эта зона отсутствует в небольших мелких прудах. Термин *эвфотическая зона* относится ко всей освещенной толще воды в целом, включая литоральную и лимническую зоны.

Профундальная зона: дно и толща воды, куда не проникает солнечный свет. В прудах часто отсутствует.

В реках и ручьях представлены в общем две большие зоны.

Перекаты: мелководные участки с достаточно быстрым течением. Дно свободно от ила и обломочных материалов, вследствие чего поверхность его твердая. Здесь встречаются преимущественно специализированные представители бентоса и перифитона, прочно прикрепленные или держащиеся за твердый субстрат, а также хорошие пловцы, такие, как, например, рыбы (дартеры).

Плесы: глубоководные участки с медленным течением, в результате чего ил и различный обломочный материал оседают на дно, образуя мягкий субстрат. Эта зона неблагоприятна для обитающих на поверхности дна бентосных форм. Здесь живут роющие организмы, представители нектона и в некоторых случаях планктона.

Следует обратить внимание на два важных обстоятельства. Во-первых, для того чтобы выяснить экологическую роль или определить нишу данного организма, необходимо знать его положение во всех трех системах классификации. Так, например, диатомовая водоросль, взвешенная в толще открытого водного пространства, должна классифицироваться как планктонный продуцент лимнической зоны. Если, кроме того, известно, что этот вид очень многочислен весной и редок во все остальные сезоны, то ее следует рассматривать как доминирующую форму среди продуцентов лимнического сообщества во время весеннего (вернального) сезона. И во-вторых, экологическая классификация какого-то конкретного вида может быть различной на разных стадиях его жизненного цикла. Так, одно и то же животное может быть первичным консументом на личиночной стадии и вторичным консументом во взрослом состоянии (например, головастик и лягушка). Животное может быть членом профундального сообщества во время личиночной стадии и покидать водную среду, став взрослым (например, хирономиды). В этом отношении экологическая классификация в корне отличается от таксономической, где положение организма в системе, конечно же, не меняется по мере прохождения им жизненного цикла. Другие факторы — конкуренция, толерантность, — влияющие на то, какую экологическую нишу займет тот или иной организм, обсуждались в гл. 8.

3. ПРЕСНОВОДНАЯ БИОТА (ФЛОРА И ФАУНА)

Основные порядки растений и многие из основных типов животных представлены в пресноводных сообществах одним или несколькими родами. Если рассматривать пресноводную среду в целом, то главными продуцентами оказываются водоросли, за ними следуют водные цветковые растения. За исключением рдестов, бóльшая часть высших водных растений относится к различным семействам, которые представлены главным образом наземными видами.

Из животных консументов в большинстве пресноводных экосистем основную часть биомассы составляют, по-видимому, представители четырех групп, а именно моллюски, водные насекомые, ракообразные и рыбы. Кольчатые черви, коловратки, простейшие и гельминты в общем не имеют существенного значения, хотя в специфических условиях любая из этих групп может играть заметную роль в «экономике» системы.

Среди сапротрофов бактерии и грибы, населяющие водоем, имеют, вероятно, одинаково важное значение. Они осуществляют жизненно необходимую функцию, разлагая органическое вещество и восстанавливая его до неорганических форм, которые снова могут быть использованы продуцентами. В гл. 4, разд. 7 было особо отмечено, что бактерии и грибы чрезвычайно важны в тех зонах, где имеется большое количество органического детрита (и в воде, загрязненной органическими веществами). В незагрязненных лимнических зонах они менее многочисленны. Распределение и активность микроорганизмов в водной среде обсуждаются в гл. 19.

Итак, начинающий исследователь должен прежде всего познакомиться с водорослями, бактериями, грибами, водными цветковыми растениями, ракообразными, водными насекомыми, моллюсками и рыбами. Это исполнители ведущих ролей в пресноводных экосистемах.

4. СООБЩЕСТВА СТОЯЧИХ ВОДОЕМОВ

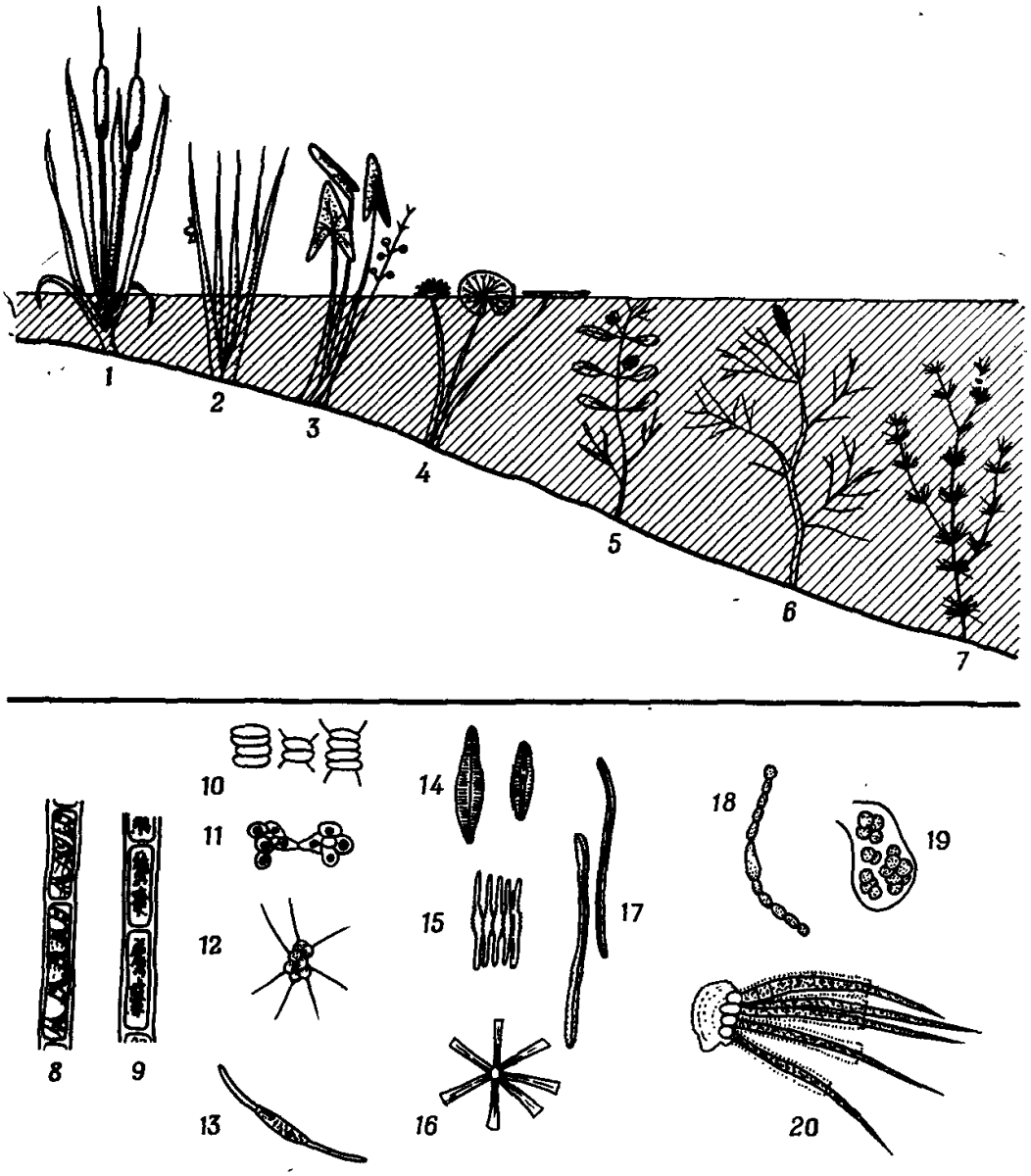
Общая схема распределения зон в прудах и озерах представлена на фиг. 144. Организмы, характерные для различных зон, изображены на фиг. 145—147. Ниже мы приводим краткое описание этих зон, уделяя особое внимание организации сообществ в них. Для определения организмов, а также для получения сведений об их образе жизни следует пользоваться учебниками, монографиями и практическими руководствами по пресноводной биологии, пригодными для данной местности.

Природа сообществ литоральной зоны

1. Продуценты. Существует два главных типа продуцентов литоральной зоны. Это укорененные в дне растения, преимущественно цветковые, и плавающие зеленые растения, преимущественно водоросли (фиг. 145). Иногда важную роль играют не связанные с дном нейстонные цветковые растения — рдесты. Действительно, в определенные сезоны на поверхности некоторых прудов они образуют почти сплошной ковер, фактически затеняющий другие зеленые растения. В прудах и озерах, содержащих избыточное количество биогенных веществ, часто наблюдается так называемое «цветение» нитчатых водорослей (фиг. 145, *8* и *9*). Огромные массы этих растений с запутавшимися в них пузырьками кислорода всплывают на поверхность. Здесь бóльшая часть образующегося при фотосинтезе кислорода выделяется в атмосферу. Кроме того, при разложении погибших водорослей также расходуется растворенный в воде кислород, что часто вызывает угнетение или гибель рыб. Важно, чтобы этот процесс стал понятным неспециалисту, поскольку на первый взгляд может показаться, что цветение водоема способствует обогащению воды кислородом. На самом же деле описанный здесь ход событий приводит к прямо противоположным результатам.

Обычно растения, укорененные в дне, образуют концентрические зоны на литорали. Одна группа растений сменяет другую по мере изменения глубины (либо в пространстве, либо во времени). Не следует думать, что в любом водоеме можно встретить все три зоны или что по мере увеличения глубины они будут сменять друг друга именно в том порядке, какой приводится в качестве характерного примера.

а) Зона надводной вегетации. Укорененные в дне водоема растения, основные фотосинтетические поверхности которых находятся над водой. Следовательно, эти растения используют двуокись углерода атмосферы; другие же исходные материалы для создания органического вещества поступают из воды. Прикрепленные к дну растения часто добывают



Фиг. 145. Некоторые продуценты лентических сообществ; прибрежные растения, укореняющиеся в дне водоема (*1—7*), нитчатые водоросли (*8—9*) и фитопланктон (*10—20*).

В составе фитопланктона представители зеленых (*10—13*), диатомовых (*14—17*) и сине-зеленых (*18—20*) водорослей. У представителей фитопланктона (неспособных к активному движению) имеются приспособления, позволяющие им «парить» в толще воды или по крайней мере значительно замедляющие их оседание на дно. К числу таких приспособлений относятся: облегченные наружные покровы, тонкие и длинные отростки, образование колоний, увеличивающее общую поверхность, и газовые вакуоли в клетках сине-зеленых водорослей (отмечены черными точками). *1* — рогоз (*Typha*); *2* — камыш (*Scirpus*); *3* — стрелолист (*Sagittaria*); *4* — кувшинка (*Nymphaea*); *5* и *6* — два вида рдеста (*Potamogeton diversifolia, P. pectinatus*); *7* — *Chara*; *8* — *Spirogyra*; *9* — *Zygnema*; *10* — *Scenedesmus*; *11* — *Coelastrum*; *12* — *Richteriella*; *13* — *Closterium* (относится к десмидиевым водорослям); *14* — *Navicula*; *15* — *Fragilaria*; *16* — *Asterionella*; парящая в воде подобно парашютику; *17* — *Nitzschia*; *18* — *Anabaena*; *19* — *Microcystis*; *20* — *Gloeotrichia* (*19* и *20* — части колоний, заключенных в студенистый матернал; *8—17* — из работы Нидхема и Нидхема, 1941; *18—20* — из работы Рутнера, 1963).

биогенные вещества из глубины анаэробных осадков, выполняя, таким образом, весьма полезную для экосистемы роль своеобразных «насосов» биогенных веществ (гл. 4, разд. 2). Широко распространенными доминирующими продуцентами, которые можно рассматривать как «тип» для этой ниши, являются разные виды рогозов (*Typha*). Они встречаются в различных широтах благодаря способности образовывать экотипы или расы (гл. 5, разд. 2). Из других растений к этой категории относят камыш (*Scirpus*), стрелолист (*Sagittaria*), ежеголовку (*Sparganium*), ситняг (*Eleocharis*) *и Pontederia.* Перечисленные виды вместе с обитателями сырых берегов образуют важное связующее звено между водной

и наземной средой. Здесь находят пищу и убежище амфибионтные животные, такие, например, как ондатра, а для водных насекомых, которые часть жизни проводят в воде и часть — на суше, эти растения весьма удобны для входа в воду и выхода из нее.

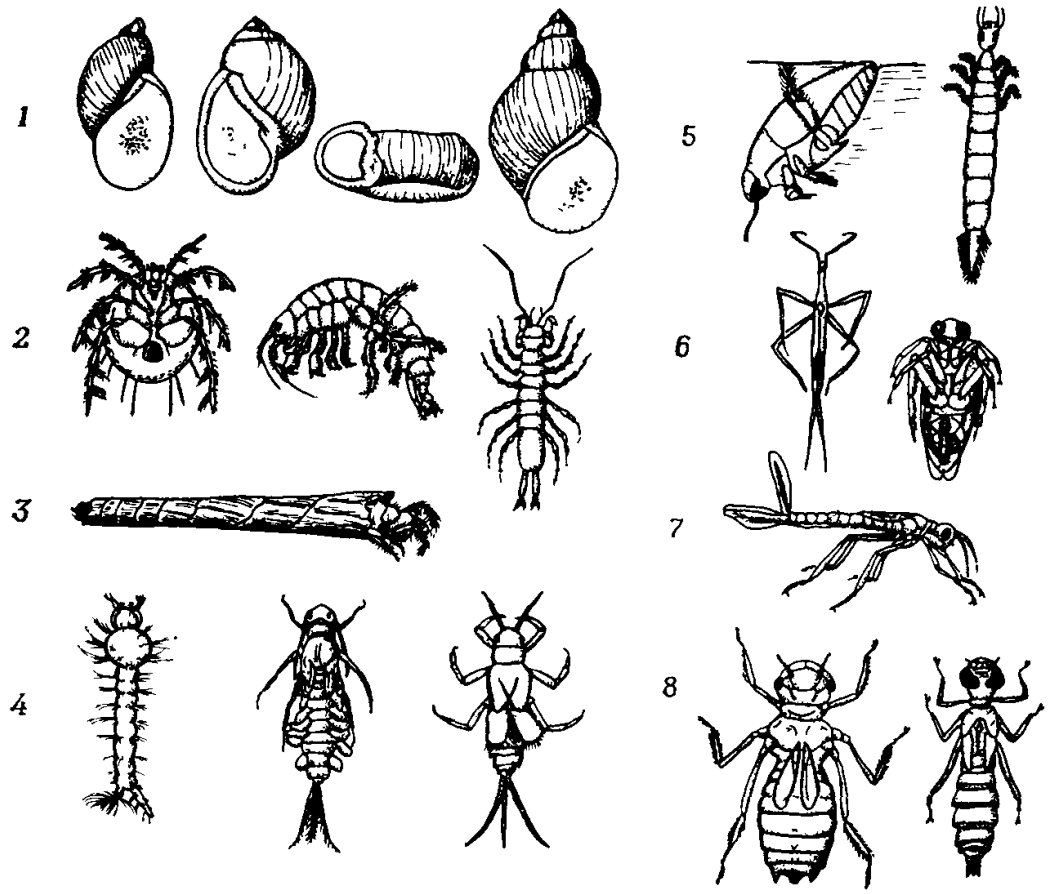
б) Зона укорененных в дне растений с плавающими на поверхности воды листьями. Кувшинки (4 вида *Nymphaea*) представляют собой «тип» для этой зоны в восточной половине США, однако сходные жизненные формы имеют и другие растения (например, *Brasenia*). Эта зона в экологическом отношении схожа с предыдущей, но горизонтально расположенные листья могут в большей степени препятствовать проникновению света в воду. На нижних поверхностях плавающих листьев кувшинок часто отдыхают, а также откладывают яйца водные животные.

в) Зона подводной вегетации: укорененные в дне или иным способом прикрепленные растения, полностью или почти полностью находящиеся под водой. Листья становятся тесьмовидными, нитевидными или сильно рассеченными и приспособлены к минеральному обмену в водной среде. В этой зоне обычно привлекают внимание рдестовые (Potamogetonaceae). Род *Potamogeton* представляет собой один из обширнейших родов высших водных растений. Он насчитывает около 65 видов, которые встречаются в умеренных зонах всего мира. Другие роды этого семейства (*Ruppia, Zannichellia*) также широко распространены и в отдельных местах могут иметь большее значение, чем виды *Potamogeton*. Из других важных погруженных растений США назовем роголистник (*Ceratophyllum*), уруть (*Myriophyllum*), водяную чуму (*Elodea* или *Anacharis*), а также *Najas* и *Vallisneria*. Водоросли — *Chara* и близкие роды *Nitella* и *Tolypella* — прикреплены к дну и образуют жизненные формы, напоминающие высшие растения. Поэтому в экологической системе классификации хару относят к группе уже упомянутых погруженных продуцентов. Присутствие хары часто служит признаком нижней границы литоральной зоны, поскольку эта водоросль способна расти на глубине.

Отмечено, что в теплом климате роль высших растений во всех мелководных водоемах, будь то пруд, медленно текущая река или болото, возрастает. Сообщаемые величины первичной продукции, получаемой за счет надводной растительности, очень высоки (Пенфаунд, 1956; Уэстлейк, 1963; см. также раздел о береговых засоленных маршах гл. 13). На юго-востоке США и в тропиках она развивается столь мощно, что становится истинным бедствием, засоряя водные пути и препятствуя тем самым судоходству и рыбной ловле. Человек в этом случае, руководствуясь первым побуждением, старается применять ядохимикаты (гербициды и т. д.), но часто благоразумнее было бы выкашивать эти заросли или использовать их как пастбища, особенно после того, как была показана высокая пищевая ценность водных растений (Бойд, 1968).

Лишенные корней продуценты литорали представлены многочисленными видами водорослей. Многие виды встречаются как в литоральной, так и в лимнической зонах (планктон), но некоторые, особенно формы, прикрепленные к высшим растениям или иным способом связанные с ними, характерны только для литоральной зоны. Вместе с тем многие виды обладают специальными приспособлениями, увеличивающими плавучесть, и, следовательно, характерны для лимнической зоны. На фиг. 145 показаны основные типы водорослей.

1. Диатомовые (Bacillariaceae) с похожими на коробочки кремниевыми створками и желтым или коричневым пигментом в хроматофорах, который маскирует присутствие зеленого хлорофилла. По наличию диатомовых можно с успехом судить о качестве воды (см. фиг. 68, *Б* и 220).



Фиг. 146. Типичные представители фауны литоральной зоны прудов и озер (Р. Пеннак, 1953).

Ряды *1—4* — растительноядные формы (первичные консументы), ряды *5—8* — хищники (вторичные консументы). *1* — брюхоногие моллюски (слева направо): *Lymnaea (Pseudosuccinea) columella, Physa gyrina, Helisoma trivolvis, Campeloma decisum; 2* — мелкие членистоногие, живущие на дне или у дна либо связанные с растениями или детритом (слева направо): водяной клещ *Mideopsis* (*Hydracarina*), бокоплав (*Gammarus*), водяной ослик (*Asellus*); *3* — личинка ручейника (*Triaenodes*), живущая в легком переносном домике; *4* (слева направо) — личинка комара *Culex pipiens*, нимфа поденки *Cloeon* (держится около растений), нимфа поденки *Caenis* (донная форма, имеющая жаберные крышки, защищающие жабры от ила); *5* — хищный жук-плавунец *Dytiscus*, взрослая форма и личинка (справа); *6* — два хищных клопа (Hemiptera): водяной скорпион *Ranatra* (Nepidae) и гладыш *Notonecta* (справа); *7* — нимфа стрекозы красотки-девушки *Lestes* (Odonata — Zygoptera) с тремя хвостовыми жабрами; *8* — две нимфы стрекоз *Helocordulia* (длинноногая форма, ползающая по дну, слева) и *Aeschna* (с более стройным телом, взбирающаяся на подводные растения) (Odonata, Anisoptera).

2. Зеленые водоросли (Chlorophyta), среди которых есть одноклеточные формы, такие, как десмидиевые, плавающие и прикрепленные нитчатые, а также различные плавающие колониальные формы. Хлорофилл у этих водорослей не скрыт другими пигментами, поэтому их скопления выглядят ярко-зелеными.

3. Сине-зеленые водоросли (Cyanophyta) представляют собой просто устроенные одноклеточные или колониальные формы. Их хлорофилл находится в диффузном состоянии (не сконцентрирован в хлоропластах) и замаскирован сине-зеленым пигментом. В экологическом отношении эти организмы могут часто приобретать важное значение, поскольку они способны образовывать необычайно высокую биомассу в загрязненных прудах и озерах. В гл. 4 было отмечено, что многие сине-зеленые водоросли связывают газообразный азот, превращая его в нитраты. Таким образом, в воде эта группа водорослей играет ту же самую роль, какую бактерии играют в почве. Многие виды сине-зеленых устойчивы к выеданию (что служит одной из причин образования больших биомасс этих водорослей). Выделяемые клетками метаболиты и освобождающиеся после гибели продукты распада часто токсичны и сообщают неприятный вкус и запах питьевой воде, вследствие чего эта группа пользуется дурной славой среди работников водопроводной службы! Кроме форм, изоб-

раженных на фиг. 145, упомянем *Oscillatoria* и *Rivularia,* покрывающих дно, а также стебли и листья погруженных цветковых растений.

Нитчатые зеленые водоросли («тина») часто служат удобным объектом при изучении элементарного курса ботаники (*Spirogyra, Zygnema, Oedogonium*). Другие нитчатые водоросли представляют жизненную форму перифитона. Каждой форме высшего растения часто соответствует характерное водорослевое обрастание, причем оба организма связаны, по-видимому, комменсализмом или мутуалистическими отношениями (гл. 7, разд. 16). *Chara,* вероятно, представляет собой наиболее благоприятный субстрат и часто бывает покрыта коркой из других водорослей. В пробе свободно плавающего фитопланктона литоральной зоны почти всегда можно обнаружить многочисленные диатомовые, десмидиевые и другие зеленые водоросли. Здесь присутствуют также хлорофиллоносные (следовательно, «продуцирующие») простейшие, такие, как известная всем *Euglena* и многие родственные ей формы.

2. Консументы. Животные, населяющие литоральную зону, более разнообразны, чем животные других зон. Хорошо представлены все пять жизненных форм, и, вероятно, здесь имеются все типы, у которых есть пресноводные представители. Распределение некоторых животных, особенно перифитонных, характеризуется такой же зональностью, как и распределение высших растений, но многие виды встречаются более или менее повсюду в пределах литоральной зоны. Однако если в распределении растений более четко выделяется горизонтальная зональность, то в распределении животных — вертикальная. Некоторые характерные животные литорали показаны на фиг. 146. Перифитонные формы — брюхоногие моллюски, нимфы стрекоз, коловратки, плоские черви, мшанки, гидры и личинки двукрылых — сидят на стеблях и листьях крупных растений или прикрепляются к ним. Моллюски питаются на этих растениях, личинки двукрылых, являясь также первичными консументами, получают пищу из детрита. Все личинки стрекоз — хищники. Выбрасывая вперед нижнюю губу (так называемую маску), они с большим успехом ловят довольно крупных животных, случайно проплывающих мимо их наблюдательных постов. Другие животные, среди которых есть и первичные, и вторичные консументы, сидят или копошатся в иле и среди растительных остатков. Это нимфы стрекоз, тело которых несколько уплощено, раки, равноногие ракообразные, нимфы некоторых поденок. Личинки некоторых стрекоз и поденок зарываются еще глубже в ил, при этом, для того чтобы дышать, они либо строят норки, либо выставляют над поверхностью ила определенные части тела. Здесь же можно найти двустворчатых моллюсков, кольчатых червей, брюхоногих моллюсков и особенно характерных личинок хирономид и других двукрылых, живущих в крошечных норках.

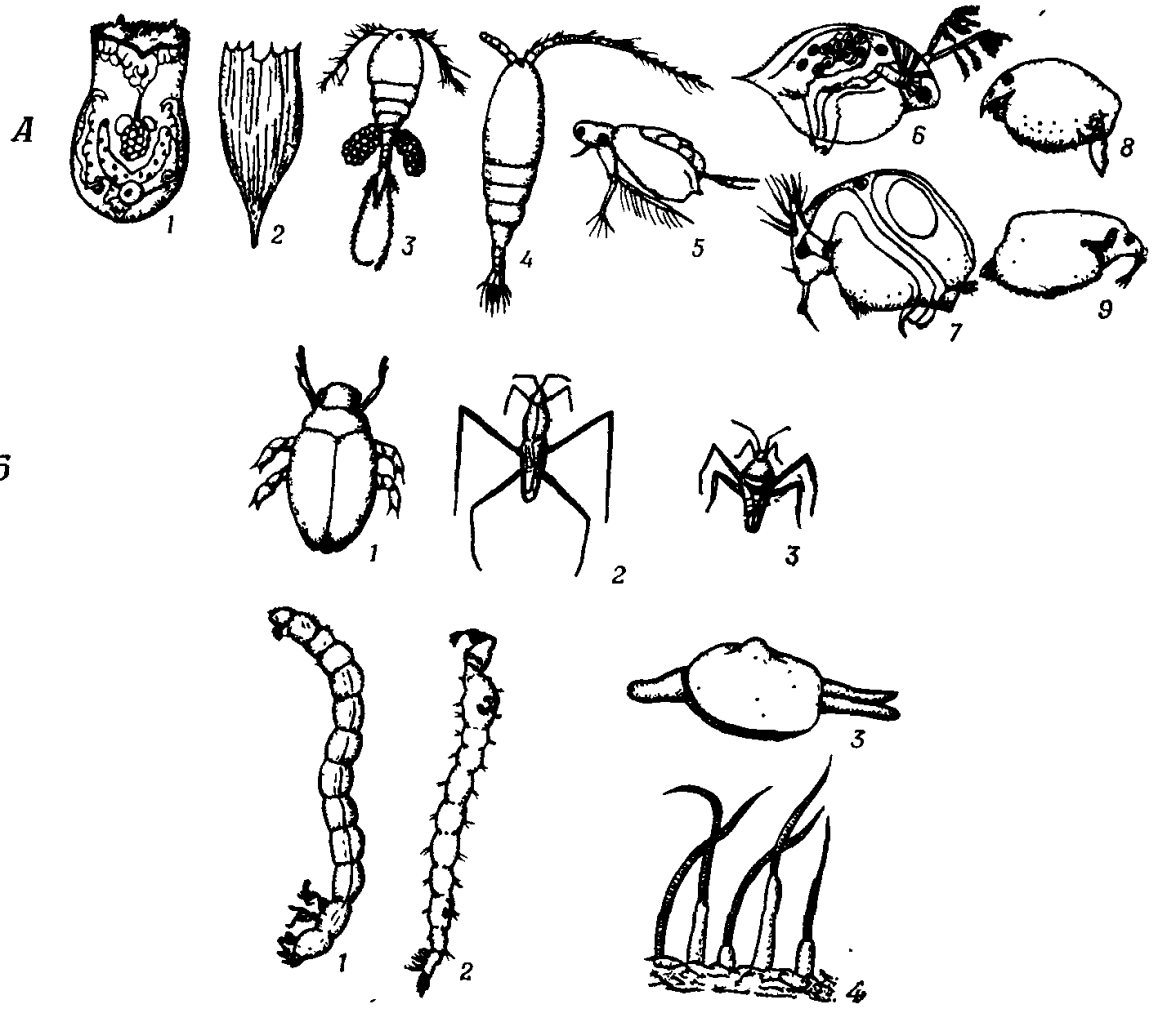
Нектон литоральной зоны часто многочислен и богат видами. Среди нектонных организмов особенно заметны личинки и взрослые формы ныряющих жуков и разнообразные взрослые полужесткокрылые. Некоторые из них, в частности Ditiscidae и Notonectidae, — хищники, тогда как Hydrophylidae, Haliplidae (жуки) и Corixidae (клопы) — растительноядные или мусорщики. Различные личинки и куколки двукрылых остаются взвешенными в воде, часто у самой поверхности. Многие животные этой группы дышат атмосферным воздухом, часто неся с этой целью воздушный пузырек на нижней поверхности тела или под крыльями.

Почти исключительно в литоральном сообществе находятся амфибионтные позвоночные — лягушки, саламандры, черепахи, водяные змеи. Головастики лягушек и жаб — важные первичные консументы, питающиеся водорослями и другим растительным материалом, тогда как

взрослые животные поднимаются на один или два трофических уровня вверх. Значение холоднокровных позвоночных возрастает по мере продвижения к югу. Так, например, плотность популяции и, следовательно, экологическое значение черепах, лягушек и водяных змей в прудах Луизианы и Флориды удивительны для тех, кто знаком только с северными прудами.

Рыбы в общем свободно перемещаются между литоральной и лимнической зонами, однако большинство видов проводит значительную часть времени в литоральной зоне. Многие виды занимают здесь территории и размножаются (гл. 7, разд. 15). Почти в каждом пруду обитает хотя бы один вид из сем. Centrarchidae. На юге США в зоне зарослей обильны многие мелкие виды, особенно из рода *Gambusia*. Некоторые виды черного окуня, щуки (*Esox*) или панцирные щуки образуют последнее звено пищевой цепи, по крайней мере той ее части, которая относится к прудовой экосистеме (гл. 3).

Более специфичен зоопланктон литоральной зоны. Он отличается от лимнического преобладанием более тяжелых и менее плавучих ракообразных; для того чтобы удержаться в толще воды, они должны постоян-



Фиг. 147. Различные пресноводные животные (Р. Пеннак, 1953).

А. Представители зоопланктона Коловратки: *1* — *Asplanchna*, *2* — *Notholca* (пустой панцирь). Веслоногие рачки; *3* — *Macrocyclops* (Cyclopoidea); *4* — *Senecella* (Calanoida). Ветвистоусые рачки (показаны представители каждого из пяти семейств): *5* — *Diaphanosoma* (сем. Sididae), *6* — *Daphnia* (сем. Daphnidae), *7* — *Bosmina* (сем. Bosminidae), *8* — *Pleuroxus* (сем. Chydoridae), *9* — *Acantholeberis* (сем. Macrothricidae). *Б.* Зоонейстон. *1* — жук-вертячка *Dineutes* (сем. Gyrinidae), *2* и *3* — водомерки *Gerris* (сем. Gerridae) и *Rhagovelia* (сем. Veliidae). *В.* Некоторые типичные представители профундальной зоны. *1* — личинка комара-звонца *Tendipes* (обратите внимание на конечности личинки и на жабры, расположенные на брюшных сегментах), *2* — личинка коретры *Chaoborus* (обратите внимание на два воздушных мешка, которые, по-видимому, помогают животному совершать вертикальные миграции), *3* — двустворчатый моллюск *Musculium* (Sphaeriidae) с ногой и двумя вытянутыми сифонами, *4* — *Tubifex*, красный кольчатый червь, живущий в построенной им трубке; задний конец тела выставлен наружу и производит энергичные колебательные движения в воде.

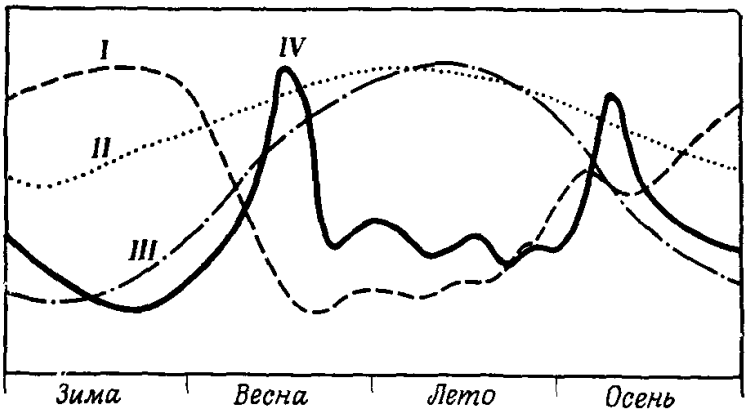
но совершать активные плавательные движения, иначе они либо прицепляются к растениям, либо оседают на дно. Важные группы литорального зоопланктона (фиг. 147, *А*) — крупные, плохо плавающие виды ветвистоусых («водяные блохи»), такие, как некоторые *Daphnia* и *Simocephalus,* некоторые виды веслоногих из семейств подотряда Cyclopoidea, весь подотряд Harpacticoidea, многие семейства подотряда Ostracoda и некоторые коловратки.

Наконец, литоральный нейстон (фиг. 147, *Б*) представлен тремя обитающими на поверхности насекомыми, которых знает каждый, кто хотя бы один раз сидел у пруда. Это — жуки-вертячки из сем. Gyrinidae, замечательные тем, что их глаза разделены на две части, одна из которых нужна для того, чтобы видеть над водой, вторая — для подводного зрения; крупные водомерки сем. Gerridae и маленькие, «коренастые» водомерки сем. Veliidae. Не так заметны многочисленные простейшие и другие микроорганизмы, связанные с обеими сторонами пленки поверхностного натяжения.

Среди частиц песка у уреза воды существует еще одно замечательное микроскопическое сообщество (часто называемое псаммолиторальным). При изучении этой бесплодной с виду области открывается удивительное число водорослей, простейших, тихоходок, нематод, гарпактицид (см. Пеннак, 1940; Ниль, 1948).

Природа сообществ лимнической зоны

Фитопланктонные продуценты открытых вод представлены тремя уже упоминавшимися группами водорослей и похожими на водоросли зелеными жгутиковыми, главным образом панцирными, эвгленовыми и вольвоксовыми. Большинство лимнических форм микроскопически малы и не привлекают внимания случайного наблюдателя, хотя они и придают воде зеленую окраску. Однако величина первичной продукции, отнесенной к единице поверхности фитопланктона, может превосходить величину первичной продукции высших растений. Типичные представители фитопланктона открытых вод показаны на фиг. 145. Многие из этих форм имеют выросты и другие приспособления, помогающие им удерживаться в воде во взвешенном состоянии. Турбулентные или направленные вверх движения воды, вызванные разницей в температуре, способствуют тому, что фитопланктон держится вблизи поверхности, где фотосинтез наиболее эффективен. Характерной чертой лимнического фитопланктона в озерах умеренного пояса являются заметные сезонные изменения плотности популяции (фиг. 148). Быстро возникающие и непродолжительное время существующие очень высокие плотности названы «цветениями» или «пульсациями» фитопланктона (гл. 3, разд. 3; гл. 9, разд. 1; гл. 12, разд. 4). В прудах и озерах на севере США часто наблюдается обширное ранневесеннее цветение и менее значительная осенняя вспышка. Весеннее цветение, как правило, обусловлено массовым развитием диатомовых водорослей; возникает оно, по-видимому, в результате следующих обстоятельств. Зимой вследствие низкой температуры воды и малой освещенности фотосинтез протекает с такой незначительной интенсивностью, что образующиеся биогенные вещества не используются и накапливаются в воде. При наступлении благоприятных температурных и световых условий число фитопланктонных организмов, обладающих высоким биотическим потенциалом, быстро растет, поскольку в это время они не ограничены также и в биогенных веществах. Вскоре, однако, биогенные вещества истощаются и цветение прекращается. Когда вновь накопятся биогенные вещества, наблюдается второе, осеннее цветение, которое часто обусловлено развитием азотфиксирующих сине-зеленых



Фиг. 148. Возможный механизм вспышки размножения фитопланктона в прудах и озерах умеренной зоны (объяснения в тексте).
I — биогенные вещества, *II* — свет, *III* — температура, *IV* — фитопланктон.

водорослей, таких, как *Anabaena*. Эти организмы способны продолжать быстрый рост, несмотря на снижение концентрации растворенных в воде соединений азота. Так продолжается до тех пор, пока содержание фосфора, низкая температура или какой-то другой фактор не станет лимитирующим и не остановит рост популяции.

Зоопланктон лимнической зоны представлен небольшим числом видов, но число особей этих видов может быть огромным. Наиболее важную роль среди планктонных животных играют веслоногие и ветвистоусые ракообразные, а также коловратки, причем соответствующие виды сильно отличаются от видов, обитающих в литоральной зоне. Из веслоногих особенно характерны обладающие длинными антеннами Calanoida (наиболее обычный род — *Diaptomus*), хотя формы с антеннами средней длины могут быть более обильными в небольших водоемах (*Cyclops*). Лимнические ветвистоусые представлены очень прозрачными, плавающими формами, такими, как *Diaphanosoma, Sida* и *Bosmina*. Два характерных рода планктонных коловраток показаны на фиг. 147, *А*. Многие зоопланктонные ракообразные являются как бы своеобразными фильтрами. Они отфильтровывают бактерий, частицы детрита и фитопланктон посредством рядов щетинок, расположенных на торакальных придатках. Подобно коровам на лугу, эти организмы «пасутся» на фитопланктоне. Другие представители зоопланктона — хищники. Как и следовало ожидать, у зоопланктона также могут наблюдаться цветения. Они происходят одновременно или следуют немедленно за цветениями фитопланктона, так как животные компоненты планктона сильно зависят от растительных. Некоторые зоопланктонные организмы могут, вероятно, использовать растворенное органическое вещество, однако все же считается, что основным источником энергии для них служит оформленная пища.

Суточные вертикальные миграции, очень характерные для лимнического зоопланктона озер, были описаны в гл. 6, разд. 5, фиг. 71.

Существует интересное различие в жизненных циклах и способах размножения у веслоногих и ветвистоусых. Обе группы достигли, так сказать, равных успехов в нише, в которой для выживания необходимо быстро размножаться. Ветвистоусые размножаются партеногенетически, причем яйца развиваются в выводковой камере — пространстве между телом и карапаксом, покрывающим тело самки. Развитие прямое, без личиночной стадии. Самцы появляются редко, обычно при наступлении неблагоприятных условий. Оплодотворенные яйца развиваются в эфиппиальные, или «зимние», яйца, обладающие прочной оболочкой и способные сохраняться в пересохшем пруду. Веслоногие не размножаются

партеногенетически, но их самки способны сохранять сперму, полученную при одной копуляции. Этого количества спермы оказывается достаточно для оплодотворения многих кладок. Таким образом, веслоногие оказываются в состоянии конкурировать в скорости размножения с другими планктонными организмами, которые могут размножаться партеногенетически или бесполым путем. У веслоногих существует личиночная стадия. Их личинка называется науплиусом и представляет собой свободноживущую форму. Итак, у веслоногих и ветвистоусых, этих «кодоминантов» среди лимнических первичных консументов, развиваются параллельные адаптации, которые помогают достигать им одной и той же конечной цели.

Лимнический пресноводный нектон состоит почти целиком из рыб. В прудах рыбы лимнической зоны такие же, как и в литоральной, но в крупных водоемах немногие виды могут быть распространены только в лимнической зоне. Большинство пресноводных рыб во взрослом состоянии питается животными довольно крупных размеров, не микроскопическим планктоном. Немногие же виды, например шэды (*Dorosoma* и *Signalosa*), являются фильтраторами и питаются планктоном. В крупных накопительных озерах системы водоснабжения шэд образует важное звено между продуцентами и объектами спортивной ловли. Присутствие шэда в этих озерах дает возможность таким рыбам, как черный окунь и щука, существовать на короткой пищевой цепи и быть менее зависимыми от литоральной зоны, которая к тому же не может использоваться рыбами во время сезонного спуска водоема. Более крупные виды шэда менее желательны, поскольку ими не могут питаться хищники. Таким образом, энергия, накопленная на этом уровне, не доходит до хищников и продолжает снабжать низший трофический уровень.

Природа сообществ профундальной зоны

Свет не достигает профундальной зоны, поэтому ее обитатели зависят от поступления основного пищевого материала из литоральной и лимнической зон. Профундальная зона в свою очередь обеспечивает обновление биогенных веществ, которые течения и плавающие животные доставляют в другие зоны (гл. 2, разд. 3).

Животный и растительный мир профундальной зоны, как и следует ожидать, не отличается разнообразием. Фауна и флора представлены следующими основными компонентами: бактериями и грибами, которые особенно обильны на поверхности раздела вода — ил, где происходит накопление органического вещества, и тремя группами животных консументов (рис. 147, *В*) — содержащие гемоглобин личинки хирономид и кольчатые черви, мелкие моллюски из сем. Sphaeriidae и коретра (*Chaoborus*) — прозрачные личинки двукрылых. Первые две группы — бентосные формы, коретра же входит в состав планктона и совершает регулярные миграции. По ночам эти животные поднимаются вверх, достигая лимнической зоны, днем они опускаются ближе к дну (фиг. 149). Количество красных кольчатых червей часто возрастает в водоемах, загрязненных бытовыми сточными водами, в сильно загрязненных водах они могут быть единственными макроскопическими обитателями дна. Личинки *Chaoborus* заметны благодаря четырем воздушным мешкам, расположенным по два на концах тела. Мешки играют, по-видимому, роль поплавков, а кроме того, в них содержится запас кислорода. Эти личинки — только временные компоненты планктона, поскольку взрослые представляют собой двукрылых обитателей суши. Большинство планктонных организмов в пресных водах сохраняют свою жизненную форму на протяжении всей своей жизни (так называемый

голопланктон), что резко отличает их от прибрежных морских планктеров, многие из которых входят в состав планктона лишь на ограниченное время (так называемый мероплактон). Все животные профундали адаптированы к переживанию периодов, когда концентрация кислорода в воде понижена, а многие бактерии (анаэробные) способны существовать без кислорода. О значении пограничного слоя между окисленными и восстановленными осадками было сказано в гл. 2 (стр. 40). Этот вопрос будет рассмотрен вновь в главе, посвященной экологии моря.

5. ОЗЕРА

В монографии «Лимнология» Хатчинсон (1957) пишет: «В масштабах времени, измеряемого годами или непродолжительной жизнью человека, озера кажутся постоянными компонентами ландшафтов. Однако в геологических масштабах времени озера преходящи. Они рождаются обычно в катастрофах, достигают зрелости и тихо и незаметно умирают. Катастрофы, порождающие озера, приурочены к эпохам оледенений, периодам интенсивной тектонической или вулканической активности, вследствие чего озерные бассейны локализованы и распределены по поверхности суши неравномерно. Катастрофы, образующие бассейны озер, грандиозны, однако они никогда не происходят одновременно и с одинаковой интенсивностью во всех частях суши, поэтому наблюдается тенденция группировки озер в *озерные области*». К этому мы можем добавить, что в наше время человечество повсеместно лихорадочно занимается строительством озер (обычно называемых водохранилищами), в том числе и в тех районах, где естественные озера отсутствуют. Хотя своим происхождением такие искусственные озера не обязаны катастрофам, в геологическом смысле они, вероятно, так же преходящи (см. также гл. 9, разд. 4).

Как отмечалось в первом разделе этой главы, четко разграничить озера и пруды невозможно. Однако, помимо различий в общих размерах, имеются важные экологические различия. В озерах лимническая и профундальная зоны относительно обширны по сравнению с литоралью. Для водоемов, обычно обозначаемых как пруды, характерна обратная ситуация. Таким образом, в озере как целом лимническая зона представляет собой основную «продуцирующую» область (область, в которой связывается солнечная энергия и превращается в пищу). Поэтому при изучении озер прежде всего необходимо уделять особое внимание исследованию фитопланктона и дна с его населением. В прудах же основной «продуцирующей» областью служит литоральная зона, в связи с чем к изучению литоральных сообществ следует проявлять первостепенный интерес. Характерная для прудов схема циркуляции воды ограничивает развитие стратификации по температуре или по содержанию кислорода. Озера умеренной зоны, за исключением очень мелких, становятся в определенные сезоны стратифицированными. Рассмотрим более подробно это явление.

Стратификация в озерах — классическая схема умеренной зоны

Типичный сезонный цикл, показанный на фиг. 149, можно описать следующим образом. Летом поверхностные воды нагреваются сильнее, чем придонные, поэтому циркуляция происходит только в теплом поверхностном слое. С более вязкой холодной водой эта вода не смешивается, так что образуется промежуточная зона с резким температурным градиентом, называемая *термоклиной*. Область поверхностной теп-

лой воды, в которой осуществляется циркуляция, называют *эпилимнионом*, а область более холодной воды, в которой не происходит циркуляции, — *гиполимнионом*. Обратите внимание на резкий перепад температуры в термоклине в жаркие летние месяцы (фиг. 149). Если термоклина расположена ниже глубины эффективного проникновения света (компенсационного горизонта), как это часто бывает, то запасы кислорода в гиполимнионе истощаются, поскольку гиполимнион отрезан от всех источников кислорода: в нем нет зеленых растений и в него не проникает кислород атмосферы. На фиг. 149 видно, как за лето в гиполимнионе озера Линсли исчезает кислород. Этот период часто называют периодом летней стагнации в гиполимнионе.

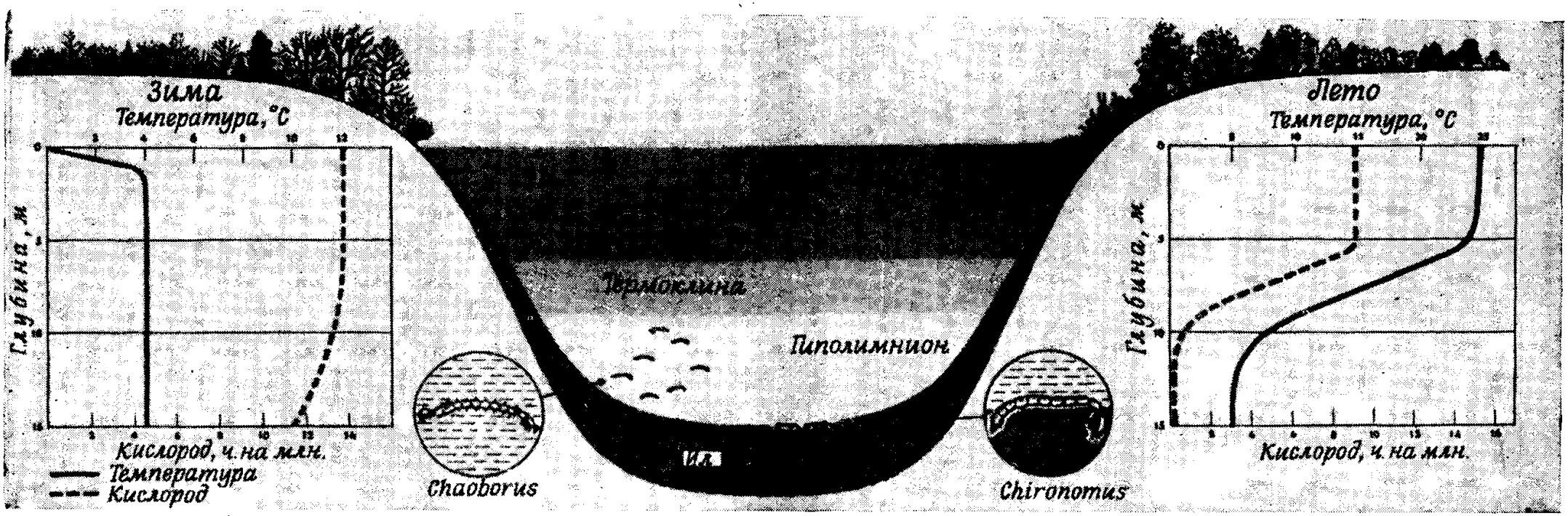
С наступлением холодной погоды температура воды в эпилимнионе снижается и становится равной температуре воды гиполимниона. Теперь циркуляция происходит во всей толще воды, и при этом кислород вновь попадает на глубины. Когда вода на поверхности охлаждается до температуры ниже 4 °С, она расширяется, становится более легкой, остается на поверхности и, если климат данной местности достаточно холоден, замерзает. Возникает зимняя стратификация. Зимой запасы кислорода обычно уменьшаются незначительно, так как активность бактерий и дыхание животных при низкой температуре невелики, а в воде при этом растворяется больше кислорода. Вследствие этого зимняя стратификация выражена не так резко (см. левую часть фиг. 149). Исключения из этого правила наблюдаются тогда, когда лед покрыт снегом. В этом случае прекращается фотосинтез, запасы кислорода в озере истощаются, и происходит зимний «замор» рыбы.

Весной лед тает, поверхностная вода нагревается, становится тяжелее и опускается вниз. Когда температура воды достигает 4 °С, озеро делает еще один «глубокий вдох» — происходит «весеннее перемешивание».

Эта классическая схема с двумя сезонными перемешиваниями типична для многих озер Америки и Евразии, но она ни в коем случае не универсальна даже для умеренной зоны. Впервые подробное исследование температурной стратификации было проведено в швейцарских озерах Симони и Форелем, которого часто называют «отцом лимнологии», в 1850—1900 гг. В 1904 г. Бирдж впервые показал наличие температурной стратификации в висконсинских озерах. (Позднее широкую известность получили совместные работы Бирджа и Джудея.) В общем можно сказать, что чем глубже озеро, тем менее отчетлива его стратификация и тем обширнее гиполимнион.

Развитие дефицита кислорода в гиполимнионе в период летней стратификации зависит от количества разлагающегося вещества и глубины термоклины. В высокопродуктивных озерах летом, как правило, наблюдается больший дефицит кислорода, чем в малопродуктивных. Это происходит потому, что «дождь» органического вещества из лимнической и литоральной зон в профундаль более обилен в продуктивных озерах. Обусловленная хозяйственной деятельностью эвтрофикация ускоряет развитие дефицита кислорода в профундали (см. гл. 3, а также фиг. 220). Стенотермные холодолюбивые рыбы могут существовать только в «бедных» непродуктивных озерах, так как только здесь в холодной придонной воде содержится достаточно кислорода. Именно такие виды первыми исчезли при эвтрофикации Великих озер в США. Как уже отмечалось, низшие организмы профундальной зоны в противоположность рыбам адаптированы так, что могут довольно долгое время выдерживать недостаток кислорода.

Если вода в озере настолько прозрачна, что фитопланктон развивается глубже термоклины, т. е. в верхней части гиполимниона, то кон-



Фиг. 149. Температурная стратификация в озере умеренной зоны Северного полушария (оз. Линсли, Коннектикут, США).

Летом слой теплой, богатой кислородом перемешивающейся воды (эпилимнион) отделен от холодного и бедного кислородом гиполимниона широкой зоной, называемой термоклиной, для которой характерны быстрые изменения температуры и содержания кислорода с изменением глубины; *Chaoborus* и *Chironomus* — типичные обитатели гиполимниона (см. также фиг. 147) (Диви, 1951).

центрация кислорода здесь может быть даже выше, чем у поверхности, поскольку в холодной воде растворимость кислорода увеличивается. Таким образом, мы видим, что эвфотическая зона не обязательно совпадает с эпилимнионом. Первая, будучи продуктивной зоной, зависит от проникновения света, эпилимнион же определяется температурой. В период летней стагнации, однако, часто обе эти зоны приблизительно совпадают.

Температурная стратификация в тропиках

Температура воды на поверхности субтропических озер никогда не падает ниже 4 °С. В этих озерах всегда четко выражен температурный градиент от поверхности к дну и на протяжении года перемешивание происходит только один раз, зимой. В тропических озерах с высокой (20—30 °С) температурой у поверхности градиент всегда нерезкий и сезонные колебания температуры незначительны на любой глубине. Стабильная температурная стратификация сохраняется более или менее на протяжении всего года. Она существует благодаря различиям в плотности воды, которые вызываются даже слабым температурным градиентом. Общее перемешивание, следовательно, происходит нерегулярно, обычно в наиболее холодные сезоны. Вода в очень глубоких тропических озерах, как правило, перемешивается только частично. Строительство крупных глубоких водохранилищ в тропиках приводит к значительным «экологическим бедствиям», что обусловлено непониманием различий между водными и наземными экосистемами тропической и умеренной зон. Подробнее об этом будет сказано ниже (см. гл. 15, разд. 1).

В соответствии с главными особенностями схемы циркуляции воды большинство озер мира удобно причислять к одной из следующих категорий (Хатчинсон, 1957):

1. Димиктические озера. Характерны два сезонных периода свободной циркуляции или перемешивания. Эта схема была описана в предыдущем разделе.

2. Холодные мономиктические. Расположены в полярных областях. Вода никогда не прогревается до температур выше 4 °С. Характерно одно летнее перемешивание.

3. Теплые мономиктические. Встречаются в районах с теплым умеренным или субтропическим климатом. Температура воды никогда не бывает ниже 4 °С. Одно зимнее перемешивание.

4. Полимиктические. Циркуляция более или менее постоянна. Периоды стагнации, если они и бывают, очень непродолжительны. Высокогорные экваториальные озера.

5. Олигомиктические. Многие тропические озера с постоянной температурой. Циркуляция очень замедлена или происходит редко.

6. Меромиктические. Наблюдается постоянная стратификация. Обычно это обусловлено различиями в химическом составе вод эпи- и гиполимниона.

Географическое распределение озер

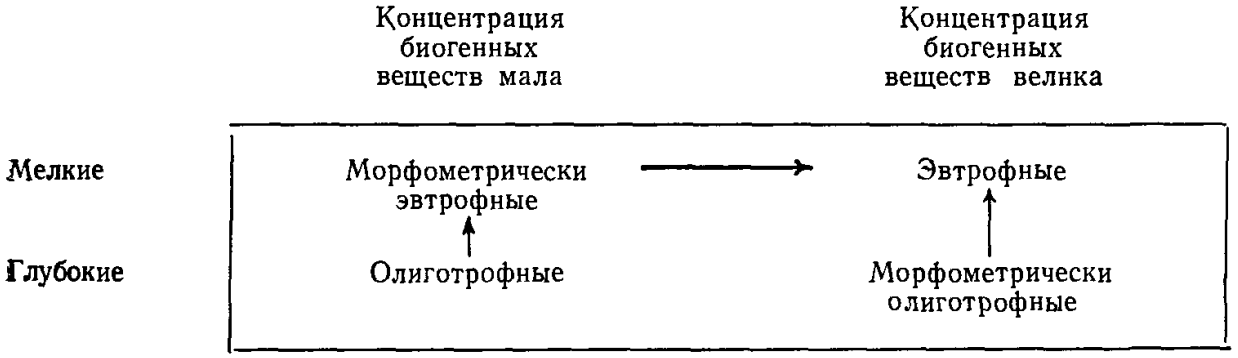
Естественные озера наиболее многочисленны в районах, которые были сравнительно недавно (приблизительно в течение последних 20 000 лет) подвержены геологическим изменениям. Поэтому озер много в районах оледенений Северной Европы, Канады и севера США. Эти озера образовались при последнем отступании ледника 10—12 тыс. лет назад. Именно такие озера в наибольшей степени изучены европейскими и американскими лимнологами. Много озер также в районах, где

происходили недавние поднятия морского дна, как, например, во Флориде, и в районах современной вулканической активности — западные Каскадные горы. Вулканические озера, образованные в кратерах или в запруженных долинах, представляют собой одно из прекраснейших творений природы. Вместе с тем озера редки на востоке США в геологически древних районах Аппалачей и Пидмонта, расчлененных широкими продольными долинами и поперечными ущельями, и на больших не подвергавшихся оледенению пространствах Великих равнин. Таким образом, мы видим, что геологическая история того или иного района определяет присутствие в нем естественных озер, а также типы этих озер; геологической историей определяются и те основные минералы, которые могут быть вовлечены в экосистему озера. Важную роль, конечно, играют и дожди, однако достаточно крупные озера встречаются даже в пустынях.

Классификация озер

Изучение озер во всем мире выявило наличие большого разнообразия в комбинациях их свойств. Это обстоятельство затрудняет выбор основы для естественной классификации. В монографии, изданной в 1957 г., Хатчинсон перечисляет не менее 75 типов озер, основывая классификацию на их геоморфологии и происхождении. Существует, однако, подход, облегчающий изучение экологии озер мира. Все озера делят на три большие группы: 1) олиготрофно-эвтрофная сукцессия с закономерно меняющейся продуктивностью: обычно это озера со светлой водой, 2) специальные типы озер, 3) водохранилища.

1. Олиготрофно-эвтрофная сукцессия. Озера всех регионов можно классифицировать в соответствии с их первичной продуктивностью (гл. 3, разд. 3). Это первым отметил немецкий лимнолог Тинеманн. Продуктивность, или «плодородие», озера зависит от поступающих с местным стоком питательных веществ, геологического возраста и глубины. Ниже приведена упрощенная схема такой классификации.



В этой схеме направление геологических процессов обозначено стрелками. Взаимодействие процессов геологического развития и развития сообщества подробно обсуждалось в гл. 9, разд. 1. Типичные олиготрофные («малокормные») озера характеризуются значительной глубиной, обширным эпилимнионом, небольшой первичной продукцией, скудной литоральной растительностью и низкой плотностью планктона, хотя число видов может быть большим. Цветения планктона происходят редко, так как биогенные вещества редко накапливаются в количестве, достаточном для вспышки фитопланктона. Вследствие низкой продуктивности верхних горизонтов в гиполимнионе не бывает дефицита кислорода. Поэтому для гиполимниона олиготрофных озер характерны и часто ограничены в своем распространении именно этой областью холодолюбивые стенотермные донные рыбы, такие, как озерная форель и сиги. Характер-

ны также несколько планктонных форм, например *Mysis*. Короче, олиготрофные озера еще молоды в геологическом отношении и мало изменились со времени своего образования. В противоположность олиготрофным эвтрофные («кормные») озера мельче, а величина их первичной продуктивности больше. Литоральная растительность в таких озерах богаче, плотность планктонной популяции выше и наблюдаются «цветения». Высокое содержание органических веществ приводит порой к очень резко выраженной летней стагнации, что исключает существование холодноводных рыб. Примерами наиболее изученных эвтрофных озер могут служить озера Мендота и Линсли (фиг. 149). Типичные олиготрофные озера — Великие озера и озеро Фингер в штате Нью-Йорк.

Общую тенденцию увеличения продуктивности с уменьшением глубины озера иллюстрируют данные табл. 41. Цифры, приведенные в таб-

ТАБЛИЦА 41

Соотношение биомассы и суточной первичной продукции в семи озерах Швейцарии[1]

Озеро	Глубина, м	Продуктивность (П), ккал/(м² день)	Биомасса (Б), ккал/м²	Б/П, число оборотов, сутки	Озеро	Глубина, м	Продуктивность (П), ккал/(м² день)	Биомасса (Б), ккал/м²	Б/П, число оборотов, сутки
1	215	5	20[2])	4,0	5	46	8	5[3])	0,62
2	151	4	3[3])	0,75	6	36	9	12	1,33
3	134	4	7	1,75	7	16	11	10	0,91
4	84	6	24[2])	4,0					

1) Из работы Файнденега, 1966.
2) Доминируют крупные виды водорослей (сетной планктон).
3) Доминируют мелкие виды водорослей (наннопланктон).

лице, характеризуют также малое время оборота озерного фитопланктона (гл. 2, стр. 28). Видно, что величина биомассы в большей степени зависит от размеров организмов, чем от продуктивности. Иными словами, это еще одно подтверждение того принципа, что величина биомассы не обязательно коррелирует с уровнем продуктивности (гл. 3, стр. 61).

2. Специальные типы озер. Мы здесь можем упомянуть семь типов озер.

а) Дистрофные озера: темноводные, гуминовые и болотные. Обычно в таких озерах содержится много гуминовой кислоты. Берега болотных озер торфянистые, величина pH в них низка, со временем такие озера превращаются в торфяные болота.

б) Глубокие древние озера с эндемичной фауной. Известнейшее древнее озеро — Байкал. Это самое глубокое озеро мира образовалось при движениях земной коры в мезозойской эре (эпоха рептилий). Из 384 видов членистоногих, среди которых 291 вид бокоплавов, 98% эндемичны (нигде больше не встречаются). Из 36 видов рыб 81% — эндемики. Благодаря своей эндемичной фауне это озеро заслужило название «Австралия пресных вод» (см. Брукс, 1950). Не так давно стали появляться сообщения о том, что Байкалу угрожает загрязнение промышленными отходами.

в) Соленые озера пустынь. Эти озера расположены в размывах осадочных пород в областях с аридным климатом. Высокая концентрация соли обусловлена тем, что здесь количество влаги, теряемой при испарении, превышает количество выпадающих атмосферных осадков.

К таким озерам относится, например, Большое Соленое озеро в штате Юта. Сообщество, обитающее в нем, состоит из немногих видов, но число особей этих видов порой бывает огромно. Характерен листоногий рачок *Artemia*.

г) Щелочные озера пустынь. Встречаются в районах с аридным климатом, в осадках вулканического происхождения, характеризуются высокими величинами pH и высокой концентрацией карбонатов. В качестве примера приведем озеро Пирамид в штате Невада.

д) Вулканические озера. Кислые или щелочные озера в районах активной вулканической деятельности. Вода в эти озера поступает из магмы. Характерны экстремальные химические условия и ограниченное население. Примерами могут служить некоторые озера в Японии и на Филиппинах.

е) Химически стратифицированные, меромиктические озера. В противоположность большинству озер, где придонная и поверхностная воды периодически перемешиваются (голомиктические озера), некоторые озера остаются постоянно стратифицированными. Интрузии соленой воды или вымывание солей из осадков создают постоянную разницу в плотностях поверхностной и придонной вод. В этом случае граница между перемешиваемым и неперемешиваемым слоями представляет собой не термоклину, а «хемоклину». Свободный кислород и аэробные организмы будут, конечно, отсутствовать в придонной воде таких озер. Большое Содовое озеро в штате Невада и Хеммельсдорферзее в Германии — примеры озер такого типа.

ж) Полярные озера. Поверхностная температура ниже 4 °С или повышается только в короткий летний период, когда озеро свободно ото льда и в нем происходит циркуляция воды. В это время наблюдается быстрый рост численности планктонных организмов, которые часто запасают жир на долгую зиму.

3. Водохранилища. Разумеется, искусственные озера бывают различны в зависимости от района и характера стока. В общем для них характерны колебания уровня воды и высокая мутность. Продукция бентоса в водохранилищах часто ниже, чем в естественных озерах. Сукцессионные изменения первичной продуктивности и продуктивности рыб, которые происходят при постройке плотин на больших реках, обсуждались в гл. 9, разд. 1.

Тепловой бюджет водохранилищ и естественных озер может сильно различаться. Эти различия определяются конструкцией плотины. Если из водохранилища сбрасывается придонная вода, как, например, на гидроэлектростанциях, то в русло ниже плотины поступает холодная вода, богатая питательными веществами, но бедная кислородом. Теплая вода остается в водохранилище. Такие водоемы становятся *аккумуляторами тепла и экспортерами биогенных веществ* в противоположность озерам, которые теряют воду с поверхности и функционируют, следовательно, как *аккумуляторы биогенных веществ и экспортеры тепла.* Характер сброса воды значительно влияет на условия в русле ниже плотины. На фиг. 150 сравнивается температура воды в двух водохранилищах штата Монтана, построенных на одном и том же дренажном бассейне. Одно из них с поверхностным сбросом, другое — с придонным. В водоеме с поверхностным сбросом в самый жаркий период лета температура воды в термоклине и гиполимнионе (глубже 10 м) на 5—8 °С ниже, чем в водоеме с придонным сбросом. Сброс холодной придонной воды позволяет организовывать ниже плотины форелевые хозяйства в районах, находящихся южнее естественных границ обитания этой рыбы. Однако в более северных областях вода в таких участках оказывается слишком холодной для нормального развития форели.

Помимо изменения температуры водоемов, влияние плотин с глубоководными шлюзами проявляется в следующем:

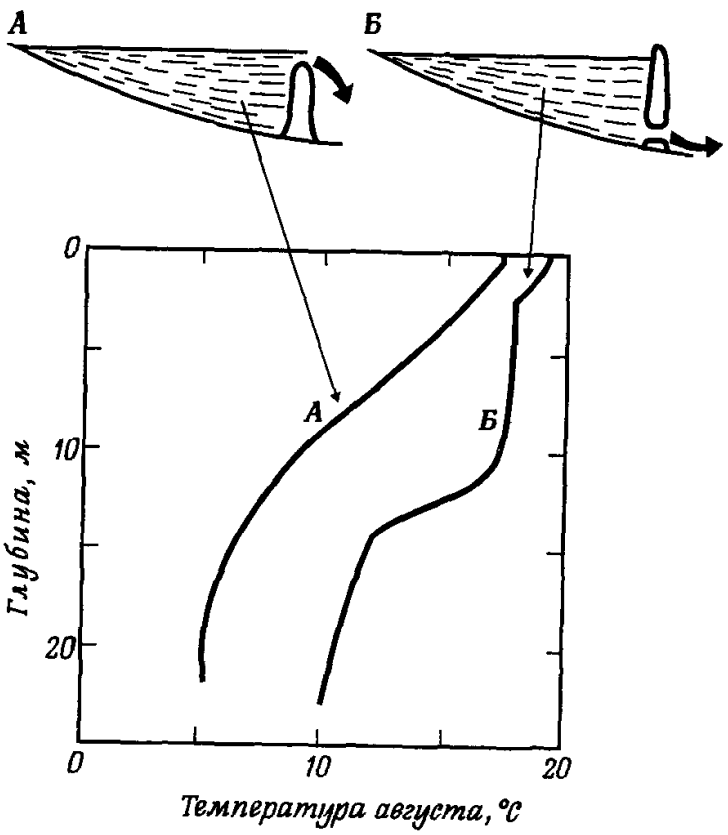
1) в реку поступает более соленая вода, чем та, которая попадала бы с поверхности;

2) водохранилище теряет весьма важные биогенные вещества, поэтому его продуктивные возможности уменьшаются, вместе с тем происходит эвтрофикация нижележащих участков реки;

3) увеличиваются потери воды с испарением, так как поступающая теплая вода задерживается, а холодная вода из гиполимниона удаляется;

4) вытекающая вода содержит мало растворенного кислорода, поэтому река может переработать меньшее количество органических отходов;

5) сброс сероводорода и других восстановленных соединений ухудшает качество воды ниже по течению и в крайних случаях вызывает массовую гибель рыб.



Фиг. 150. Вертикальный ход августовских температур в двух озерах штата Монтана (Райт, 1967).

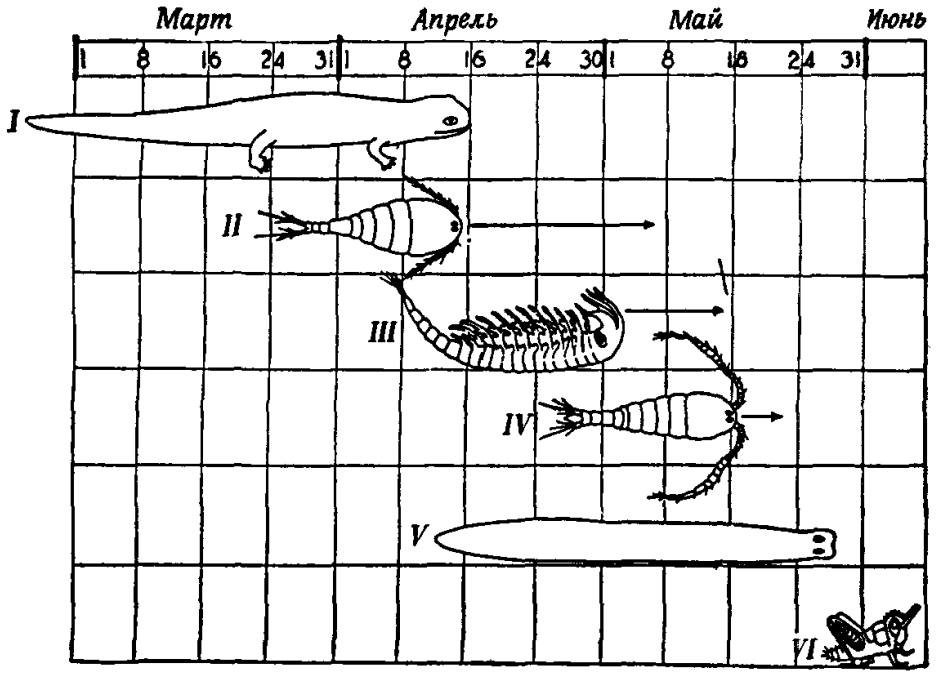
Озеро с поверхностным (*А*) и с глубинным (*Б*) стоком воды. Запруда на озере *А* образована оползнем, вызванным землетрясением. Озеро *Б* — водохранилище с искусственной плотиной. Оба водоема расположены в одной речной системе, причем *А* ниже по течению, чем *Б*.

Некоторые другие проблемы проектирования и эксплуатации водохранилищ, связанные с противоречивыми требованиями их многоцелевого использования, обсуждаются в соответствующих разделах (гл. 15, разд. 1 и 5).

6. ПРУДЫ

Как указывалось в предыдущем разделе, пруды — это небольшие водоемы с относительно хорошо развитой литоралью. Лимническая и профундальная зоны незначительны или отсутствуют. Значение стратификации невелико. Пруды можно найти в большинстве районов с достаточно большим количеством осадков. Они постоянно образуются, например, при изменениях положения русла реки. Части старого русла образуют изолированные стоячие водоемы — старицы. Такие периодически затапливаемые при половодьях пруды накапливают органическое вещество и могут быть высокопродуктивными, свидетельством чему служат многочисленные рыболовы на берегах. Много естественных прудов также в районах развития известняков. Они образуются в опускаиниях или провалах, происходящих при растворении подстилающих пород.

Особенно интересны временные пруды, т. е. пруды, пересыхающие в определенное время года. Сообщество, населяющее такие пруды, уникально. Организмы, составляющие это сообщество, должны быть спо-



Фиг. 151. Сукцессия животных в одном из временных прудов штата Иллинойс (Уэлч, по Шелфорду, 1919).

Длина животного вместе со стрелкой соответствует продолжительности периода, в течение которого в пруду обнаруживаются взрослые представители каждого из пяти видов. Время пересыхания пруда и появления сухопутных организмов обозначено рисунком ювенильной стадии кузнечика (*VI*). *I* — тигровая амбистома; *II* — циклоп; *III* — жаброног; *IV* — диаптомус; *V* — плоский червь.

собными переживать в покоящихся стадиях сухие периоды или же покидать пруд, как земноводные и взрослые водные насекомые. Некоторые животные, обитающие во временных прудах, показаны на фиг. 151. Среди них наиболее примечательны хорошо приспособленные к условиям обитания во временных прудах и распространенные главным образом в них жаброногие. Яйца этих рачков многие месяцы сохраняются в сухой почве, а размножение и развитие происходят в течение короткого времени в конце зимы и весной, когда пруд заполнен водой. Наряду с другими местообитаниями, характеризующимися крайними условиями, временные пруды благоприятны для адаптированных к ним организмов, так как здесь слабее выражены межвидовая конкуренция и хищничество. Даже если такие пруды заполнены водой всего в течение нескольких недель в году, в них происходят определенные сезонные сукцессии, и, таким образом, неожиданно большое число разнообразных организмов использует физически ограниченную среду обитания (см. фиг. 145).

Пруды, образовавшиеся в результате строительства плотин человеком или животными, такими, например, как бобры, наиболее многочисленны. Примерно до 1920 г. большинство искусственных прудов в США строилось на довольно крупных ручьях для снабжения энергией небольших мельниц. К настоящему времени построено очень большое число рыбоводных прудов. В отличие от мельничных они построены так, что вода речки или ручья в значительной степени минует пруд, или же они расположены в местах, где нет постоянного протока. Это предотвращает вымывание биогенных веществ и заиление бассейна. Водообмен в таких прудах незначителен, часто их искусственно удобряют и заселяют промысловыми рыбами. Хозяйство ведут таким образом, чтобы создавались неблагоприятные условия для высших растений. Следовательно, продуцентом является только фитопланктон и пищевая цепь до известной степени сходна с пищевой цепью озер. Однако такие пруды редко бывают

настолько глубокими, чтобы в них была отчетливо развита стратификация. Разница между рыбохозяйственным прудом и прудом с литоральной растительностью показана на фиг. 140. Рыбохозяйственный пруд может быть более эффективным в том смысле, что в нем образуется большая биомасса рыб, однако он менее интересен для натуралиста, поскольку здесь искусственно создаются условия, способствующие высокой численности культивируемых видов, в результате чего уменьшается разнообразие организмов. «Энергетика» рыбоводного пруда показана на фиг. 24. Рыбиая продукция прудов обсуждается в гл. 3, разд. 4 и в гл. 15, разд. 5.

Когда европейцы впервые прибыли в Северную Америку, бобровые пруды были характерной особенностью большей части континента. Экологическая история бобровых прудов в общем непродолжительна, потому что их обитатели оставляют свои поселения, как только вблизи пруда исчезнут деревья, служащие им пищей. Таким образом, до прибытия европейцев бобры являлись очень важным экологическим фактором, способствуя прореживанию лесов и поддержанию сукцессии в водной и наземной экосистемах. На больших реках и прибрежных равнинах бобры часто не строили плотин, а жили в норах на отмелях, становясь по сути дела речными животными.

«Завоевав» континент, люди почти полностью истребили бобров на обширных территориях. Однако бобры возвращались, особенно в окраинных сельскохозяйственных районах, покинутых населением в связи с развитием городов и лесного хозяйства. Бобровые пруды — очень полезные компоненты природных ландшафтов, поскольку они функционируют как водные резервуары, ценны в противопожарном отношении и служат местом обитания для рыб и пушных зверей. Но из-за того что при этом затапливаются участки леса и сельскохозяйственные угодья, несчастных бобров часто причисляют к категории «вредителей». Это приводит к тому, что хотелось бы назвать «синдромом бобровой плотины», когда человек в стремительном порыве неосмотрительных ответных действий взрывает плотины, подвергая тем самым ландшафт действию нового, более тяжелого стресса. Вильде и др. (1950) считают, что внезапное падение уровня воды, в результате чего почва пересыхает, наносит особенно большой вред окружающим растениям, поскольку корневые системы этих растений адаптированы к высокой влажности. Это еще один пример «шокового» стресса, который создает более суровые условия для растений, чем постепенные изменения. Тем не менее привилегией в решении вопроса о том, быть реке перегороженной плотиной или нет, почему-то пользуются люди, а не бобры.

7. ЛОТИЧЕСКИЕ СООБЩЕСТВА (СООБЩЕСТВА ПРОТОЧНЫХ ВОДОЕМОВ)

Общее сравнение лотических и лентических местообитаний

Не нужно быть специалистом и располагать примерами всего разнообразия проявлений жизни, чтобы уловить разницу между стоячими и проточными водоемами. Сравнение реки с прудом или озером представляет собой прекрасный экологический практикум, позволяющий выяснить важные принципы. Курс экологии, например, очень удобно планировать таким образом, чтобы отвести 2—3 ч на полевые исследования каждого типа местообитаний. Результаты, вероятно, были бы наилучшими, если студентов разделить на группы, каждая из которых занима-

лась бы физико-химическими и биологическими аспектами большого района или зоны. В этом случае каждый студент будет вносить определенный вклад в исследование и никто не останется в стороне! Если за этими полевыми исследованиями следует небольшая лабораторная работа, то, пользуясь методами сравнения и противопоставления, можно выяснить многие существенные черты обоих типов водоемов. После того как результаты сведены в таблицы, легко обнаружить, что биотические сообщества реки и пруда совершенно различны, даже если определения низших растений и беспозвоночных проведены на уровне родов (или семейств). Исследование различий организмов естественно приводит к рассмотрению ключевых различий в физических и химических лимитирующих факторах. Это в свою очередь может навести на мысль о фундаментальных различиях в организации пищевых цепей и о различии путей, по которым следует вести изучение продуктивности этих двух типов экосистем. Надеемся, что все это возбудит желание вновь вернуться к пруду или реке для дальнейших наблюдений или даже заняться более глубоким изучением литературы по этому вопросу.

Если многие пруды и озера хорошо изучены как целые экосистемы, то реки в этом отношении изучены очень мало. Такое положение объясняется главным образом тем, что, как будет показано ниже, реки представляют собой большие и неполные системы. Имеется ряд превосходных исследований по энергетике пищевых цепей в реках; в этих работах особое внимание уделяется рыбам. Упомянем здесь работы Аллена (1951), Хортона (1961) и Джеркинга (1962). Группой исследователей хорошо изучена Темза в Англии (см. Манн, 1964, 1965, 1969). Работы Камминса и др. (1966) по изучению пищевых связей в небольших лесных речках могут служить хорошим пособием для лабораторных занятий. Экспериментальные ручьи можно сделать в лаборатории и на открытом воздухе; такие «микроэкосистемы» весьма удобны при проведении различных исследований (см. Г. Т. Одум и Госкинс, 1957; Мак-Интайр и Финни, 1965; Девис и Уоррен, 1965). Поскольку большинство рек в окрестностях городов хотя бы на некотором протяжении сильно загрязнены, хорошим справочником для начинающих послужит небольшая книга Хайнеса (1960) «Биология загрязненных вод».

В общем различия между реками и прудами сконцентрированы вокруг триады условий: 1) течения, являющегося значительно более важным контролирующим и лимитирующим фактором в реках; 2) обмена между водой и сушей, относительно более интенсивно выраженного в реках, в результате чего создается более «открытая» экосистема и «гетеротрофный» тип метаболизма сообщества (см. фиг. 23); 3) распределения кислорода, которое в реках более равномерно, в связи с чем термальная или химическая стратификация либо совсем отсутствует, либо выражена слабо. Рассмотрим кратко эти условия.

1. Течение. Хотя присутствие определенных и непрерывных течений — главнейшая характеристика лотической среды, реки и озера различаются в этом отношении не резко. Скорость течения в разных частях одной и той же реки (как вдоль, так и поперек потока) весьма различна. Эти различия наблюдаются также во времени. В больших реках течение может быть столь медленным, что в сущности возникают условия стоячих водоемов. В озерах же, особенно если в них нет укорененных высших растений, ослабляющих действие волн, волнение у скалистых и песчаных берегов создает течения, более сильные, чем в ручьях. Поэтому животных, которых обычно считают обитателями прудов, часто можно обнаружить в тихих речных заводях, а обитателей рек — в прибойных участках озер. Тем не менее течение следует считать фактором первостепенной важности, определяющим основные различия между условия-

ми жизни в реках и прудах, а также различия в разных участках данной реки. Так что при проведении экологического исследования именно этот фактор в первую очередь заслуживает внимательного рассмотрения и измерения.

Скорость течения зависит от крутизны наклона поверхности, неровности дна, глубины и ширины русла реки. Разработано несколько типов приборов для измерения скорости течеиия, тем не менее трудно измерить его скорость под камнями и в расщелинах, где по сути дела и обитают животные. В любом выбранном нами участке существует «микростратификация» течений. Независимо от того, изучаем ли мы рыб или нас интересует общая природа речного сообщества в каком-то участке, крутизна наклона позволяет нам оценивать течение. Крутизну наклона, выраженную в метрах на 1 км или в более мелких единицах, можно легко определить по топографическим картам или измерить в поле при помощи простых топографических инструментов. Траутмен (1942) нашел, что распространение черного окуня и других рыб в Огайо хорошо коррелирует с крутизной наклона. Например, малоротый черный окунь в большом количестве встречается в участках реки, где крутизна составляет от 1,5 до 4 м/км; этот вид почти не был собран там, где крутизна ниже 0,5 и выше 5 м/км.

2. Обмен между сушей и водой. Так как глубина слоя воды и площадь поперечного сечения в реке намного меньше, чем в озере, поверхность контакта воды с сушей в реке относительно велика по сравнению с размером водоема. Это обусловливает более тесную, чем в большинстве стоячих водоемов, связь реки и окружающей ее суши (фиг. 142). Фактически большинство рек зависит от участков суши и связано с прудами, заводями и озерами, от которых они получают значительную часть своих энергетических ресурсов. Конечно же, в реках есть собственные продуценты, такие, как прикрепленные нитчатые зеленые водоросли, обрастающие диатомовые водоросли и водяные мхи, но этого обычно недостаточно для поддержания большого числа обитающих здесь консументов. Многие первичные консументы рек питаются детритом, поэтому они сильно зависят от аллохтонного органического материала, смываемого водой или падающего с прибрежной растительности (см. Хайнес, 1963; Минсхолл, 1967). Иногда большое значение имеют планктон и детрит, поступающие в реки из стоячих водоемов. Реки в свою очередь тоже «экспортируют» энергию (насекомые, развивающиеся в воде, покидают реки во взрослом состоянии, кроме того, обитателей рек поедают наземные хищники, см. фиг. 142). Таким образом, реки представляют собой открытые экосистемы, находящиеся в постоянном обмене с сухопутными и лентическими системами. По этой причине, измеряя продуктивность реки, следует учитывать также продуктивность прилежащих участков суши и систем непроточных водоемов. Важность концепции «экосистемы речного бассейна» была подчеркнута в гл. 2. Манн (1969) установил, что поток энергии в очень продуктивной и населенной плотными популяциями рыб и моллюсков Темзе почти на 50% зависит от аллохтонного материала — листьев и твердых частиц, попадающих со стоками, так что пищевая цепь поддерживается в большей мере за счет детрита, чем за счет растительной продукции (см. гл. 3). Нельсон и Скотт (1962) обнаружили, что в одном из ручьев штата Джорджия, в который не сбрасываются промышленные сточные воды и попадает небольшое количество бытовых стоков, «первичные консументы 66% энергии получают из аллохтонных органических веществ, преимущественно из листового опада».

3. Кислород. Течение и температура создают для обитателей ручьев и рек более напряженные условия, чем для обитателей прудов. Однако

в естественных условиях содержание кислорода в реке можно считать практически неизменным фактором. Благодаря небольшой глубине, значительной поверхности контакта с воздухом и постоянному движению ручьи и реки даже при отсутствии зеленых растений обильно снабжены растворенным кислородом. Поэтому речные животные, как правило, обладают узким диапазоном толерантности и крайне чувствительны к недостатку кислорода. В силу этого речные сообщества особенно восприимчивы к любым типам органических загрязнений, которые уменьшают запас растворенного кислорода. В таких условиях происходит быстрая модификация сообществ (фиг. 221).

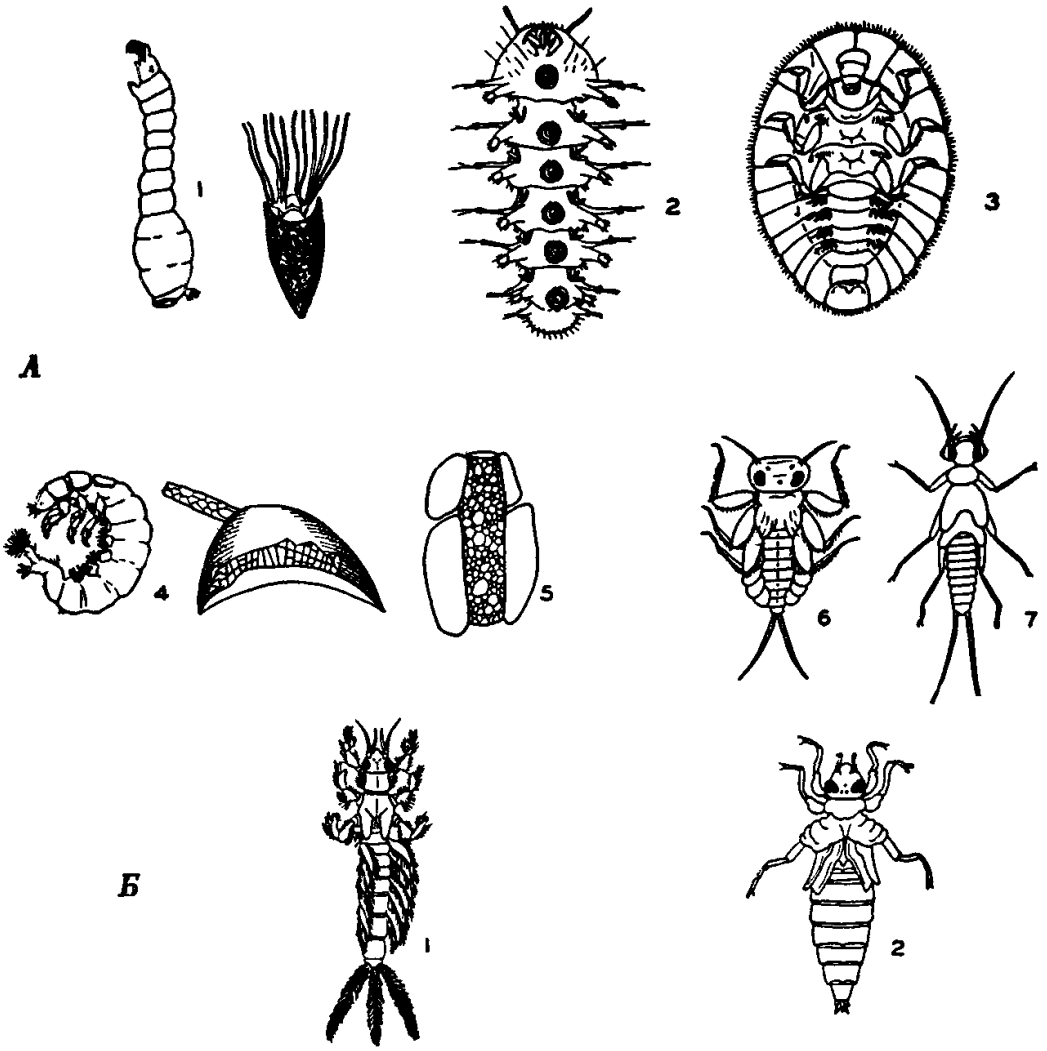
Природа лотических сообществ

В разделе 2 этой главы при обсуждении зональности в водоемах было отмечено в общих чертах, что в текучих водах представлены два крупных местообитания — перекаты и плесы. Следовательно, в широком смысле можно говорить о двух типах сообществ — о сообществах перекатов (быстрин) и плесов (заводей). Некоторые характерные обитатели этих двух типов сообществ показаны на фиг. 152. Природа сообщества и плотность доминирующих популяций внутри этих больших категорий зависят от типа дна, которое может быть песчаным, глинистым, галечным, состоять из коренных пород или из валунов и булыжника. По мере приближения потока к нижнему уровню разница между условиями на перекатах и плесах уменьшается, пока не сформируются условия, характерные для русла большой реки. Биота русла напоминает биоту перекатов, ее отличительная особенность — очень скученное распределение популяций. Это вызвано тем, что твердые субстраты часто отсутствуют.

Течение — главный лимитирующий фактор на перекатах, но твердое дно, особенно сложенное из камней, служит удобной поверхностью для прикрепленных и цепляющихся животных и растений. На мягком, подвижном дне заводей мелкие организмы бентоса представлены только роющими формами, но более глубокая и спокойная вода благоприятнее для нектона, нейстона и планктона. Видовой состав сообществ перекатов, по-видимому, совершенно отличен от видового состава обитателей спокойных прудов и озер. Следовательно, если мы говорим о «типичных» речных организмах, то в общем имеем в виду именно представителей сообществ перекатов. Вместе с тем можно ожидать, что сообщества заводей содержат некоторые виды, встречающиеся также и в прудах. Жуки-вертячки так же обычны на поверхности тихих заводей, как и на поверхности литоральной зоны прудов; лепомис, типичная прудовая рыба, также является постоянным жителем глубоких речных заводей.

Песок и ил при прочих равных условиях представляют собой наименее благоприятный тип дна. Здесь самая бедная в качественном и количественном отношении фауна и флора. Глинистое дно в общем более благоприятно, чем песчаное. Население скального и галечного дна наиболее многочисленно и разнообразно. Наибольшая плотность популяций донных беспозвоночных приурочена к сообществам перекатов, тогда как речной нектон и роющие обитатели бентоса, такие, например, как двустворчатые моллюски, некоторые стрекозы и поденки, более обильны на плесах и в заводях. Речные рыбы обычно находят убежища в заводях, питаются они здесь же или в нижних участках перекатов, связывая, таким образом, сообщества этих двух типов.

Можно предположить, что планктон в реках должен бы отсутствовать, так как планктонные организмы предоставлены воле течения. В сравнении с планктоном озер, доминирующим в экосистеме, роль речного планктона в экономике реки невелика. Тем не менее речной планк-



Фиг. 152. Некоторые характерные животные ручьев (Р. Пеннак, 1953).

А. Представители родов, входящих в сообщество перекатов, обладают различными адаптациями для жизни в условиях быстрого течения. Эту группу часто называют более подходящим для нее названием «фауна потоков». *1* — личинка *Simulium* (Simuliidae) и ее куколка (справа в коконе, прикрепленном к камню, обратите внимание на присоску, расположенную на заднем конце тела личинки, и на «головную» сеть, используемую для вылавливания пищи из воды), *2* — личинка *Bibiocephala* (Blepharoceridae), виден ряд брюшных присосок; *3* — *Psephenus*, личинка жука из сем. Psephenidae; *4* — личинка ручейника *Hydropsyche*, ее ловчая сеть и чехлик (ловчая сеть раскрыта и обращена против течения); *5* — чехлик ручейника *Goera* с прикрепленными к нему с боков «балластными» камешками; *6* — нимфа подеики *Iron*; *7* — нимфа весиянки *Isogenus*. Обе нимфы характеризуются уплощенным обтекаемым телом, приспособлением к обитанию под камнями. (Обратите внимание, что у большинства нимф весняиок два «хвоста», у большинства нимф поденок — три «хвоста» (*Б*, 1). В этом отношении *Iron* нетипична.) *Б.* Два представителя закапывающихся животных, обитающих на отмелях ручьев или на дне заводей. *1* — нимфа подеики *Hexagenia*, *2* — нимфа стрекозы *Progomphus*.

тон существует. В небольших ручьях если планктон и встречается, то попадает туда из прилежащих прудов, озер и заводей; такой планктон быстро погибает на перекатах. Только в медленно текущих участках ручьев и в больших реках планктон размножается, становясь, таким образом, неотъемлемой частью сообщества. Несмотря на временный характер речного планктона, его значение в питании речных животных может быть ощутимым. Планктон реки Иллинойс постоянно пополняется большим количеством организмов из ряда продуктивных озер, расположенных в речной долине и связанных с рекой. В Миссисипи и ее крупных притоках по крайней мере один из видов рыб — примитивный и единственный в своем роде *Polyodon* — питается главным образом зоопланктоном.

У представителей сообществ перекатов (и в меньшей степени у представителей сообществ плесов) имеются специальные приспособления, позволяющие им удерживаться в быстрой воде. Перечислим некоторые наиболее важные приспособления:

1. Постоянное прикрепление к твердому субстрату, такому, как камни, бревна, листовая масса. В эту категорию должны быть включены важнейшие растительные продуценты. Это прикрепленные зеленые водоросли, такие, как *Cladophora* со шлейфом отростков, диатомовые, покрывающие различные поверхности, водяные мхи из рода *Fontinalis* и другие, которыми обрастают камни даже в местах с самым быстрым течением. Немногочисленные животные также прикреплены к субстрату — это пресноводные губки и личинки ручейников, которые при помощи секрета специальных желез приклеивают свои чехлики к камням.

2. Крючки и присоски. Большое число животных, обитающих на быстринах, имеет крючки или присоски, позволяющие им цепляться за поверхности, которые кажутся совершенно гладкими. Обратите внимание, как много животных, изображенных на фиг. 152, вооружены таким образом. Две личинки двукрылых (*Simulium, Blepharocera*) и ручейник *Hydropsyche* особенно замечательны в этом отношении и часто являются единственными животными, способными противостоять быстрым перекатам и водопадам. *Simulium* пользуется не только присоской на заднем конце тела, но и прикрепляет себя к субстрату шелковой нитью. Если безногая личинка отрывается от субстрата, такой «спасательный трос» не дает течению унести ее слишком далеко и позволяет вернуться в удобное для прикрепления место. У личинки ручейника *Hydropsyche* имеются крючки, но, кроме этого, она строит убежище, имеющее вид сетки, которое одновременно служит ловушкой для взвешенного в воде растительного и животного материала.

3. Клейкие нижние поверхности. Многие животные приклеиваются к субстрату нижней клейкой поверхностью. К таким животным можно отнести брюхоногих моллюсков и плоских червей.

4. Обтекаемое тело. Почти все животные, обитающие в реках, от личинок насекомых до рыб, имеют обтекаемую форму, т. е. тело их более или менее яйцеобразно: широко закруглено спереди и заострено сзади, что сводит к минимуму сопротивление воды.

5. Уплощенное тело. Тело многих животных, живущих на быстринах, не только обтекаемо, но еще и сильно уплощено, что помогает им находить убежища в щелях и под камнями. Нимфы веснянок и поденок, живущие в быстрых речках, более уплощены, чем нимфы близких видов, обитающих в прудах.

6. Положительный реотаксис (rheo — течение, taxis — расположение). Речные животные почти неизменно ориентируются против течения. Если они способны плавать, то непрерывно движутся в этом направлении. Это врожденный тип поведения. Напротив, многие озерные животные, будучи помещенными в поток воды, просто дрейфуют по течению, не предпринимая никаких попыток ориентироваться и плыть против течения. Врожденный положительный реотаксис так же важен, как и рассмотренные выше морфологические приспособления.

7. Положительный тигмотаксис (thigmo — прикосновение, контакт). Для многих речных животных характерно такое врожденное поведение, что они цепляются за поверхности или поддерживают тесный контакт с поверхностью. Если группу нимф речных веснянок поместить в плоский сосуд, то они ищут контакта с находящимися на дне палочками и обломками растений. Если же никаких доступных поверхностей нет, то они цепляются друг за друга.

Немецкий лимнолог Тинеманн (1926) в превосходном очерке о ручье отметил, что приспособления животных к жизни в потоке могут возникать двумя путями. Во-первых, специализированные структуры и физиологические реакции могли возникнуть у далеких друг от друга отрядов и семейств, которые ранее не были приспособлены к жизни в про-

точных водоемах, в процессе естественного отбора адаптаций к жизни в текучих водах. Примером этому служит филогенетическое развитие морфологических приспособлений от простых складок кожи до сложных присосок у личинок двукрылых. Во-вторых, животные уже располагали соответствующими структурами и функциями, благодаря которым сумели занять быстротекущие воды, не претерпевая дальнейших изменений. Тинеманн назвал эти преадаптации «принципом использования преимуществ» (Ausnutzungsprinzip). Например, всей группе брюхоногих моллюсков свойственна слизистая клейкая нога независимо от того, где они обитают. Моллюски, плоские черви и некоторые другие организмы просто «использовали преимущества» своих основных признаков, чтобы стать членами сообществ ручья.

8. ПРОДОЛЬНАЯ ЗОНАЛЬНОСТЬ В РЕКАХ

В озерах и прудах четко видна горизонтальная зональность, в реках же существует продольная зональность. В озерах последовательные зоны от середины к берегам соответствуют последовательным все более древним геологическим этапам процесса заполнения озера. В реках мы находим такое же увеличение возраста стадий от истоков к устью. В верховьях рек изменения выражены более резко, так как крутизна наклона, объем потока и химический состав меняются здесь быстрее. Изменения в составе сообществ выражены, вероятно, более резко на протяжении примерно первых полутора километров, чем на протяжении последних 80—100 км реки.

Характерным примером может служить распределение рыб в реке. Шелфорд (1911а), а также Томпсон и Хант (1930) провели такое исследование в реках штата Иллинойс, где наклон русла потока не сильно меняется от истока к устью. Виды, обитающие в верховьях, обладали широким диапазоном приспособляемости и обнаруживались на всем протяжении реки, тогда как остальные виды занимали последовательные участки реки. Томпсон и Хант пришли к заключению, что число особей уменьшается от верховьев к устью, но размеры рыб при этом увеличиваются, в результате чего величина биомассы остается примерно постоянной. В табл. 42 показано распределение рыб в одной из рек в горах Вирджинии. Здесь отчетливые изменения связаны с очень крутым градиентом температуры, скорости течения (наибольшая — в верховьях) и pH. Низкие температуры и быстрое течение в верхней горной части реки ограничивают разнообразие рыб несколькими видами форели, дар-

ТАБЛИЦА 42

Распределение рыб в реке Литтл-Стони-Крик[1]

Станцин	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Величина pH	5,6	5,6	5,8	5,8	5,9	6,2	6,4	6,6	7,0	7,0	7,1	7,2	7,2	7,4
Температура, °C	15	15	16	16	17	18	18	18	18	19	19	20	20	21
Salvelinus f. fontinalis	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+				
Rhinichthys atratulus obtusus					+	+	+		+			+	+	
Catonotus f. flabellaris							+			+			+	+
Salmo gairdneri irideus								+	+	+	+	+	+	+
Cottus b. bairdii												+	+	+
Campostoma anomalum													+	+
Notropis albeolus														+
Rhinichthys cataractae														+
Catostomus c. commersonnii														+

[1] Из работы Бартона и Одума (1945). Станцни расположены примерно в 1,5 км одна от другой.

теров и мелких реофильных рыб. Смена видов в реке по направлению к устью не представляет собой непрерывного и однообразного процесса. Специфические условия и популяции могут вновь появляться через определенные интервалы, о чем свидетельствует непрерывное распределение некоторых видов.

При изучении курса экологии очень поучительно провести исследование по зональному распределению речных беспозвоночных. Станции обычно устраиваются в верховьях небольшой речки на определенном расстоянии друг от друга. Техника, используемая каждой группой для сбора материала, должна быть сравнимой. Результаты можно свести в таблицу, как, например, в табл. 42, а в дальнейшем подвергнуть различным видам градиентного анализа, описанным в гл. 6, разд. 3.

9. ИСТОЧНИКИ

Для экологов, изучающих водные местообитания, источники служат своеобразными природными лабораториями, в которых сохраняется постоянная температура. По сравнению с озерами, реками, морями и сушей источники характеризуются относительным постоянством химического состава, скорости течения и температуры. Поэтому, несмотря на малочисленность источников и небольшое пространство, занимаемое ими, изучение их чрезвычайно важно. Расчет метаболизма сообщества в одном из крупных источников Флориды обсуждался в предыдущих главах (см. в особенности гл. 6, разд. 1, и гл. 10, разд. 3). Подобные работы положили начало так называемому «трофодинамическому» подходу к исследованию экосистем.

Многие источники, такие, например, как крупные известняковые источники Флориды, находятся, по-видимому, в стационарном состоянии. Здесь происходит быстрый рост организмов, но сохраняется постоянство биомассы (Г. Одум, 1957). Обитающие в родниках организмы не изменяют окружающую среду и тем самым не вызывают сукцессии. Вода, свойства которой изменились вследствие фотосинтеза и дыхания, уносится вниз по течению, заменяясь новой водой с прежними свойствами. Это позволяет изучать сообщество в целом при известных и постоянных условиях. Создание подобного «хемостата» такой большой мощности в лаборатории практически невозможно из-за его высокой стоимости.

Известно несколько типов относительно изученных источников: 1) горячие источники (обычно с высокой соленостью) вулканических районов, таких, как Исландия, Новая Зеландия, запад США и Северная Африка; 2) большие источники с жесткой водой, температура которых соответствует средней температуре района, характерны для известняковых районов Флориды, Дании и Северной Германии; 3) мелкие источники с мягкой водой, пробивающиеся сквозь глинистые сланцы, песчаники и кристаллические породы. Из-за небольших размеров они в значительной мере подвержены влиянию окружающих условий, а обитающие в них сообщества почти полностью зависят от поступления органических веществ с суши (Тил, 1957).

Сообщества, обитающие в горячих источниках, представляют собой своеобразные устойчивые микромиры, находящиеся в экстремальных условиях. Это обстоятельство вызывает особый интерес к таким сообществам у биологов в связи с теориями происхождения жизни и возможностью жизни на других планетах (гл. 20). При изучении горячих источников были установлены верхние температуры выживания и распространения разных типов организмов (табл. 43).

Следует сделать два замечания относительно цифр, приведенных в таблице: 1) многие микроорганизмы могут очень недолго выдерживать

ТАБЛИЦА 43

Температуры выживания и распространения некоторых организмов

Организмы	Температура, градусы		Организмы	Температура, градусы	
	по Фаренгейту	по Цельсию		по Фаренгейту	по Цельсию
Бактерии	190	88	Простейшие	129	54
Сине-зеленые водоросли	176	80	Насекомые	122	50
			Рыбы	122	50

температуру выше 90 °С, но неизвестны виды, которые сохранялись бы продолжительное время при более высокой температуре, 2) оптимальные температуры всегда ниже (см. фиг. 43 и 45). Оптимум для сине-зеленых водорослей в горячих источниках Йеллоустонского парка 54 °С. При температуре 40—57 °С в горячих источниках Нижней долины гейзеров в Йеллоустонском национальном парке (штат Вайоминг) массы сине-зеленых водорослей образуют толстые подушки, поддерживающие уникальное сообщество. Это сообщество в настоящее время интенсивно изучается Р. Дж. Вигертом и М. и Т. Броками. К исследованиям активно привлекаются студенты (см. Брок, 1967а; Брок, Вигерт и Брок, 1969). В этой экосистеме сейчас обнаружены семь видов сине-зеленых водорослей (Myxophiceae), три вида мух-береговушек (Ephydridae), три вида мух-зеленушек (Dolichopodidae), три вида водяных клещей (Parasitengona), два вида комаров-звонцов (Chironomidae), один вид паразитических ос (Chalcididae) (Р. Дж. Вигерт, неопубликованные данные). Бактерии представлены многими одноклеточными формами, но здесь они далеко не так многочисленны, как в зонах с более высокой температурой. Основная пищевая цепь состоит из продуцентов — сине-зеленых водорослей, главного потребителя первичной продукции — мухи-эфидриды *Paracoenia turbida* и хищника первого порядка — мухи-зеленушки *Trachytrechus angustipennis*. Эта муха поедает и личинок, и взрослых особей *P. turbida*. Взрослые водяные клещи питаются яйцами мух, а молодь, так же как и личинки осы, паразитирует на личинках этих мух. Таким образом, эта простая экосистема горячего источника содержит все компоненты, необходимые для поддержания биотического баланса. Довольно странно, что мухи в общем-то не приспособлены специально к высоким температурам (оптимум от 30 до 35 °С). Яйца и личинки мух развиваются в прохладных участках, там, где подушки водорослей выступают из воды; взрослые избегают высокой температуры, бегая по поверхности этих подушек.

В постоянных условиях, свойственных большим источникам, можно по отдельности исследовать действия света и температуры. Так, было обнаружено (Туксен, 1944), что в горячих источниках Исландии температура воды на протяжении долгой зимы остается постоянной и благоприятной для роста водорослей, но для протекания процессов фотосинтеза оказывается слишком мало света. В результате этого плотность популяции водорослей зимой снижается, что влечет за собой и снижение численности животного населения как следствие недостатка пищи и кислорода. Сходный, но менее резко выраженный ритм, связанный с сезонными изменениями освещенности, наблюдается в источниках Флориды, температура которых постоянна (Г. Одум, 1957).

Состав сообщества в образующемся из источника ручье изменяется по мере изменения окружающих условий, так же как это происходит в любой реке от истока к устью (см. предыдущий раздел). Однако условия в каждом отдельном участке потока, образующегося из большого источ-

ника, остаются сравнительно более постоянными, что приводит к возникновению стационарных сукцессий. В потоках из горячих источников существует естественный экологический градиент температуры и солености.

Постоянная температура источников позволяет существовать в них организмам, которые нигде больше в данном районе не встречаются. Так, в источниках Германии живут арктические насекомые, поскольку летом здесь сохраняется низкая температура; организмы из более теплых климатических зон обитают в горячих источниках Исландии. Почти не приходится сомневаться в том, что на протяжении геологических периодов источники представляли собой убежища для водных организмов, переживших здесь изменения климата.

Количественные взаимоотношения между пресными поверхностными водами и циркулирующими грунтовыми водами, питающими источники и реки, показаны на фиг. 39, *Б*. Несмотря на то что запасы подземных вод в 10 раз превышают запасы поверхностных континентальных вод, они все же намного меньше количества воды в полярных ледяных шапках. Вопрос о скорости обмена подземных вод изучен пока еще недостаточно и нуждается в дальнейшем более подробном исследовании (удобный метод исследования с помощью трития упоминался в гл. 4, разд. 2), но все же можно сказать, что эта скорость значительно ниже, чем скорость обмена большинства поверхностных вод. Как это часто бывает, человек эксплуатирует эти бесценные запасы так, как если бы они были безграничными. Массированное выкачивание воды из подземных источников приводит вследствие низкой скорости водообмена к быстрому снижению уровня грунтовых вод. Поэтому следует запретить использование грунтовых вод в промышленных целях там, где в большом количестве доступна поверхностная вода, которую можно неоднократно использовать. Если же поверхностной воды недостаточно, то использовать подземные воды можно разрешать с условием ее непременного возврата в водоносные слои. Как уже говорилось, сохранение подземных вод имеет значительные преимущества по сравнению со строительством больших водохранилищ, поскольку такие водохранилища сильно страдают от потерь воды в результате испарения и нарушают к тому же ценные сельскохозяйственные и лесные ландшафты.

Глава 12

Экология моря[1]

1. МОРСКАЯ СРЕДА

В течение столетий море представало перед человеком как вечно волнующаяся стихия, которая сначала служила препятствием, а затем стала помощником в его попытках познать мир. К тому же люди узнали, что море, подобно суше и пресным водам, может служить источником пищи, но только сбор «урожая» моря сопряжен с большими усилиями. Биологов давно заинтересовало поразительное разнообразие жизни, которое они обнаруживали у берегов и среди коралловых рифов.

Изучение моря стало традиционной частью специальных курсов при изучении биологии. И тем не менее для всех, знакомых с морем, бóльшая его часть оставалась загадочным царством, в котором могли таиться всевозможные морские чудища. Только в 1872 г. корабль «Челленджер», один из первых кораблей, специально оборудованных для океанографических исследований, вышел в свое знаменитое плавание. С тех пор темпы исследования моря постоянно возрастали. Наряду с многочисленными океанографическими судами, в экипажах которых были представлены ученые самых разных национальностей, определенный вклад в изучение моря внесли морские береговые лаборатории. Особенно быстрый прогресс стал наблюдаться примерно с 1930 г., когда в употребление вошли сложные электронные устройства, подводные кинокамеры и телевидение, а также сети для скоростного взятия проб с больших глубин.

Изучение океана как физической и химической системы продвигалось значительно быстрее, чем его изучение как биологической системы. Гипотезы о происхождении и геологической истории океанов, вначале спекулятивные, приобрели прочную теоретическую основу. Определяющая роль океана в формировании климата и атмосферы планеты и в осуществлении основных круговоротов минеральных веществ была подчеркнута и достаточно хорошо обоснована в гл. 2, 3 и 4. По мере того как человек все плотнее заселяет континенты и исчерпывает их ресурсы, он, естественно, «обращается к морю» (как выразился А. Спилхауз) в поисках полезных ископаемых, пищи и даже жизненного пространства. Однако бóльшую часть водного пространства (и это явно подчеркивалось в гл. 3) можно уподобить полупустыне, которая не производит много пищи без больших дополнительных затрат энергии.

Окраины океанов, окружающих материки, представляют собой, по-видимому, основное место нахождения наиболее важных минеральных ресурсов. Такое размещение рудных осадков определяется путем,

[1] *Океанография* — это наука, изучающая океаны и моря во всех аспектах — физическом, химическом, геологическом и биологическом. *Морская экология* уделяет особое внимание целостности, или структуре, взаимоотношений между организмами и морской средой.

по которому шло переосаждение богатых рудоносных пород. Однако эти богатства не только не безграничны, но разработка их связана с серьезнейшим риском загрязнения среды (свидетельством этому служат учащающиеся случаи утечки нефти — см. Смит, 1968). По словам геолога П. Клауда (1969), «представление о „минералогическом роге изобилия" в море не более чем гипербола». И если международное сотрудничество в изучении моря и разведке его богатств развивается год от года, то вопрос о регулировании использования морских ресурсов практически остается на месте; поэтому сейчас настоятельно необходимы значительные сдвиги в международном морском законодательстве. Установленные экологические доказательства служат предостережением человеку. Океан следует рассматривать как составную часть всеобщей целостной системы, поддерживающей существование человечества, а не как инертный «склад запасов», который предназначен только для того, чтобы из него бесконечно черпали. Поэтому основные представления о море должны стать неотъемлемой частью культурного багажа любого человека.

Свердруп, Джонсон и Флеминг в 1942, а Хеджпет в 1957 г. опубликовали работы, которые наряду со сборником специальных, изданных под редакцией Хилла (1962—1963) статей до сих пор еще полезны для справок. Небольшие по объему работы Кокера (1947), Колмена (1950) и Мура (1957) также сохраняют свое значение в качестве вводных курсов для начинающих. Многие современные учебники по океанографии, например Дитриха (1963), Кинга (1967) и Вейля (1970), посвящены преимущественно физическим аспектам; сейчас нужна современная книга по биологической океанографии. Специальный выпуск журнала «Scientific American» (сентябрь 1969 г.) в полупопулярной форме знакомит нас с наукой об океанах. В этом выпуске Р. Ревелл рассказывает о захватывающей профессии океанографа: «Океанографы берут лучшее из двух миров — и моря и суши. Подобно многим морякам, они все еще находят величайшее удовлетворение, когда оказываются вдали от ближайшего берега, на одном из маленьких, замасленных и неудобных океанографических судов, порой попадая в жестокий шторм, а порой оставаясь наедине с теми удивительными днями в тропиках, когда море и небо — такие улыбающиеся и спокойные. Я думаю, главная причина здесь в том, что на корабле исчезают и прошлое и будущее. Мы не можем исправить ошибок, которые совершили вчера; планы на завтра бесполезны из-за неуправляемости моря и непредсказуемости судьбы корабля. Жить в настоящем — вот смысл жизни моряка» [1].

Ниже мы перечислим те характеристики морской среды, которые представляют наибольший интерес с экономической точки зрения.

1. Море занимает 70% поверхности Земли.

2. Глубина моря огромна (см. фиг. 156), и жизнь обнаруживается на всей этой глубине. В океане, по-видимому, не существует абиотических зон, однако вблизи материков и островов население значительно гуще.

3. Море непрерывно и не подразделяется подобно суше и пресным водам. Все океаны связаны друг с другом. Основными барьерами для *свободного передвижения морских животных служат температура*, соленость и глубина.

4. В море происходит постоянная циркуляция. Разница в температуре воздуха на полюсах и у экватора порождает сильные ветры, дующие на протяжении всего года в одном и том же направлении (пассаты). В результате совместного действия этих ветров и вращения Земли обра-

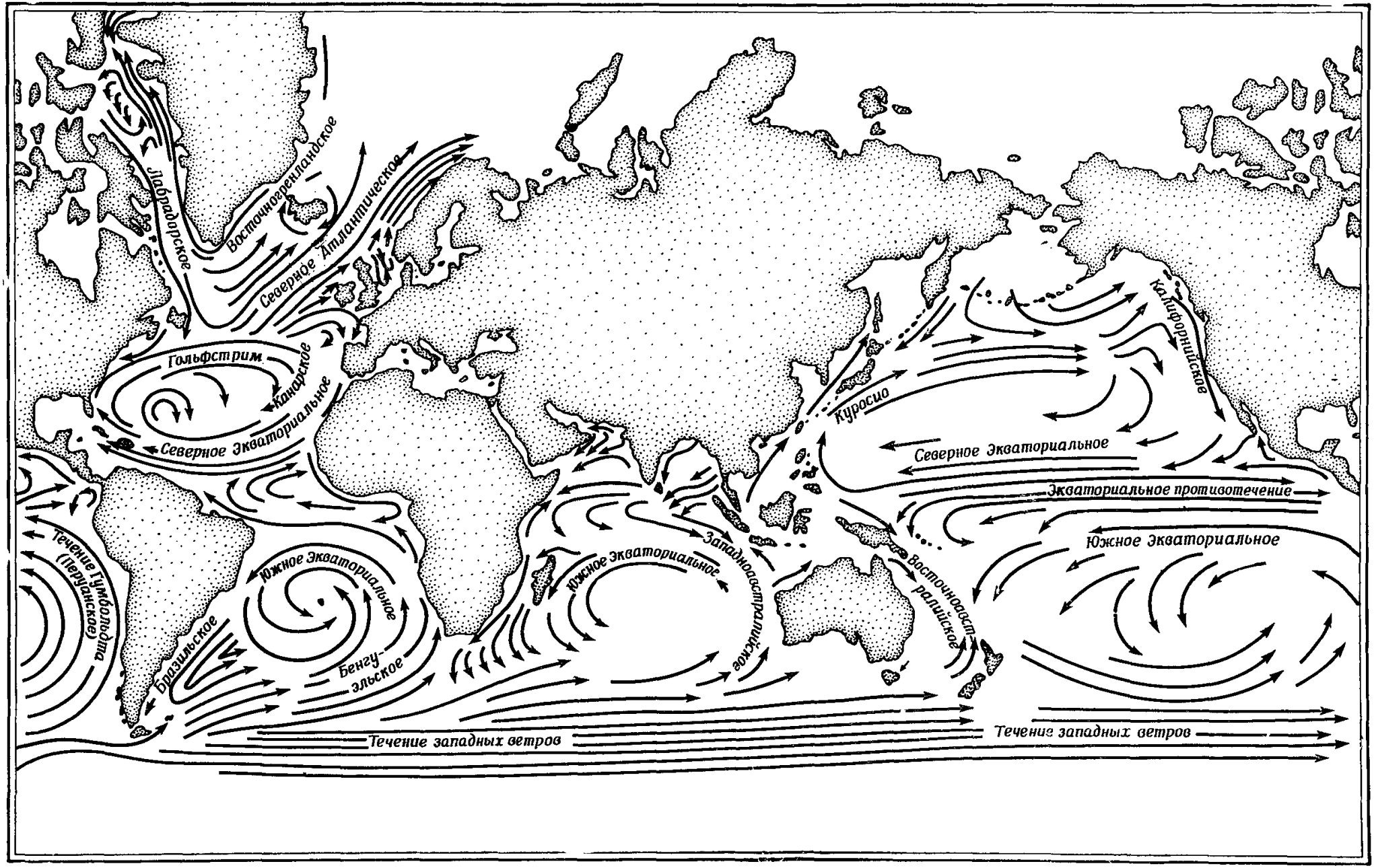
[1] R. Ravelle, The Ocean, «Scientific American», No. 9, 1969 (имеется русский перевод: «Океан», изд-во «Мир», М., 1971).

зуются определенные течения. Кроме таких поверхностных ветровых течений, имеются глубинные течения. Наличие глубинных течений обусловлено различиями в плотности воды, что в свою очередь обусловлено различиями в температуре и солености. Взаимодействие ветрового давления, сил Кориолиса, термохалинных течений и конфигурации бассейна очень сложно, и мы не будем на этом останавливаться (см. фон Аркс, 1968, или другие справочники по физической океанографии). Циркуляция в море настолько эффективна, что дефицит кислорода, или «стагнация», часто встречающаяся в пресноводных озерах, сравнительно редка в глубинах океана. На фиг. 153 показаны основные поверхностные течения мирового океана. Заслуживают внимания экваториальные течения, направленные к западу и востоку, и прибрежные течения, направленные к северу и югу. Хорошо известны Гольфстрим и Северо-атлантическое течение, которые несут теплую воду и смягчают климат высоких широт в Европе. Калифорнийское течение, напротив, несет на юг массы холодной воды, в результате чего образуется характерный для этого побережья пояс туманов. В общем основные течения действуют подобно гигантским мельничным колесам (или спирали), вращающимся по часовой стрелке в северном полушарии и против часовой стрелки в южном.

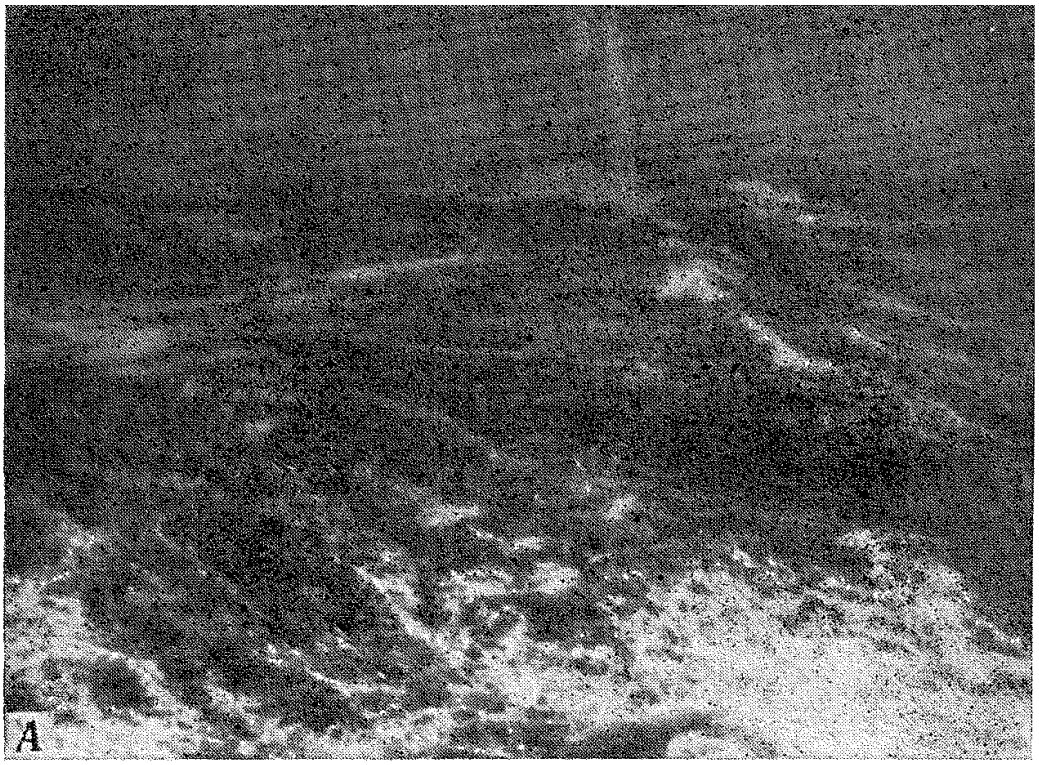
Большую роль в жизни океана играет процесс, названный *апвеллингом*. Он происходит там, где ветры постоянно перемещают поверхностную воду прочь от крутого материкового склона. В этих местах на поверхность поднимается холодная глубинная вода, богатая накопленными биогенными элементами. Наиболее продуктивные области океанов сосредоточены в районах апвеллинга, которые располагаются главным образом вдоль западных берегов континентов, о чем свидетельствует развитое здесь рыболовство. Один из богатейших районов мирового рыболовства приурочен к области поднятия холодных вод, образованной Перуанским течением (оценки вылова в этом районе приведены в табл. 13). Этот подъем вод поддерживает, кроме того, большие популяции морских птиц, откладывающих на прибрежных островах бесчисленные тонны богатого нитратами и фосфатами гуано. Там, где нет поверхностных течений, подъемов вод или глубинных течений, вызванных различиями температуры и солености в самой воде, трупы животных, остатки растений и другие органические вещества будут постоянно опускаться на глубину. Таким образом биогенные элементы выносятся из богатых продуцентами освещенных поверхностных слоев и на длительное время «теряются» в донных осадках (гл. 4).

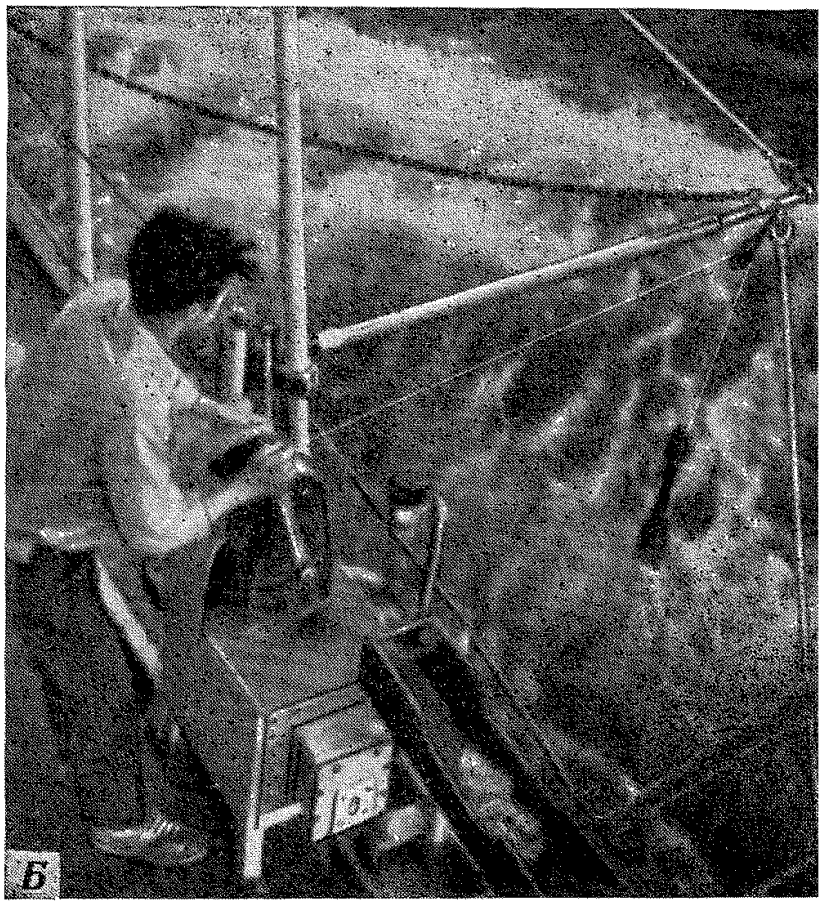
Определенный вклад в плодородие прибрежных районов моря вносит еще один тип перемещений воды, названный мною *аутвеллингом* (Ю. Одум, 1968а). Это явление имеет место там, где в море изливаются богатые биогенными элементами воды эстуариев (гл. 13).

5. На море господствуют разные волны (фиг. 154) и приливы, вызванные притяжением Луны и Солнца. Роль приливов особенно велика в прибрежных зонах, где жизнь часто чрезвычайно богата и разнообразна. Приливы обусловливают главным образом заметную периодичность в жизни этих сообществ, «заводя» лунные «биологические часы», обсуждавшиеся в гл. 8. Поскольку приливы повторяются примерно через 12,5 ч, то в большинстве мест они происходят дважды в сутки, смещаясь в каждые последующие сутки приблизительно на 50 мин. Каждые две недели, когда Солнце и Луна оказываются примерно на одной прямой (положение, называемое сизигием), силы солнечного и лунного притяжений складываются и амплитуда приливных колебаний достигает наибольшей величины. При этом приливы бывают особенно высокими, а отливы — особенно низкими. В середине этого периода, также с интер-



Фиг. 153. Основные поверхиостные течеиия Мирового океана.





Фиг. 154. Океан представляет собой экосистему, в которой основную роль играют физические факторы.

А Взаимодействие океана и атмосферы особенно важно в регуляции климата Земли. Это взаимодействие определяет также состав атмосферы *Б.* На борту океанографического корабля; прибор для взятия проб опускается в глубину

валом в две недели, разность уровней полной и малой вод бывает минимальной. Это так называемые квадратурные приливы, когда силы притяжения Луны и Солнца направлены под прямым углом друг к другу. Амплитуды приливов варьируют от менее чем 30,5 см в открытом море до 3,5 м в некоторых замкнутых заливах. На приливы влияют многие факторы, так что картина приливов может различаться в разных частях планеты. Самое первое, что должен сделать морской эколог при работе в прибрежной зоне, — это получить графики приливов и отливов для данной местности.

6. Одно из качеств морской воды — ее соленость. Средняя соленость (или содержание соли) составляет 35 весовых частей на 1000 частей воды, или 3,5%. Это обычно записывается так: 35‰ (=частей на тысячу, промилле; вспомните, что соленость пресной воды менее 0,5‰). Около 27‰ приходится на долю хлористого натрия, а остальное главным образом на соли магния, кальция и калия. Поскольку соли диссоциированы на ионы, химический состав воды указывают в ионах (табл. 44).

ТАБЛИЦА 44

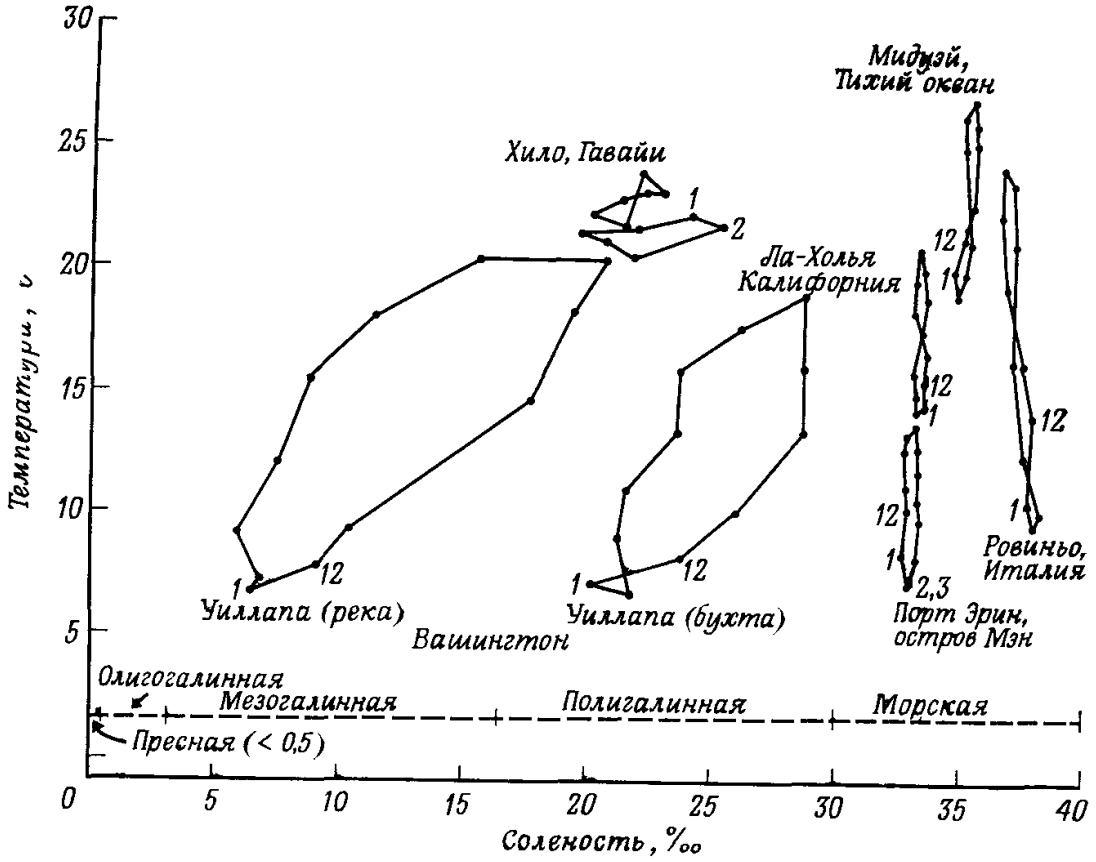
Содержание различных ионов в морской воде, г/кг

Положительные ионы (катионы)	Отрицательные ионы (анионы)	Положительные ионы (катионы)	Отрицательные ионы (анионы)
Натрий 10,7	Хлорид 19,3	Калий 0,4	Карбонат 0,007
Магний 1,3	Сульфат 2,7		Бромид 0,07
Кальций 0,4	Бикарбонат 0,1		

Соотношение различных компонентов в воде сохраняется фактически постоянным, поэтому общую соленость можно рассчитать по содержанию хлорида, которое определить легче, чем общую соленость. Таким образом, 19‰ содержания хлорида соответствует примерно 35‰ солености. Электрическая диссоциация катионов больше, чем анионов (примерно на 2,4 миллиэквивалента), этим определяется щелочная реакция морской воды (в норме pH=8,2).

Морская вода также сильно забуферена (устойчива к изменениям pH). Помимо перечисленных выше ионов, морская вода содержит, конечно, многие другие элементы (теоретически все известные). В их число входят биогенные элементы, которые часто встречаются в столь низких концентрациях, что становятся лимитирующими факторами в образовании первичной продукции (гл. 5, разд. 3 и 5). Все не отмеченные здесь элементы составляют менее 1%. Как и следовало ожидать, время пребывания для солей (объяснение этого термина дано в гл. 4, разд. 2) намного превышает время пребывания для воды (соответствующие величины имеют порядок 10^7 и 10^4 лет; см. Вейль, 1970).

Поскольку температура и соленость представляют собой наиболее важные лимитирующие факторы в море, рекомендуется откладывать на графике обе эти величины вместе. Полученные кривые называются гидроклимаграммами, они изображены на фиг. 155. Здесь каждый многоугольник характеризует некий конкретный район, каждая точка соответствует средней месячной температуре (отложена вдоль оси ординат) и солености (отложена вдоль оси абсцисс). Сравните эти графики с климаграммами температура — влажность для наземной среды (фиг. 52). Обратите внимание, что соленость на фиг. 155 варьирует в очень узких пределах в открытом океане, но подвержена значительным сезонным изменениям в солоноватых водах заливов и устьев рек. Организмы открытого океана обычно стеногалинны (устойчивы к изменениям солено-



Фиг. 155. Гидроклимаграммы температура — соленость для лиманных (солоноватых) и морских районов (Хеджпет, 1951).

Обратите внимание, что сезонные колебания температуры и солености отчетливо выражены в лиманах, тогда как соленость фактически неизменна в истинно морской среде. *1* — данные для января; *2* — данные для декабря.

сти в узких пределах; см. гл. 5, разд. 2), тогда как организмы прибрежных солоноватых вод в общем эвригалинны. Концентрация солей в жидкостях тела и тканях большинства морских организмов изотонична концентрации солей в морской воде, так что здесь не возникает проблем, связанных с осморегуляцией. Исключение составляют те случаи, когда соленость воды подвержена изменениям. У морских костистых рыб, как уже было описано (гл. 11, разд. 1), концентрация солей в тканях и крови понижена (т. е. они гипотоничны), однако она регулируется всасыванием воды в кишечнике и активной экскрецией солей через жабры.

7. Концентрация растворенных биогенных элементов низка и представляет собой важный лимитирующий фактор, определяющий размеры популяции. Если концентрации хлористого натрия и других солей измеряются в частях на тысячу, то нитраты, фосфаты и другие биогенные элементы так рассеяны, что их концентрации измеряются в частях на миллиард [1]. К тому же время их пребывания намного короче, так что концентрации этих жизненно важных биогенных солей сильно варьируют в разных местах и в разные сезоны. Несмотря на то что биогенные элементы постоянно смываются в море, как лимитирующие факторы они важны здесь не меньше, чем в наземной или пресноводной среде. В гл. 2 говорилось, что общая невысокая биологическая продуктивность открытых районов океана объясняется главным образом очень небольшим размером автотрофной зоны по сравнению с гетеротрофной, где происходит регенерация биогенных элементов. У океанического планктона развился, вероятно в качестве адаптации к таким условиям, уско-

[1] На практике концентрации биогенных элементов измеряют в микрограмм-атомах на литр или в миллиграмм-атомах на 1 м^3.

ренный цикл возобновления биогенных веществ. Этот цикл несколько отличается от описанного в гл. 4 (разд. 7 и фиг. 42) для мелководий и суши. Таким образом, низкая концентрация биогенных веществ не обязательно свидетельствует об их всеобщем дефиците. Эти вещества так необходимы организмам, что потребляются эффективно и могут изыматься из циклов сразу же по мере высвобождения. В свете современных данных классическое описание цикла биогенных веществ в море, которое так хорошо выполнил Харвей в 1955 г., нуждается сейчас в некоторых поправках (см. Помрой, 1970). Течения, как это было ранее отмечено, предотвращают постоянную потерю многих биогенных веществ, хотя углерод и кремний могут осаждаться на дно в виде раковин и створок.

Только в немногих местах, где с глубин поднимаются мощные потоки холодной воды, биогенных веществ бывает иногда так много, что фитопланктон не в состоянии их использовать (иными словами, биогенные вещества перестают быть лимитирующим фактором).

8. Парадоксально, но океан и некоторые обитающие в нем группы организмов старше океанического дна, поскольку тектонические и седиментационные процессы постоянно изменяют и обновляют его. Более того, морское дно, по-видимому, медленно расходится в стороны от срединно-океанических хребтов, раздвигая при этом материки. Несмотря на то что теория дрейфа континентов была высказана давно, только теперь она стала общепринятой среди геологов. Согласно этой теории, Северная и Южная Америка и Африка были когда-то соединены, а в результате их медленного расхождения значительно увеличивался бассейн Атлантического океана. Эта теория заинтересовала биологов, поскольку с ее помощью, по-видимому, можно объяснить некоторые особенности распространения животных. Меняются не только границы океанов; значительно колеблется уровень океана по мере увеличения и уменьшения ледников. Около 15 000 лет назад восточный берег США поднимался из моря примерно на 160 км восточнее. В гл. 2 мы говорили о том, что если бы все полярные льды растаяли, то значительные части материков оказались бы под водой.

2. МОРСКАЯ БИОТА

Морская биота разнообразна, поэтому было бы трудно перечислить доминирующие группы, как это было сделано для пресных вод (гл. 11, разд. 3). Кишечнополостные, губки, иглокожие, кольчатые черви и различные типы животных, отсутствующие или бедно представленные в пресных водах, оказываются очень важными в экологии моря. В обеих водных средах преобладающую роль играют бактерии, водоросли, ракообразные и рыбы, и здесь и там одинаково заметны диатомовые и зеленые жгутиковые водоросли и веслоногие ракообразные. Однако в море больше разнообразных водорослей (бурые и красные водоросли — преимущественно морские), ракообразных, моллюсков и рыб. С другой стороны, семенные растения (Spermatophyta) играют в море незначительную роль. Исключение составляют только взморник (*Zostera*) и немногие другие виды, растущие на мелководье. Насекомых в море нет (исключение составляют солоноватоводные бассейны), и ракообразные (с экологической точки зрения) играют роль «морских насекомых». Сравнение пробы морского планктона с такой же пробой, взятой в крупном озере, послужило бы прекрасной иллюстрацией огромного богатства морской биоты.

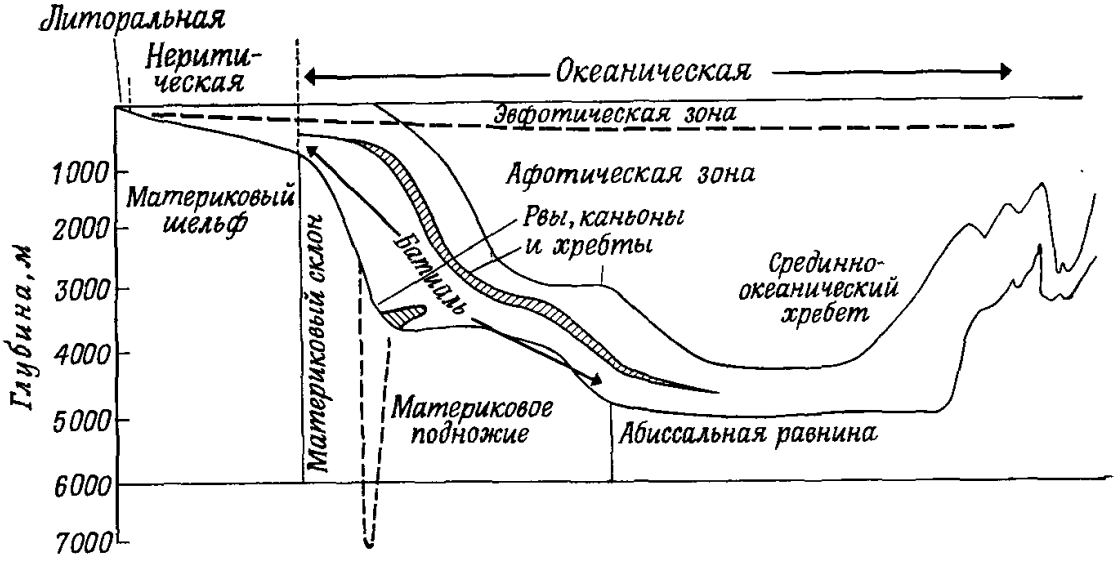
Некоторые из наиболее важных морских организмов изображены на фиг. 158. Они расположены на рисунке так, что видны их трофиче-

ские взаимоотношения и распределение по глубине, объединяющие всю биоту в одну огромную экосистему. На рисунке не показаны микропланктон и микробентос; о значении этих групп будет сказано ниже.

3. ЗОНАЛЬНОСТЬ В МОРЕ

В море существует зональность, подобная зональности в прудах и озерах (гл. 11, разд. 2). Однако для обозначения различных местообитаний здесь принято употреблять другие названия (фиг. 156). На фиг. 156 изображены также некоторые сложные формы рельефа морского дна, в их числе — срединно-океанические хребты, от которых, как предполагают, дрейфуют материки (разд. 1 этой главы). В зависимости от занимаемого местообитания население океана делят на планктон, нектон и бентос, подобно тому как это принято при описании пресноводных экосистем (гл. 11, разд. 2). Широко используется, кроме того, термин *пелагический*. Он объединяет планктон и нектон (который в море не имеет большого значения), т. е. все, что живет в открытых водах.

В общем материковый шельф простирается на некотором расстоянии вдоль берега, на границе шельфа дно круто обрывается вниз, образуя материковый склон; затем дно несколько выравнивается — это материковое подножие — и опускается к более глубокому и ровному ложу океана — абиссальной равнине. Мелководная зона шельфа называется *неритической* («прибрежной») зоной. Зональность в пределах *литорали* (приливно-отливная зона между отметками высокой и низкой воды) будет рассмотрена в следующем разделе. Область открытого океана вне материкового шельфа называют океанической. Материковому склону и подножию соответствует *батиальная зона*. Как показано на фиг. 156, она может быть геологически активной, пересеченной долинами и каньонами, подверженными действию подводных лавин и эрозии. Область океанических глубин, или *абиссальная область*, может находиться в разных местах на глубине от 2000 до 5000 м. Абиссальную область перерезают глубокие впадины и ущелья, глубина которых превышает 6000 м (эти очень большие глубины иногда называют хадалью). Бруун (1957а) назвал абиссаль «крупнейшей в мире экологической единицей». Несмотря на свою обширность, эта зона представляет собой все же неполную



Фиг. 156. Горизонтальная и вертикальная зональность в море (Хизен, Тарп и Юинг, 1959).

На поперечном разрезе в районе Западной Атлантики показаны некоторые геологические особенности строения морского дна: впадины (которые могут уходить в глубину более чем на 6000 м), каньоны, хребты, абиссальная равнина и срединно-океанические хребты, которые вздымаются подобно большим горным пикам.

экосистему, поскольку первичные источники энергии находятся далеко над ней.

Важная вертикальная зональность определяется проникновением света. Компенсационная зона (гл. 11, разд. 2) отделяет тонкую верхнюю эвфотическую зону (т. е. «продуцирующую» область) от неизмеримо большей толщи афотической зоны. Как показано на рис. 156, эвфотическая зона достигает больших глубин (до 100—200 м) в прозрачных водах океанической области. В более мутных (и богатых) прибрежных водах глубина эффективного проникновения света редко превосходит 30 м (фиг. 16). Океаническую часть афотической зоны иногда в свою очередь подразделяют на вертикальные зоны, как это показано на фиг. 158.

На фоне первичной зональности, основанной главным образом на физических факторах, отчетливо прослеживается вторичная зональность — как вертикальная, так и горизонтальная; эта вторичная зональность проявляется в распределении сообществ. Сообщества каждой первичной зоны, за исключением эвфотической, подразделяются на два достаточно четких вертикальных компонента — бентосный, или донный (бентос), и пелагический. В море, так же как и в крупных озерах, растительные продуценты представлены микроскопическим фитопланктоном, хотя крупные многоклеточные водоросли (макрофиты) могут иметь существенное значение в некоторых прибрежных районах. К первичным консументам, следовательно, относится преимущественно зоопланктон. Животные средних размеров питаются либо планктоном, либо образующимся из планктона детритом, а крупные животные в основном хищники. Имеется лишь небольшое число крупных животных, которые, подобно крупным сухопутным животным, таким, как олени, коровы и лошади, питаются исключительно растительной пищей.

В море в противоположность суше и пресным водам существует разнообразная и важная группа сессильных (прикрепленных) животных. Многие из них по своему внешнему виду напоминают растения, на что указывают такие названия, как *морские анемоны, морские лилии* и т. д. Зональность этих морских донных животных поражает подчас так же, как поражает зональность деревьев в горах. Эта зональность положена в основу классификации сообществ, подобной классификации крупных наземных растений. Проводя эту аналогию дальше, можно отметить, что прикрепленные животные в море, как и растения на суше, предоставляют убежища множеству мельчайших организмов. Здесь широко распространены комменсализм и мутуализм, представляющие собой важные типы взаимодействий между многими морскими видами (гл. 7). Прикрепленные морские животные и вообще представители бентоса неритической зоны в своем жизненном цикле обычно проходят пелагическую стадию. Таким образом, исходя из концепции сообщества, донное население нельзя считать самостоятельным типом сообщества, а следует рассматривать как часть зонального сообщества.

4. КОЛИЧЕСТВЕННОЕ ИЗУЧЕНИЕ ПЛАНКТОНА

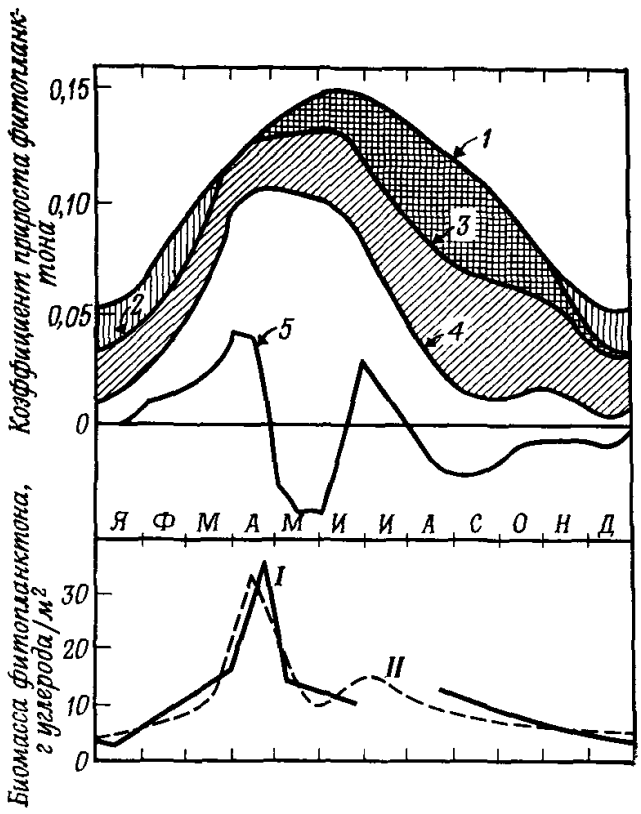
Планктон не только занимает ключевую позицию в экосистеме океана, но и служит подходящим объектом для количественных исследований. Множество работ по морской экологии посвящено изучению планктона. Дж. Томпсон в 1830 г. и вслед за ним И. Мюллер в 1845 г. стали пользоваться приспособлением, которое теперь называют планктонной сетью (название *планктон* не употреблялось до 1887 г.). Изучая жизненный цикл морской звезды, Мюллер протягивал в море мелкоячеистую сеть, чтобы поймать личинок этого животного. Ученый был поражен тем

огромным богатством жизни, которое ему пришлось при этом наблюдать. Мюллер заразил своим энтузиазмом Эрнста Геккеля, который, как и другие современные ему биологи, был потрясен, столкнувшись с этим новым миром, становившемся доступным после протягивания в воде «сети Мюллера». Так Мюллер и Геккель невольно стали первыми экологами, и именно Геккель в 1869 г. выдумал само слово *экология*!

Теперь планктонные сети делают обычно из прочного шелка или нейлона; их пряди прочно скрепляют, скручивая и связывая. В таких сетях бывает от 18 до 200 ячеек на дюйм. При количественных исследованиях применяются замыкающиеся сети, позволяющие вылавливать животных на определенных глубинах, при этом в улов не попадаются животные, встречающиеся в то время, когда сеть опускается или поднимается вверх. Замыкающаяся сеть, снабженная устройством, измеряющим объем профильтрованной воды, называется планктоночерпателем Кларка—Бампуса (названа по именам двух биоголов, занимавшихся изучением моря). Даже тончайшая шелковая сеть улавливает только часть биомассы планктона (*сетной планктон*). Мелкие фитопланктонные организмы, бактерии и простейшие, проходящие сквозь мельчайшие ячейки, относят к *наннопланктону* (нанно — карлик; обратите внимание, что эти же самые термины используются при описании планктонных обитателей пресных вод, см. гл. 11, разд. 2). Сетной планктон и наннопланктон называют еще (это, по-видимому, более подходящие названия) *макро-* и *микропланктон* соответственно.

Изучение взаимосвязи между метаболизмом и составом планктонного населения водных масс подтвердило то, что предполагалось долгое время (см. Аткинс, 1945; Найт-Джонс, 1951; Вуд и Девис, 1956), а именно: *наиболее важные фотосинтезирующие организмы представлены не относительно крупным сетным планктоном, но наннопланктоном, особенно крошечными зелеными жгутиковыми размером от 2 до 25 мкм.* Это утверждение, по-видимому, особенно справедливо по отношению к океанической эвфотической зоне, однако наннопланктон может играть решающую роль и в метаболизме прибрежных вод (Йентш и Райтер, 1959). Сказанное выше еще раз подтверждает принцип (впервые о нем говорилось в гл. 2), гласящий, что размер организмов не является надежным показателем его значения в системе, которая характеризуется малым временем оборота биомассы и высокой скоростью круговорота биогенных веществ. Мельчайшие жгутиковые (размером около 5 мкм) встречаются также в изобилии в афотической зоне на глубине 1000 м и более. Большинство из них бесцветны, но некоторые содержат хлорофилл. Это заставляет предполагать, что они питаются гетеротрофно по крайней мере в течение большей части времени, используя растворенное органическое вещество, которое было синтезировано в фотической зоне. Эти жгутиковые, возможно, образуют одно из ключевых звеньев пищевой цепи от первичной продукции в фотической зоне к зоопланктону и бентосу афотической зоны (другое звено может быть представлено опускающимися вниз агрегатами, сформированными из растворенных органических веществ; вопрос этот будет обсуждаться ниже). Работами Помроя и Иоханнеса (1966) было показано, что на долю наннопланктона может приходиться большая часть дыхания и фотосинтеза планктона. Они нашли, что в общем дыхании планктона из вод Гольфстрима и Саргассова моря доля жгутиковых, слишком мелких, чтобы быть пойманными планктонной сетью, составляет от 94 до 99%.

Из всего сказанного очевидно, что планктонная сеть может быть весьма полезна при ловле зоопланктона, а не фитопланктона. «Мягкое» (чтобы предотвратить поломку хрупких клеток) концентрирование планктона на мембранных фильтрах (так называемые миллипоровые



Фиг. 157. Теоретическое влияние на фитопланктон шести лимитирующих факторов (вверху).

Наблюдавшаяся (*I*) и вычисленная (*II*) плотности фитопланктона в течение одного годового цикла в водах Джорджес Бэнк против берегов Новой Англии (внизу) (Райли, 1952).
Лимитирующие факторы: *1* — свет и температура; *2* — вихревые потоки, которые выносят клетки из фотической зоны; *3* — дефицит фосфатов; *4* — дыхание фитопланктона и *5* — выедание зоопланктоном. Только весной и в конце лета условия благоприятствуют быстрому росту популяций.

фильтры) дает возможность получать более полноценные пробы (Добсон и Томас, 1964). Для того чтобы различить хлорофиллоносные и бесцветные, а также живые и мертвые клетки в концентрированных пробах, используется флуоресцентная микроскопия (Вуд, 1955). Основными методами, с помощью которых определяют первичную продукцию планктонной популяции, являются измерения количества хлорофилла и потребления углерода (гл. 3, разд. 3).

Из числа более специализированного оборудования следует упомянуть остроумное приспособление, названное планктоносборщиком Харди. Этот прибор может длительное время буксироваться за кораблем. Планктон попадает на ленту из тончайшего материала (например, газа), через которую фильтруется вода. На задней стороне прибора вращается пропеллер, благодаря чему лента непрерывно наматывается на барабан, находящийся внутри сосуда с фиксирующей жидкостью. Таким образом, получается проба в виде непрерывного разреза. Естественно, что прибор собирает преимущественно крупный зоопланктон, но результаты, полученные при изучении таких разрезов, оказались полезными для прогнозирования распределения и запасов промысловых рыб (Харди, 1958). С помощью такого рода исследования было показано, что для планктона характерно пятнистое распределение, причем скопления фитопланктона и зоопланктона иногда встречаются в разных местах. Это последнее наблюдение навело на мысль, что «взаимное исключение» животных и растительных компонентов планктона происходит в результате выделения антибиотиков. Однако частично это можно объяснить артефактом при взятии пробы; можно также предположить, что самые мелкие (и, следовательно, легко остающиеся незамеченными при просмотре пробы) представители зоопланктона процветают в гуще водорослей. Так как зоопланктон часто концентрируется вдоль границы цветения, представляется вероятным, что одни метаболиты водорослей отпугивают его, тогда как другие привлекают.

Следует отметить важные результаты, полученные Г. Райли и его сотрудниками (впервые опубликованные в монографии Райли, Стоммела и Бампуса, 1949; более поздние данные и математические модели приводятся в работах Райли, 1963 и 1967). Эти авторы показали, что обилие и сезонное распределение фито- и зоопланктона в любом районе можно предсказать при помощи определенной формулы, основанной на некоторых важных лимитирующих факторах среды и физиологических коэффициентах, которые определяются в лабораторных опытах. В очень

упрощенной форме выведенная ими формула для определения продукции фитопланктона выглядит так:

$$V_{ПФ} = V_{Ф} - V_{Д} - V_{ВФ} - V_{ПК} + V_{ВП},$$

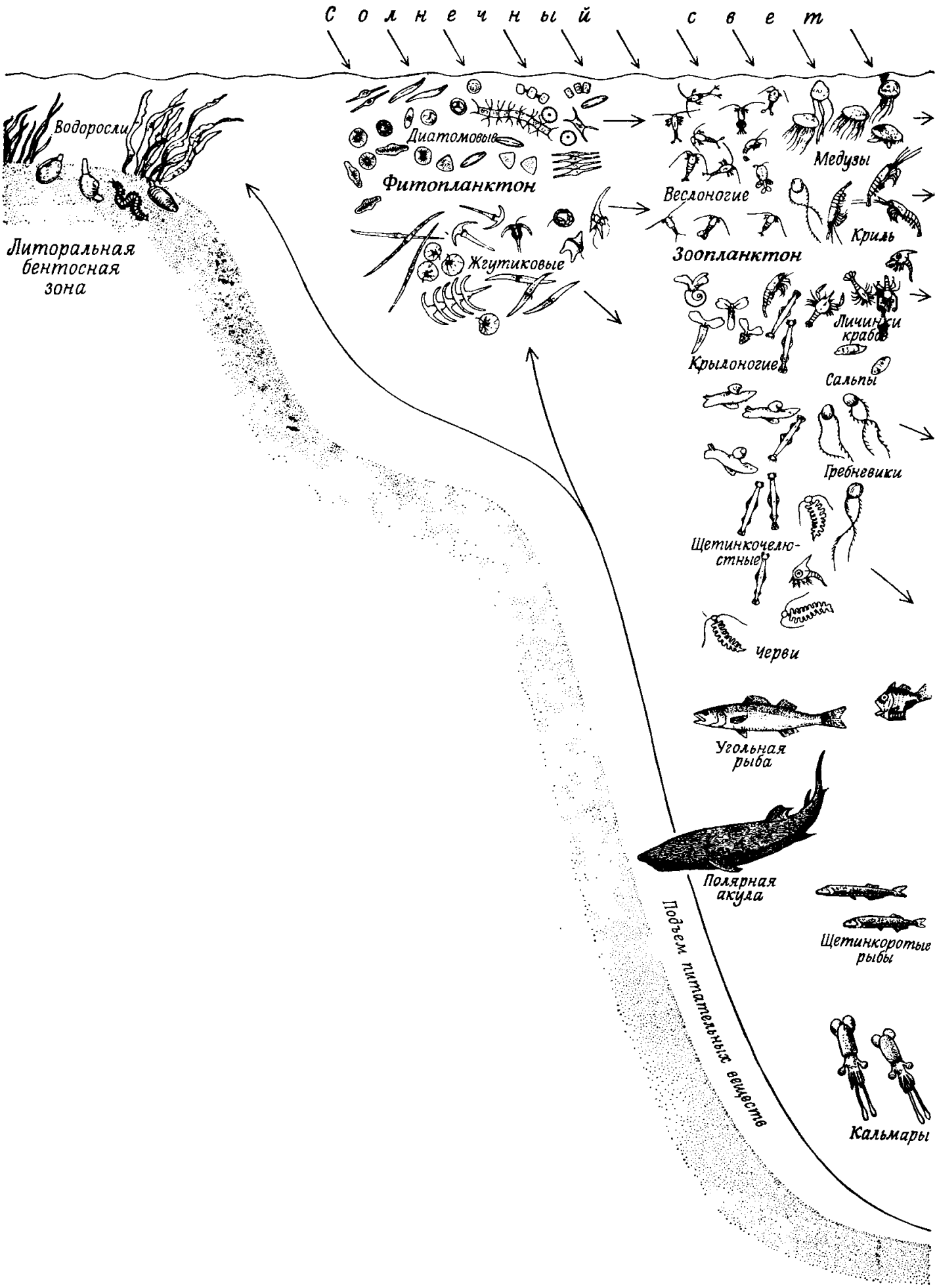
где $V_{ПФ}$ — скорость изменения плотности фитопланктона в единицу времени; $V_{Ф}$ — интенсивность фотосинтеза; $V_{Д}$ — интенсивность дыхания; $V_{ВФ}$ — интенсивность выедания фитопланктона растительноядными животными; $V_{ПК}$ — скорость погружения клеток; $V_{ВП}$ — скорость подъема вверх, обусловленная вихревыми потоками. Интенсивность дыхания зависит главным образом от температуры, а интенсивность фотосинтеза определяется преимущественно температурой, светом и концентрацией фосфатов. При известной плотности популяции растительноядных их «давление» определяется по данным, полученным на лабораторных культурах. Несмотря на сложность расчетов, ошибка в полученных результатах, если она и оказывается на самом деле, обусловлена погружением растительных клеток ниже эвфотической зоны. Величину ошибки можно определить по данным физической океанографии. Теоретически предсказанное действие шести основных лимитирующих факторов на фитопланктон одного района, а также наблюдавшиеся и вычисленные плотности показаны на фиг. 157. В общем разница между расчетными и фактически наблюдавшимися величинами не превышала 25%; для такой сложной ситуации такое близкое совпадение поистине замечательно. Значение модели Райли не ограничивается лишь практическим ее применением. Разумно выбрав только некоторые из многих включенных в систему факторов, можно строить полезные модели, позволяющие предсказывать сложные экологические ситуации. Это начало быстро распространяющейся области «системной экологии», рассматривавшейся в гл. 10.

5. СООБЩЕСТВА В МОРСКОЙ СРЕДЕ

На фиг. 158 изображены некоторые крупные и хорошо известные группы организмов, составляющих сообщества океана. В предыдущем разделе мы уже указывали, что эта картина не отражает истинного значения мелких организмов, столь важных в функционировании сообщества. В последующих разделах мы сначала рассмотрим сообщества литоральной и неритической зон, затем некоторые наиболее примечательные черты океанической зоны.

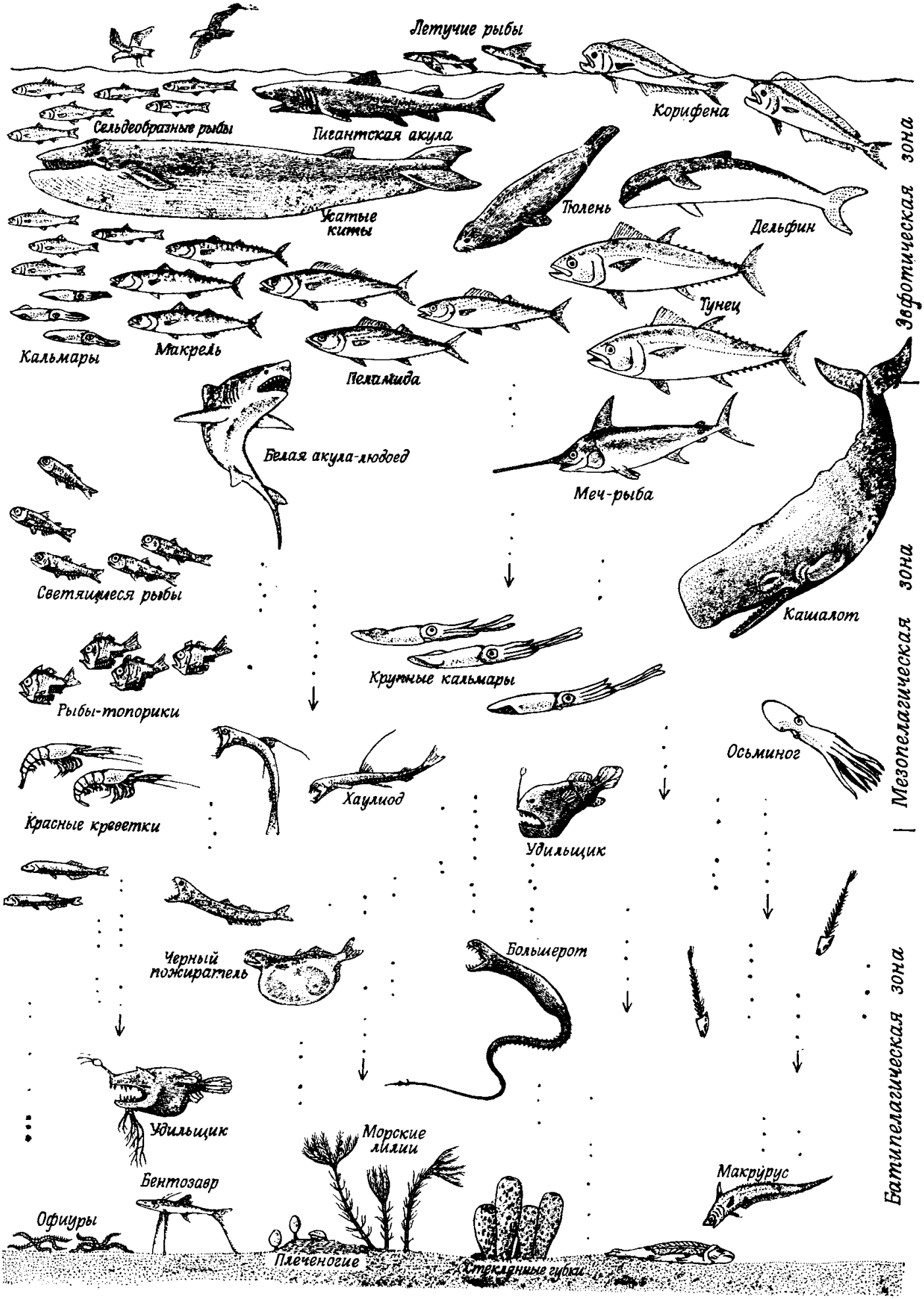
Состав сообществ континентального шельфа

Продуценты. Фитопланктонные *диатомовые и панцирные жгутиковые* доминируют почти повсюду в районе шельфа в трофическом уровне продуцентов, хотя, как уже упоминалось, микроскопические жгутиковые могут играть такую же важную роль. Это смешанная группа с неопределенной таксономией; раньше все эти организмы объединялись под общим названием *фитомастигина,* т. е. растительные жгутиковые. Представители всех трех доминирующих групп показаны на фиг. 159 и 160. Диатомовые преобладают в северных водах, а панцирные жгутиковые обитают главным образом в тропических и субтропических водах. Эта последняя группа объединяет одни из наиболее универсальных организмов в том смысле, что большинство из них функционируют не только как автотрофы, но некоторые виды могут быть факультативными сапротрофами и даже фаготрофами! Интенсивное размножение отдельных видов обусловливает возникновение «красных приливов», вызывающих гибель рыб (речь о них пойдет ниже, гл. 13, разд. 2). Панцирные жгутиковые



Фиг. 158. Морская биота (масштаб не соблюден).

Организмы расположены таким образом, чтобы показать основные трофические взаимоотношения му. Диаграмма не дает возможности судить о микропланктоне и доиной инфауне, значение ских остатков», который, как подчеркнуто в тексте, не может служить основным путем

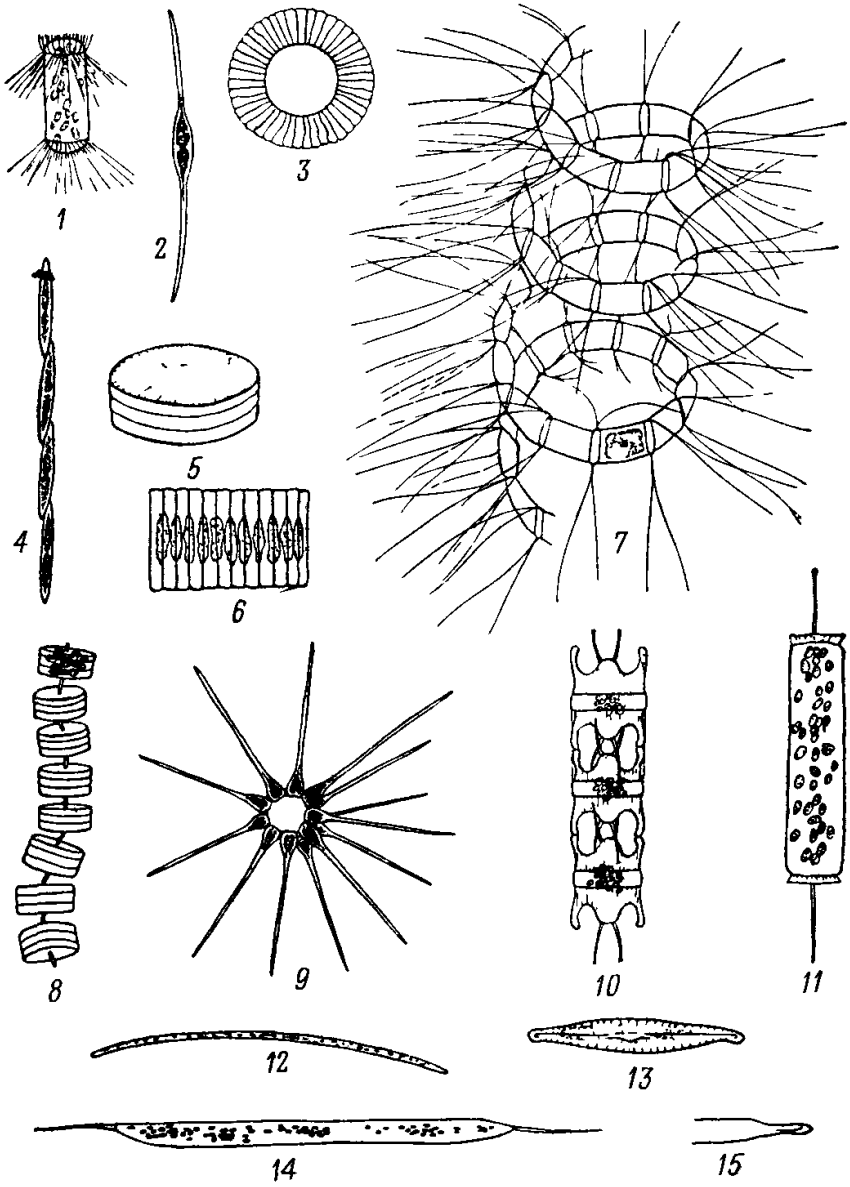


(«Scientific American», № 9, 1969).

и распределение по глубинам, объединяющие весь океанический бассейн в обширную экосисте-
которых описано в тексте. Точки и направленные вниз стрелки изображают «дождь органиче-
доставки пищи из эвфотической зоны в глубинные зоны.

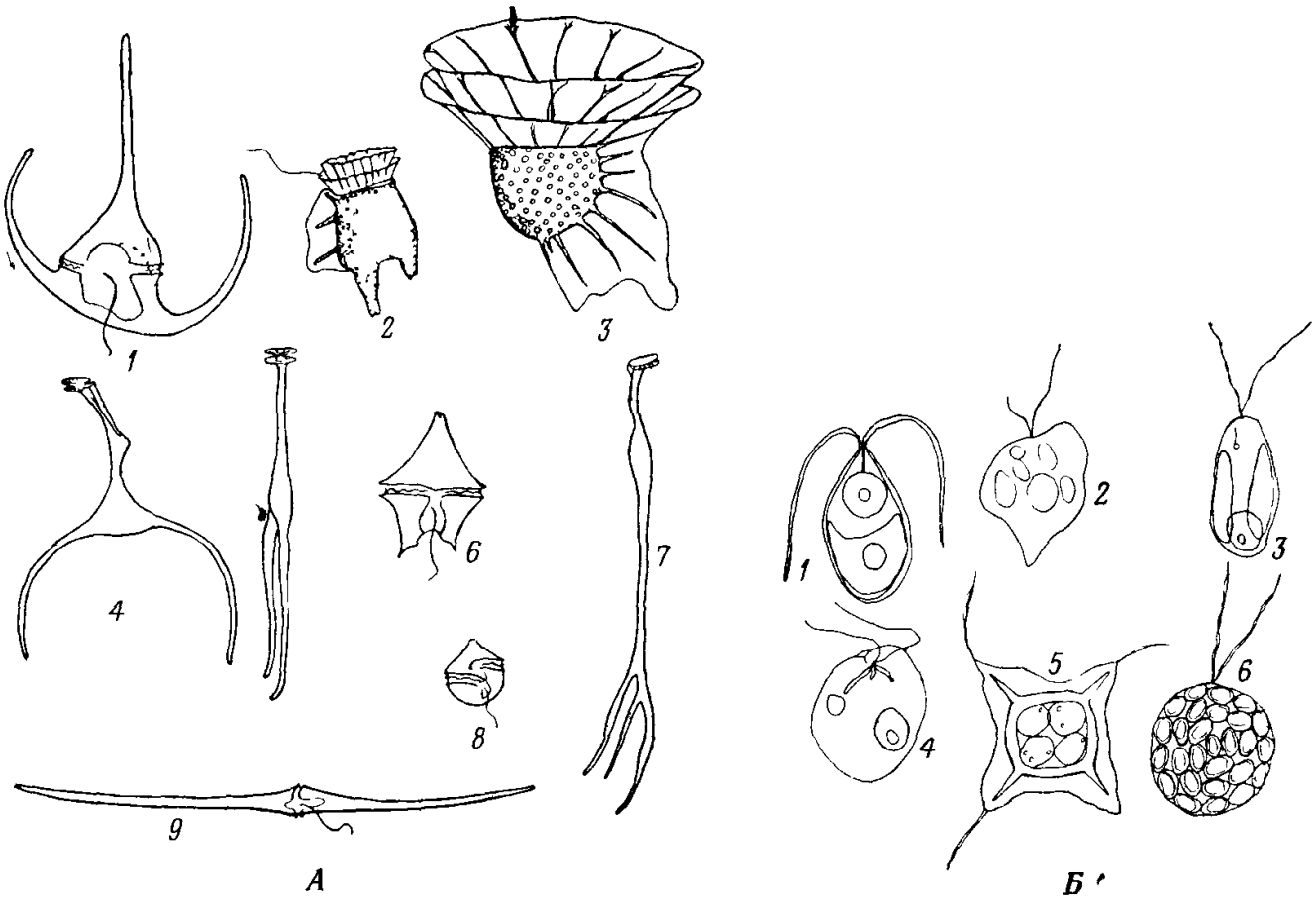
часто сменяют диатомовых в сезонных сукцессиях в умеренных широтах (как в озерах, так и в океане).

Около берега, особенно на скалистом и вообще твердом дне на мелководьях, важную роль местами играют крупные многоклеточные прикрепленные водоросли. Они прочно прикреплены посредством специальных органов (не корней) и часто образуют обширные «леса» или «сады ламинарий» сразу же ниже уровня отлива. Помимо *зеленых водорослей* (Chlorophyta), которые наиболее заметны и в пресных водах, эти виды принадлежат почти исключительно к *бурым* (Phaeophyta) и *красным* (Rhodophyta) водорослям. Распределение этих групп по глубине примерно соответствует тому порядку, в котором они были перечислены (самые глубоководные — красные водоросли). Бурая или красная окраска обусловлена пигментами, которые маскируют зеленый хлорофилл. В гл. 5 (разд. 5) было описано, что эти пигменты помогают поглощать зеленовато-желтый свет, который проникает на большие глубины. Некоторые из прикрепленных водорослей имеют экономическое значение; из них получают агар и другие продукты. Сбор урожая водорослей на скалистых берегах северных районов является постоянным



Фиг. 159. Фитопланктонные продуценты моря.

Диатомовые водоросли Нарисованы представители родов: *1 — Corethron; 2 — Nitzschia closterium; 3 — Planktoniella; 4 — Nitzschia seriata; 5 — Coscinodiscus; 6 — Fragilaria; 7 — Chaetoceros; 8 — Thalassiosira; 9 — Asterionella; 10 — Biddulphia; 11 — Ditylum; 12 — Thalassiothrix; 13 — Navicula; 14, 15 — Rhizosolenia semispina,* летняя и зимняя формы.



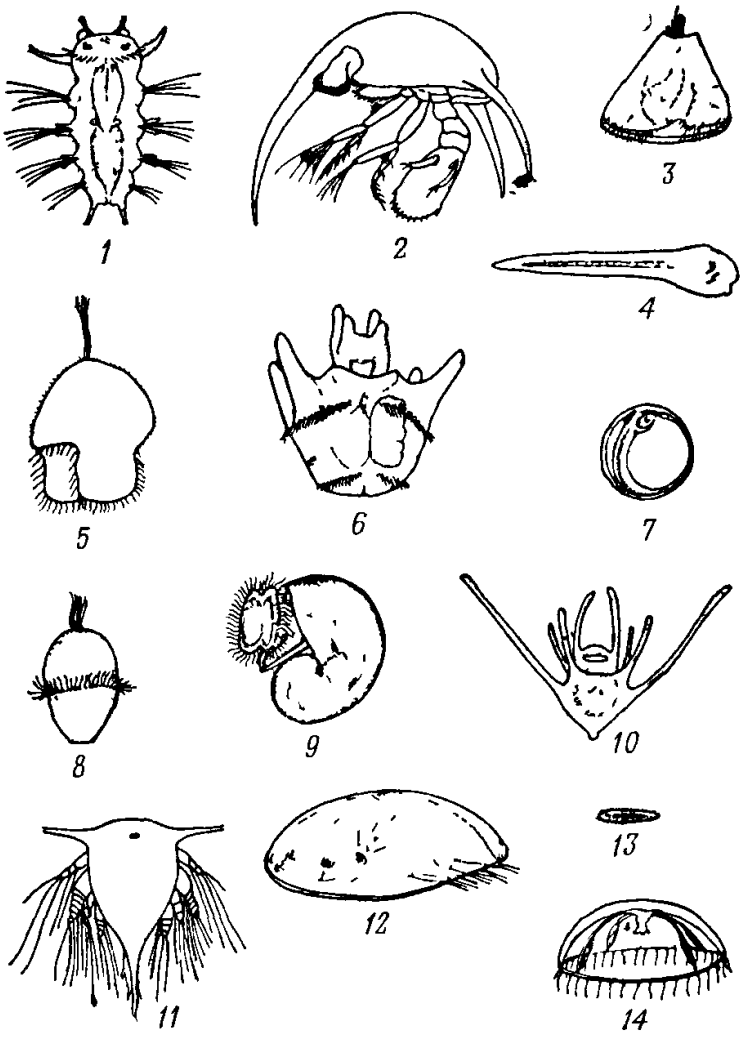
Фиг. 160. Фитопланктонные продуценты моря.

А. Панцирные жгутиковые *1 — Ceratium; 2 — Dinophysis; 3 — Ornithocercus; 4, 5 — Triposolenia* (вид спереди и сбоку); *6 — Peridinium; 7 — Amphisolenia; 8 — Goniaulax; 9 — Ceratium. Б.* Микрофлагелляты: *1 — Dunaliella* (фитомонады), *2 — Chloramoeba* (ксантомонады); *3 — Isochrysis* (хризомонады); *4 — Protochrysis* (криптомонады), *5 — Dictyocha* (силикофлагелляты); *6 — Pontosphaera* (кокколитофориды) Фиг. 159 и 160, *А* — из кн · Свердруп, Джонсон и Флеминг, Океаны, их физика, химия и общая биология, 1946, изд Прентис-Холл Инк ; фиг 160, *Б* — из кн . Вуд, Экология морских микроорганизмов, 1965, Чепмен и Холл, Лондон

промыслом, а в Японии некоторые виды водорослей культивируются как пищевые объекты.

Для неритического фитопланктона, по крайней мере в умеренных широтах, характерны сезонные вспышки размножения, подобные тем, которые возникают в эвтрофных озерах (ср. фиг. 157 и 148). Количественная оценка первичной продукции проводилась в гл. 3.

Консументы: зоопланктон. Различные животные представители планктона изображены на фиг. 158. Организмы, которые на протяжении своего жизненного цикла остаются в планктоне, относятся к *голопланктону,* или постоянному планктону. Веслоногие и более крупные ракообразные, называемые «крилем» (Euphausiidae), имеют большое значение как промежуточное звено между планктоном и нектоном. Тщательное и полное исследование важного рода веслоногих *Calanus* проведено Маршаллом и Орром (1955). Планктонные простейшие (на фиг. 158 не показаны) представлены фораминиферами, радиоляриями и инфузориями-тинтиннидами. Раковинки фораминифер и радиолярий представляют собой важную часть геологической летописи морских осадков. Другие постоянные зоопланктеры показаны на фиг. 158. Это крылоногие моллюски (Pteropoda и Heteropoda), очень маленькие медузы, гребневики (Ctenophora), пелагические оболочники (сальпы), свободноплавающие многощетинковые черви и хищные щетинкочелюстные (Chaetognatha). В отличие от планктона пресных вод (гл. 11, разд. 3) значительную часть морского прибрежного планктона составляет *меропланктон,* или временный планктон. Большая часть животных бентоса и нектона (на-



Фиг. 161. Личинки, составляющие временный планктон (мероплапктон) морей

1 — щетиконосная личинка кольчатого червя *Platynereis*; *2* — зоеа краба-крота *Emerita* *3* — цифонаутес мшанки *4* — хвостатая личинка прикрепленного оболочника, *5* — плидиум немертины, *6* — сформировавшийся плутеус морского ежа, *7* — яйцо рыбы с зародышем, *8* — трохофора многощетинкового червя; *9* — велигер брюхоногого моллюска, *10* — плутеус офиуры; *11* — науплиус морского желудя, *12* — циприс морского желудя; *13* — планула кишечнополостного; *14* — медузоидная стадия прикрепленного гидроида (Свердруп, Джонсон и Флеминг, Океаны, их физика, химия и общая биология, 1946, Прентис-Холл Инк.)

пример, рыбы) в личиночной стадии представляет собой крошечные формы, которые, прежде чем осесть на дно или превратиться в свободноплавающих животных, на различные периоды времени входят в состав планктона. Многие из этих временных обитателей планктона имеют специальные названия, указанные на фиг. 161. Как и следовало ожидать, в соответствии с размножением родительских популяций наблюдаются сезонные изменения мероплапктона. Эти периоды размножения у разных видов в значительной степени перекрываются, благодаря чему во все сезоны сохраняется некоторое количество мероплапктона.

Один из интереснейших аспектов экологии пелагических личинок — это их способность узнавать грунт, пригодный для жизни во взрослом состоянии. Уилсон (1952, 1958) экспериментально показал, что личинки некоторых донных полихет оседают не там, где придется, а руководствуясь особыми химическими условиями субстрата, к которому они адаптированы. Когда приближается время превращения в прикрепленную взрослую форму, личинка «критически исследует» дно. Если его химическая природа благоприятна, то личинка оседает, если нет — она будет продолжать плавать еще в течение нескольких недель. Метаболиты, выделяемые либо микроорганизмами, либо взрослыми животными, представляют собой два возможных источника «химических посредников», которыми руководствуется личинка при оценке типа грунта. Это проблема биохимической экологии, которая ждет своего решения.

Консументы: бентос. Как было отмечено в разд. 3, морской бентос характеризуется большим числом сессильных, или сравнительно неподвижных, животных, обнаруживающих четко выраженную зональность в прибрежных районах. В общем каждой из трех первичных зон — супралиторали, литорали и сублиторали — присущи строго определенные животные. Схематически это показано на фиг. 162. На одной границе рассматриваемой области, на уровне или выше уровня прилива, орга-

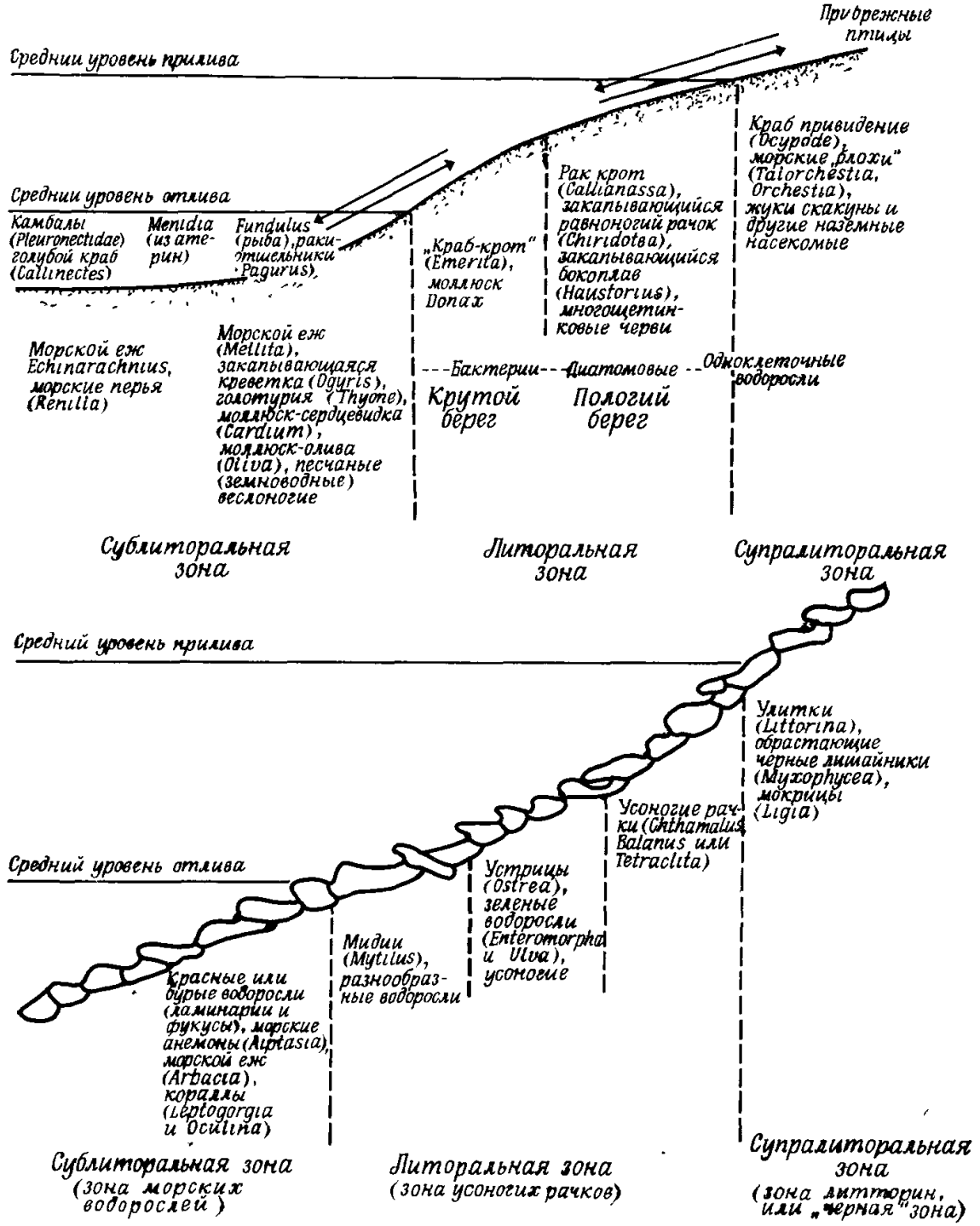
низмы должны быть способны противостоять высыханию и колебаниям температуры воздуха, так как они лишь непродолжительное время бывают покрыты водой или увлажняются брызгами. Напротив, в сублиторали они покрыты водой постоянно. Постоянные приливы и отливы на литорали создают градиент по времени пребывания в воде или на воздухе. Важно отметить, что здесь также может наблюдаться четкая вертикальная зональность бентоса. Для обозначения двух наиболее очевидных вертикальных компонентов широко используются два термина: *эпифауна,* к которой относят организмы, прикрепленные к поверхности или свободно передвигающиеся по ней, и *инфауна,* к которой относятся животные, либо закапывающиеся в субстрат, либо строящие трубки или норки. Эпифауна распространена повсюду на дне океана, но своего наибольшего развития достигает в литоральной зоне. Инфауна более полно развита в сублиторальной зоне и глубже.

В любом данном районе можно обнаружить ряд бентосных субсообществ, которые сменяют друг друга по мере удаления от берега и приближения к краю шельфа. Какие именно субсообщества будут обнаружены, зависит главным образом от характера грунта, т. е. будет ли он песчаным, скалистым или илистым. На фиг. 162 сравнивается разрез песчаного и скалистого берегов (искусственные волноломы и причалы сходны в этом отношении с естественными скалами) в районе Бофорта (Северная Каролина). Обозначены лишь самые заметные доминирующие формы, очень немногие из которых встречаются в том и другом местообитании. Наряду с более крупными животными и водорослями многочисленны одноклеточные и нитчатые водоросли, бактерии и мелкие беспозвоночные. На первый взгляд может показаться, что песчаный берег представляет собой более суровое местообитание, однако это впечатление обманчиво. Большинство крупных животных способны мгновенно закапываться в песок. Незаметны также диатомовые водоросли, бокоплавы и животные инфауны, обитающие среди песчинок. Интерстициальная фауна и флора, или «псаммон», упоминавшийся в гл. 11 (стр. 397), на берегу моря развиты даже лучше, чем на берегах озер или рек. Одна из замечательных подвижных песчаных диатомей, обладающая необычной фотосинтетической реакцией на свет, была рассмотрена в гл. 5 (фиг. 49).

Некоторые высокоспециализированные обитатели пляжей, зарывающиеся в песок, показаны на фиг. 163. Один из самых замечательных — краб-крот *Emerita.* Он может в течение нескольких секунд буквально «утонуть» в песке, двигаясь задним концом вперед. Питаются эти крабы, выставляя свои перистые антенны над поверхностью песка и собирая ими при наступлении прилива планктон из окружающей воды. Другие животные, такие, как черви, заглатывают песок и детрит, попадающий в их норки; в кишечнике происходит извлечение пищевых материалов.

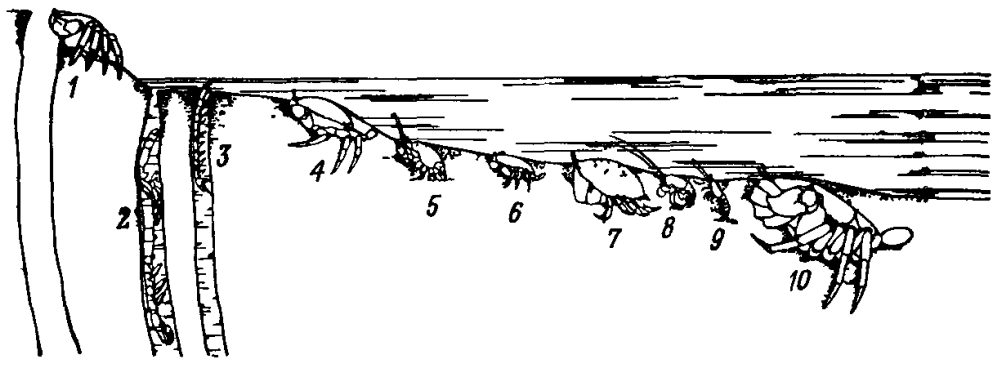
На фиг. 164 показано, как выбирают местообитания моллюски на границе песка и ила. Представители инфауны часто точно реагируют на размер частиц, или «текстуру» грунта. Определив соотношение песок — ил — глина, можно предсказать ожидаемые здесь формы животных. На границе песка и ила наблюдаются интересные изменения способа добывания пищи бентосными организмами; в песке и на его поверхности преобладают фильтраторы, тогда как на илистых грунтах наиболее обычны формы, питающиеся осадками.

Хотя на фиг. 164 описан один определенный район, такое же в общем распределение можно обнаружить на любом берегу, с той лишь разницей, что виды будут другими. На каменистых берегах, например, выявляются три отчетливо заметные зоны: зона литторин (верхняя ли-



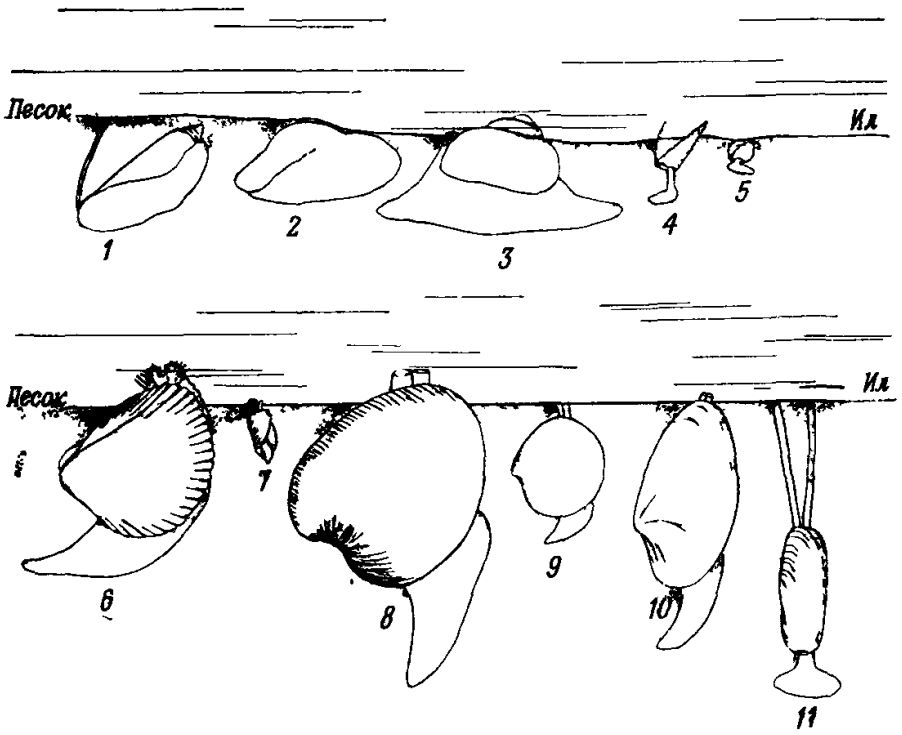
Фиг. 162. Схематический разрез песчаного берега (вверху) и скалистого берега (внизу) у Бофорта, Сев. Каролина.

Показаны зоны и характерные доминирующие формы (Верхняя диаграмма — Пирс, Хемм и Уортон, 1942; нижняя — Стефенсон и Стефенсон, 1952)



Фиг. 163. Роющие ракообразные в песке иеритической зоны в положении покоя.

1 — Ocypode; 2 — Callianassa; 3 — Lysiosquilla; 4 — Arenaeus; 5 — Emerita; 6 — Ovalipes; 7 — Calappa; 8 — Lepidopa; 9 — Ogyris; 10 — Callinectes.



Фиг. 164. Роющие брюхоногие (вверху) и двустворчатые (внизу) моллюски неритической зоны, характерные для песчаного (слева) и илистого (справа) дна (Пирс, Хемм и Уортон, 1942).

1 — Oliva; 2 — Simun; 3 — Polinices; 4 — Terebra; 5 — Nassarius; 6 — Cardium; 7 — Donax; 8 — Venus, 9 — Dosinia; 10 — Macrocallista; 11 — Tagelus.

тораль), зона морских желудей или мидий и зона водорослей — макрофитов (нижняя литораль). Описания и фотографии этих зон в разных частях земного шара приводятся в работах Т. Стефенсона и А. Стефенсон (1949, 1952). Не нужно впадать в заблуждение и думать, судя по названиям этих зон, что их обитатели представлены либо только животными, либо только растениями. На самом деле в зонах литторин и морских желудей в изобилии встречаются водоросли (мелкие и неприметные), а в зоне макрофитов обитает множество животных. На фоне заметных структурных изменений в пределах литорального градиента существует некий «функциональный гомеостаз», о чем свидетельствуют незначительные различия в общем содержании хлорофилла на 1 м^2 в этих трех зонах (табл. 45). Литораль представляет собой удобное место для практических занятий по изучению взаимоотношений структуры и функции сообщества. Организмы здесь легко поддаются учету (большинство их неподвижны), отдельные пробы из целого сообщества можно поместить в темные и светлые склянки или взять в лабораторию для определения метаболизма. Каменистая литораль удобна также для экспериментального исследования взаимодействия физических факторов с конкуренцией и хищничеством при сформированной структуре сообщества, как это было описано в гл. 7 (см. фиг. 108).

В более глубоких водах неритической зоны популяции не образуют концентрических зон, для распределения их характерна скорее пятнистость или мозаичность. Классическими работами в этом направлении являются исследования Петерсена (1914—1918), всесторонне изучавшего бентос неритических вод в важном районе рыболовства между Данией и Норвегией. Он обнаружил, что в этом обширном районе существует восемь первичных «ассоциаций», в каждой из которых доминирует один или несколько видов. Изучение бентосных сообществ было продолжено на материале со всего мира Торсоном (1955), который нашел, что названные им «параллельными» донные сообщества засе-

ТАБЛИЦА 45

Содержание хлорофилла в трех основных зонах скалистой литорали Вудсхола, Массачусетс[1]

Зона	Величина биомассы	Доминанты		Хлорофилл, А г/м²
		растения	животные	
Супралитораль, или зона литторин	Очень незначительная	*Calothrix*[2]	*Littorina*	0,50
Зона морских желудей	Средняя	*Gomontia*[3], *Rivularia*[2], *Fucus*[4]	Морские желуди (*Balanus* и *Chthamalus*)	0,87
Зона водорослей	Большая	*Chrondris* и другие виды бурых и красных водорослей	Многочисленные виды моллюсков и ракообразных	1,07

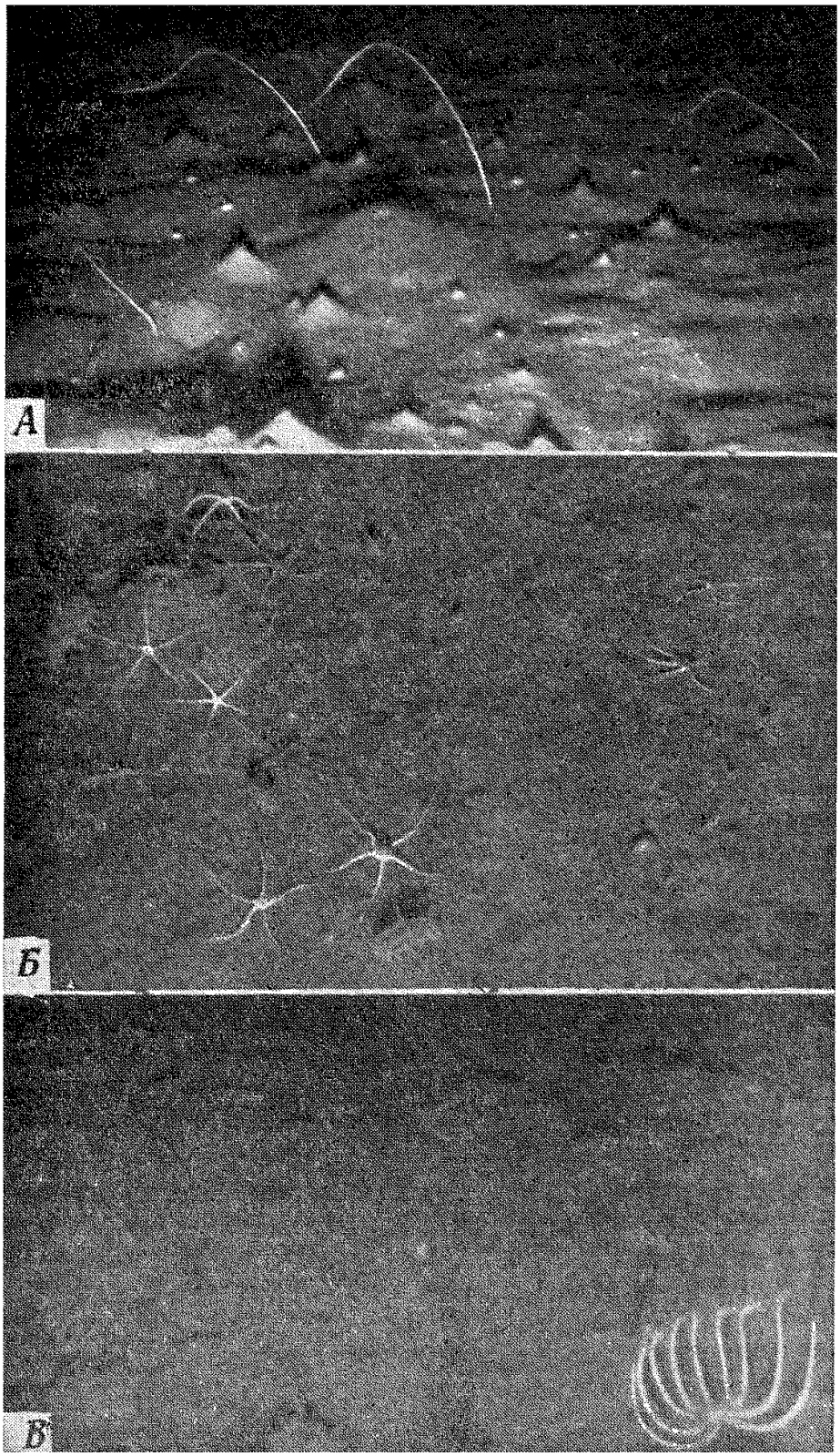
[1] Хотя различия в содержании хлорофилла между зонами статистически значимы, разница всего в два раза представляет собой удивительный контраст в сравнении с многократными различиями биомасс и совершенно разным видовым составом. (Данные из Гиффорд и Ю. Одум, 1961.)
[2] Сине-зеленые водоросли.
[3] Зеленая водоросль.
[4] Бурая водоросль.

ляют грунт одинакового типа на сходных глубинах в удаленных друг от друга географических районах. Более того, в этих параллельных сообществах часто доминируют виды одного и того же рода. Например, руководящей формой бентоса на мелководьях со смешанным песчано-илистым дном часто бывает моллюск *Macoma*, независимо от того, где проводятся исследования — в Балтийском море или у западного побережья Северной Америки. Точно так же на песчаном дне мелководий могут доминировать моллюски из рода *Venus*, а глубже, на илистом дне — офиуры из рода *Amphiura*. Такой вид экологической равноценности в общих чертах обсуждался в гл. 6.

Казалось бы высокая численность хищников не должна быть чертой, характерной для многих донных сообществ океана. Торсон, однако, обнаружил, что многие хищники, такие, как офиуры, во время размножения долго не питаются, позволяя, таким образом, пелагическим личинкам моллюсков и других жертв осесть и вырасти до таких размеров, когда они уже менее доступны для выедания. Здесь мы вновь встречаемся с примером того, что данные, свидетельствующие только о величине биомассы, сами по себе не могут создать правильного представления о событиях, происходящих в сообществе.

Развитие подводной фотографии расширило наши знания о морских донных сообществах не только континентального шельфа, но и более глубоких вод. На фиг. 165 показаны три фотографии, сделанные на все увеличивающихся глубинах. На фотографиях видны животные, которых еще никто не видел до сих пор. Кроме того, эти фотографии дают возможность оценить плотность популяций крупных представителей эпифауны в нетронутой среде. Все же даже на самых четких фотографиях мы не можем увидеть инфауны, которая в мягких осадках, покрывающих большую часть дна океана, вероятно, более важна.

Оценивая значение более мелких обитателей бентоса, мы сталкиваемся с такой же ситуацией, как при оценке планктона. По мере того как растут наши знания об этих крошечных обитателях дна (особенно большой вклад внесли исследования 60-х годов), перед нами встает необходимость переоценить их значение. Например, Сандерс (1960, 1968), применив усовершенствованный трал и более тонкое сито для сортировки улова, открыл множество мелких представителей инфау-



Фиг. 165. Фотографии дна океана (получены при помощи специальной подводной камеры, бентографа) на трех разных глубинах у Южной Калифорнии (желоб Сан-Диего) (Эмери, 1952).

А. Глубина примерно 90 м Заметны многочисленные морские ежи (вероятно, *Lytechinus*), которые выглядят шаровидными, светлоокрашенными телами, и длинные изогнутые морские перья (вероятно, *Acanthoptilum*). Конические выбросы осадков образованы роющими морскими червями у входа в норку. *Б.* Глубина примерно 1100 м Вертикальная фотография морского дна (площадь 3,5 м^2), которое в этом месте состоит из зеленого нла, содержащего много органического вещества. Заметны многочисленные офиуры (Ophiuroidea) и несколько крупных голотурий (Holothuroidea). (Вид голотурий не определен, поскольку их никогда не ловили драгой, а видели только на фотографиях морского дна[1]) *В* Глубина примерно 1330 м. На переднем плане справа видны десять щупалец, принадлежащих, вероятно, морской лилии из коматулид (родственное морской звезде животное, которое прикрепляется к дну при помощи стебелька). Трубки мелких червей и офиуры усеивают поверхность, слева на переднем плане можно видеть двух голотурий. Поверхность дна изрыта в результате непрерывной активности роющих животных. Нижний край фотографии соответствует расстоянию около 6 футов.

ны — полихет, ракообразных, двустворчатых и других беспозвоночных, которые прежде не попадались. Как и следовало ожидать, основываясь на уменьшении продуктивности с увеличением глубины, плотность бентоса в мягких осадках снижается по мере увеличения глубины (от 6000 особей на 1 м^2 на шельфе до 25—100 на абиссальном ложе), но видовое разнообразие в абиссали оказывается большим, чем на шельфе (Сандерс и Хесслер, 1969). Этот основной вывод подтверждает теорию о том, что разнообразие связано со стабильностью и не зависит от продуктивности. Данные, иллюстрирующие это положение, представлены графически на фиг. 68. *А*.

Консументы: нектон и нейстон (объяснение этих терминов дано в гл. 11, разд. 2). Кроме рыб, к группе активных пловцов и обитателей поверхности относятся крупные ракообразные, черепахи, млекопитающие (киты, тюлени и т. д.) и морские птицы. Каждое животное из этой группы занимает обычно (но не обязательно) обширную территорию, как это вообще характерно для вторичных и третичных консументов. Тем не менее распределение нектона (и даже птиц) ограничено такими же «невидимыми барьерами», создаваемыми температурой, соленостью и питательными веществами и даже типами дна, как и распределение организмов, менее способных к активному передвижению. Хотя индивидуальные ареалы у представителей нектона могут быть велики, но, как это ни странно звучит, географическое распределение видов может быть более узким, чем у многих беспозвоночных.

Как показано на фиг. 162, *Menidia, Fundulus* и камбалы представляют собой характерных обитателей нижней границы литорали среднеатлантического побережья. Эти и другие обитающие здесь виды перемещаются вместе с приливом и отливом и питаются литоральным бентосом, когда литораль покрыта водой. Таким же образом передвигаются по литорали прибрежные птицы, выискивая оказавшуюся на воздухе добычу. Удивительно, что после таких чередующихся нашествий с суши и с моря здесь еще сохраняется какая-то жизнь! Камбалы и скаты — наиболее специализированные донные рыбы, тело и окраска которых сливается с песком и илом. Камбалы (некоторые виды) замечательны своей способностью менять окраску и «подбирать» соответствующий фон.

Кроме бентосоядных, в неритических сообществах встречаются планктоноядные рыбы. Особенно большое значение имеют представители семейства сельдевых (Clupeidae), в том числе сельдь, менхаден, сардины и анчоусы. Планктон отцеживается из воды посредством «сети», образованной жаберными тычинками. Поскольку даже тончайшее фильтрующее приспособление, подобное тонкой шелковой сети, не улавливает большую часть фитопланктона, взрослые рыбы питаются преимущественно зоопланктоном и являются, следовательно, вторичными консументами. Результаты отдельных исследований показывают, что, когда рыба проплывает какое-то пространство, ее улов отличается от улова, который можно получить на этом же пространстве с помощью сети. По-видимому, рыба способна избирательно отбрасывать некоторые формы и активно разыскивать другие. Виды планктоноядных рыб могут, таким образом, избегать конкуренции не только благодаря различиям в размерах «ячеек» их фильтров, но также благодаря любым различиям в механизмах активной избирательности.

Некоторые придонные рыбы откладывают икру на дно и охраняют ее, как это делают многие пресноводные рыбы, но большинство морских рыб, включая более многочисленные пелагические виды, откладывают огромное количество плавающей икры (плавание облегчается благодаря капелькам жира и другим приспособлениям) и больше не обращают на

нее никакого внимания. Важными являются две другие особенности пелагических рыб: 1) их тенденция к образованию скоплений, или стайность — несомненно, ценное приобретение в лишенной укрытий открытой воде, и 2) их тенденция совершать определенные сезонные миграции. Миграции можно частично объяснить тем, что яйца и позже личинки беспомощно дрейфуют по течению до тех пор, пока рыба не станет достаточно большой, чтобы совершить обратное путешествие к месту размножения.

Все крупное промысловое рыболовство мира почти полностью сосредоточено на континентальном шельфе или недалеко от него [1]. Мы уже указывали, что самая высокая первичная продуктивность характерна для районов поднятия глубинных холодных вод. Поэтому и не удивительно, что промысловое рыболовство в этих районах развито сильнее всего. Хотя важными в промысловом отношении являются многие рыбы, основная часть мирового улова состоит из относительно небольшого числа видов. На побережье Атлантики, например, основные промысловые рыбы на севере — это сельдь, треска, пикша и палтус, тогда как южнее добываются кефали, морские каменные окуни, горбыли и королевская макрель. В статистической сводке ФАО за 1967 г. (см. Холт, 1969) перечисляются (в порядке веса общего вылова) следующие шесть видов, составляющих половину мировой добычи морских рыб: перуанский анчоус, атлантическая сельдь, атлантическая треска, макрель, минтай и южноафриканская сардина. Другие важные группы представлены камбаловыми (включая морской язык, камбалу и палтусов), лососевыми и тунцами (включая бонито). Треска, минтай и камбалы — донные рыбы, добываемые тралом; рыбы остальных групп добываются в поверхностных водах сетями или неводами разных типов. Обратите внимание, что большинство этих рыб питается планктоном (пищевая цепь относительно короткая). Об основных районах мирового рыболовства, уловах в них и прогнозах на будущее будет сказано в гл. 15 (см. также табл. 12 и 13).

Кроме хищных рыб, таких, как акулы, важными третичными консументами в море являются морские птицы. Морские птицы, а также тюлени и морские черепахи, несомненно, представляют собой связующее звено между сушей и морем, поскольку размножаться они должны на суше, а пищу добывать в море. Следовательно, эти дышащие воздухом животные точно так же входят в пищевые цепи моря, как рыбы и беспозвоночные, которыми они питаются. В гл. 4 (фиг. 33 и 34) упоминалось о роли птиц в «завершении» круговоротов азота и фосфора. Подобно истинно морским животным птицы скапливаются у берегов, и особенно в продуктивных районах. Береговые птицы часто встречаются в супралиторальной и литоральной зонах; бакланы, нырки и пеликаны — в сублиторальной зоне, а разные виды буревестников — далеко от берега в неритической зоне. У птиц можно проследить даже вертикальное распределение областей питания в воде, как было показано на фиг. 104.

Бактерии. Согласно Зобеллу (1963), плотность бактерий в морской воде колеблется в пределах от менее одной на литр в открытом океане до максимальных величин 10^8 на миллилитр в прибрежных водах. Как обсуждалось ранее (гл. 4, разд. 7), роль бактерий может быть несущественной в регенерации питательных веществ в толще воды. В осадках, однако, бактерии играют, вероятно, такую же роль, как и в почве. Их плотность в морских осадках составляет от менее 10 до 10^8 на грамм поверхностного осадка в зависимости от содержания в нем органиче-

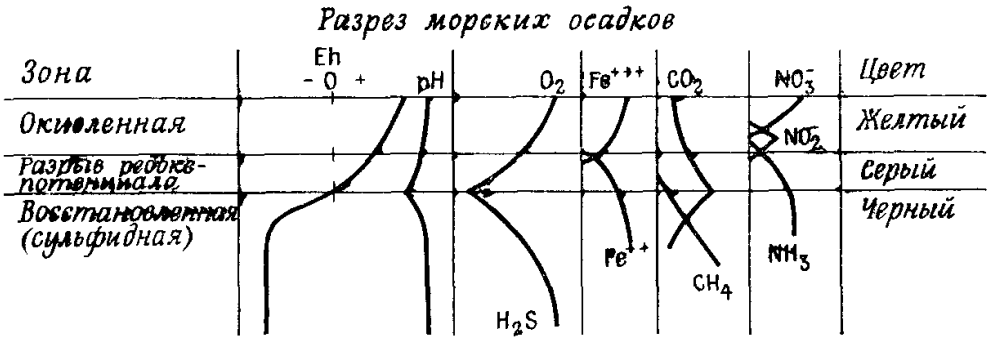
[1] Исключение составляет промысел таких широко распространенных хищников последнего звена, как тунцы и макрели, ведущийся в глубоководных районах Однако и здесь лучшие промысловые участки — районы подъема глубинных вод

ского вещества. Как и в других местах, организмы, обитающие в осадках и питающиеся детритом, получают, по-видимому, большую часть энергии пищи, переваривая бактерий, простейших и другие микроорганизмы, связанные с заглатываемым детритом (Жукова, 1963). Грибы и дрожжи не играют сколько-нибудь значительной роли в море, за исключением тех мест, где имеется много остатков макрофитов. Некоторые успехи в современной морской микробиологии рассматриваются в гл. 19.

Разрез морских осадков

На фиг. 166 изображен идеализированный разрез осадков, показывающий физические и химические изменения, происходящие между верхним окисленным слоем и восстановленной зоной, где нет доступа газообразного кислорода. Эти изменяющиеся условия сильно влияют на распределение животных, метаболиты которых в свою очередь влияют на химическую природу зон. Шкала окислительно-восстановительного потенциала, или редокс-потенциала, измеряемого в милливольтах, называется шкалой Eh по аналогии с шкалой pH. Однако в данном случае измеряется активность электронов, тогда как, измеряя pH, мы измеряем активность протонов (более подробные сведения по этому вопросу можно получить в работах Хьюитта, 1950, и Зобелла, 1946). В зоне разрыва редокс-потенциала величина Eh быстро снижается и становится отрицательной в полностью восстановленной, или сульфидной, зоне. В гл. 2 и 4 было уже подчеркнуто значение взаимодействия между аэробным и анаэробным ярусами в регулировании круговорота серы, химического состава моря и газового баланса атмосферы, так как при этом взаимодействии происходит «микробное возобновление» биогенных веществ в результате диффузии вверх восстановленных газов (H_2S, NH_3, CH_4 и H_2).

Основная часть бентосных животных находится в окисленном слое — это многощетинковые черви и упоминавшиеся ранее двустворчатые моллюски, а также множество очень мелких животных, таких, как гарпактициды из веслоногих, турбеллярии, плоские черви, гастротрихи, тихоходки, коловратки, инфузории и нематоды. Если сюда доходит свет, то встречаются также и водоросли. В слое разрыва редокс-потенциала обитают хемосинтезирующие, а в присутствии света — фотосинтезирующие бактерии. Многоклеточные представлены здесь, по-видимому, только нематодами. В полностью восстановленной зоне могут жить одни



Фиг. 166. Разрез донных морских осадков, показывающий три зоны, часто различно окрашенные (Фенчель, 1969).

Показаны профили Eh (редокс-потенциала), pH и вертикальное распределение некоторых соединений и ионов Величина редокс-потенциала отрицательна в восстановленной зоне, от 0 до +200 мВ в переходной области разрыва и выше +200 мВ в полностью окисленной зоне Обратите внимание, что в восстановленных осадках кислород, двуокись углерода и нитраты заменяются сероводородом, метаном и аммиаком. Распределение организмов и их экологическая роль в этих зонах описаны в тексте.

лишь анаэробные бактерии, такие, как сульфат-восстанавливающие и метановые, анаэробные инфузории (которые питаются бактериями) и, вероятно, немногие нематоды. Именно эти животные продуцируют диффундирующие вверх газы. Норки крупных представителей макрофауны глубоко проникают в эту зону, так же как корни морских трав и растительности засоленных маршей в мелководных прибрежных водах. Об их значении как «насоса биогенных веществ» уже упоминалось в гл. 4 (разд. 2). Превосходная сводка по экологии морских осадков дана Фенчелем (1969, см. особенно стр. 44—78).

Окисленная зона может быть очень тонкой на илистом, или наносном, грунте. Несомненно, если в воде над осадками развивается дефицит кислорода, то восстановленная зона распространяется вверх и захватывает придонные воды. В настоящее время загрязнения с притоками воды из Скандинавских стран превратили дно Балтийского моря в обширную сульфидную зону. Известно не много океанических бассейнов, таких, как Черное море, где на дне постоянно существуют анаэробные условия.

Мангровые заросли и коралловые рифы

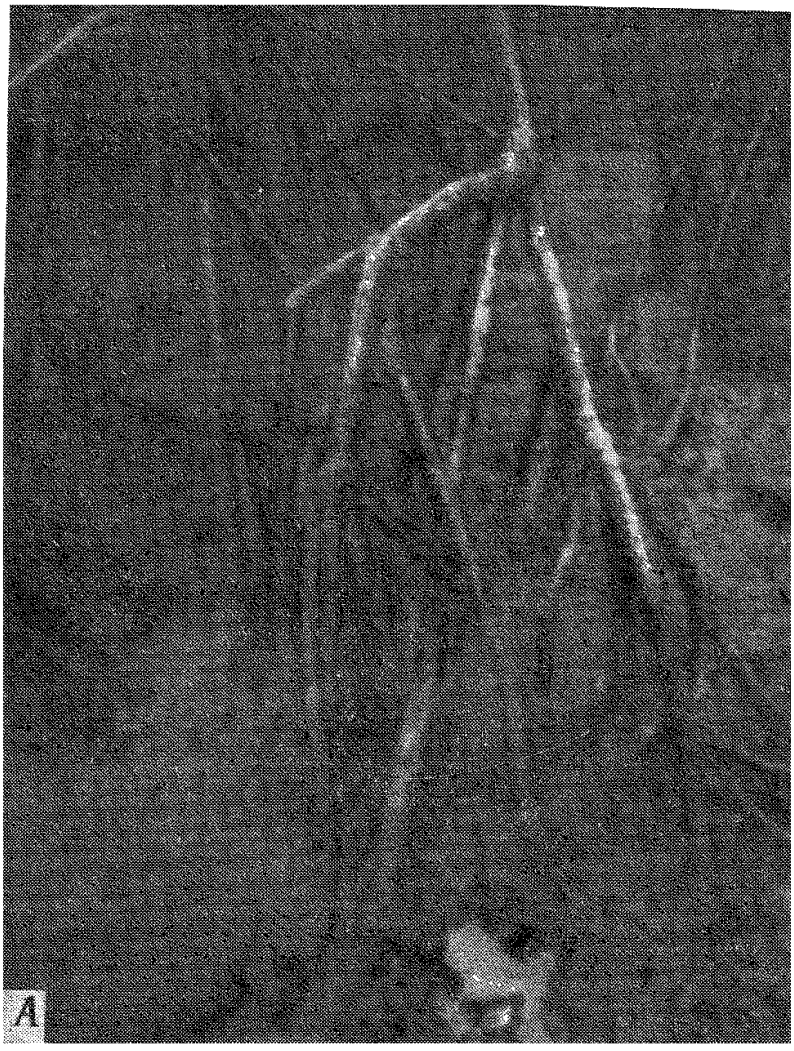
На мелководьях тропических и субтропических морей обитают два очень интересных и характерных сообщества, заслуживающих специального рассмотрения. Это мангровые болота и коралловые рифы. И те и другие можно назвать «строителями суши», потому что они способствуют образованию островов и наступлению берегов на море. К манграм относится небольшое число наземных растений, которые выдерживают соленость открытого моря. Разные виды образуют на литорали, а иногда и за ее пределами определенные зоны. На юге Флориды или на острове Флорида-Кис самую удаленную от берега зону образуют красные мангры (*Rhizophora mangle*). Каждое дерево поддерживается множеством воздушных корней. Эти корни замедляют приливные течения, способствуя осаждению ила и взвеси, к их поверхности прикрепляются морские организмы (фиг. 167, *А*). Семена прорастают еще на дереве, проростки падают в воду и плавают до тех пор, пока не застрянут на мелководье, где есть за что уцепиться хорошо развитым корням И кто знает, быть может, этим положено начало новому острову! Зона черных мангров (*Avicennia nitida*) расположена ближе к берегу. Их корни торчат над илом наподобие пучка спаржи (см. зону прилива на фиг. 168, *Б*). Однако только южнее можно увидеть по-настоящему развитое мангровое сообщество, в котором представлены более крупные растительные формы, а зональность выражена еще сложнее На фиг. 167, *Б* изображен тропический мангровый лес в Панаме. На фиг. 168, *А* крупным планом показаны воздушные корни, глубоко проникающие в анаэробный ил; среди корней видны многочисленные норы крабов. Полагают, что такое глубокое проникновение корней в ил имеет существенное значение для минерального цикла, который необходим для поддержания характерного для мангрового сообщества высокого уровня первичной продукции (Голли, Одум и Уилсон,1962). Схема зональности тропических мангров приведена на фиг. 168, *Б*. По мнению Девиса (1940), мангры играют важную роль не только в наступании берегов и образовании островов, но и в защите берегов от повышенной эрозии, которая может быть вызвана свирепыми тропическими штормами. Отмершие листья мангров вносят большой вклад в энергетику пищевой цепи, заканчивающейся рыбным промыслом (Хилд, В. Е. Одум, 1970). Этот пример был использован для иллюстрации детритной «пищевой цепи» в гл. 3 (фиг. 25).

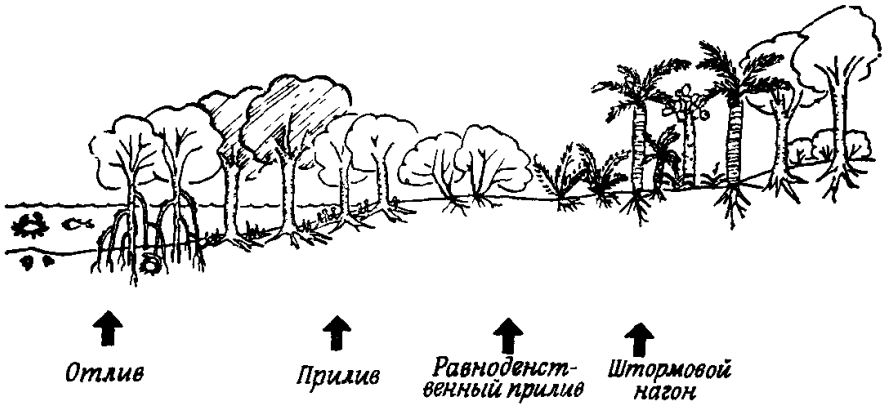


Фиг 167 Экосистема мангровых зарослей (Голли и Мак Джиннис, 1970)

А Красные мангры на западном берегу Флориды Обратите внимание на опорные корни, к которым могут прикрепляться устрицы и другие сессильные организмы *Б* Мангровый лес в Панаме Биомасса одних только опорных корней равна биомассе всей древесины в лесах многих других типов

Коралловые рифы широко распространены на мелководьях теплых морей. По выражению Иоханнеса (1970), они должны быть помещены среди «биологически наиболее продуктивных, таксономически разнообразных и эстетически значимых из всех сообществ». Каждый эколог, какими бы ни были его специальные интересы, должен хоть однажды в жизни, вооружившись маской и дыхательной трубкой, спуститься под воду, чтобы исследовать коралловый риф! Дарвин впервые описал три





Фиг. 168. Экосистема маигровых зарослей.

А. Система опорных корней в мангровом лесу Панамы показана крупным планом. Видно, как глубоко корни проникают в анаэробный ил; обратите внимание на большое количество нор крабов, которые также проникают в зону восстановленных осадков. (Фотографии из Института экологии Университета шт. Джорджия.) *Б* Зональность в тропическом мангровом болоте. Пять зон между уровнем отлива и штормовым нагоном: *Rhizphora; Avicennia; Laguncularia; Hibiscus* и *Acrostichum* (Данзеро, Биогеография; экологическая перспектива, 1957, Рональд Пресс, Нью-Йорк).

типа рифов: 1) барьерные рифы вдоль континентов; 2) окаймляющие рифы островов; 3) атоллы — рифы, имеющие форму подковы с центральной лагуной внутри. Геологические исследования и бурения в 40—50-х годах показали, что тихоокеанские рифы большей частью образовались на базальтовых скалах, вынесенных близко к поверхности моря подводной вулканической деятельностью (Ладд и Треси, 1949). Риф строится и достигает поверхности моря благодаря биологическому связыванию карбоната кальция. Острова образуются из рифов либо в результате понижения уровня моря (или поднятия вулканического фундамента), либо в результате действия волн и ветра, которые нагромождают обломки рифа и коралловый песок над поверхностью воды, так что создаются условия для развития наземной растительности.

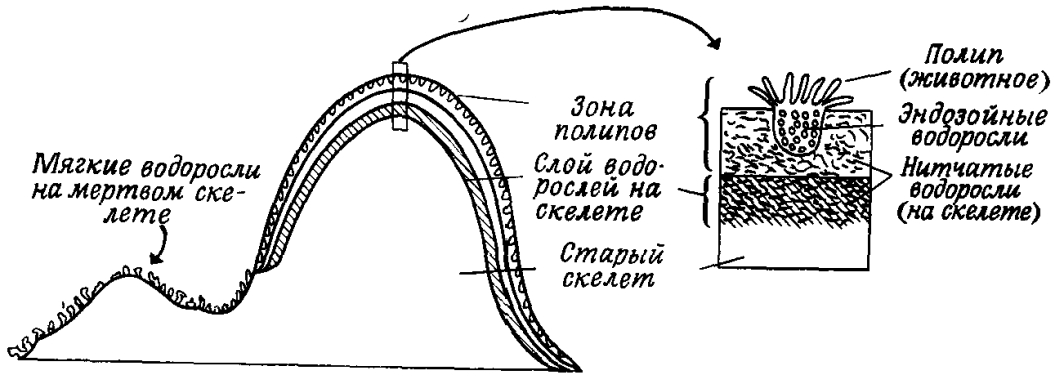
Йонг начал биологические исследования на Большом Барьерном рифе в Австралии в 20-х годах и сегодня еще продолжает публикации по физиологии и экологии кораллов (см. Йонг, 1963, 1968). Важный вклад в изучение физиологии коралловых рифов внесен японскими исследователями. В последнее время основные усилия сосредоточены на изучении метаболизма сообщества и минеральных циклов рифа как целого («холистический» подход) и на подробном изучении замечательного симбиоза кораллов с водорослями, который в значительной степени определяет эволюционный успех экосистемы рифов. Рассмотрим кратко эти два аспекта.

Кораллы — это животные (тип Coelenterata), но тем не менее коралловый риф представляет собой не гетеротрофное сообщество, а полную экосистему, трофическая структура которой включает значительную биомассу зеленых растений (фиг. 28). Ниже будет показано, что многие рифы самостоятельны в энергетическом отношении, но вместе с тем они обладают отличной организацией, позволяющей им использовать, запасать или вводить в цикл (когда представится случай) любые источники энергии, доступные в омывающей риф воде. Более того, хотя рифообразующие кораллы (*Antozoa* из отр. Scleractinia, а также немногие виды из других групп Coelenterata) играют большую роль в образовании известкового субстрата, такое же или большее значение имеют известковые красные водоросли (так называемые литотамнии, преимущественно род *Porolithon*). Особенно заметно это на внешней стороне рифа, поскольку водоросли лучше противостоят разрушительному действию прибоя. Они вносят вклад не только в структуру, но и в первичную продукцию рифа (Марш, 1968). Следовательно, так называемый коралловый риф представляет собой в действительности кораллово-водорослевый риф.

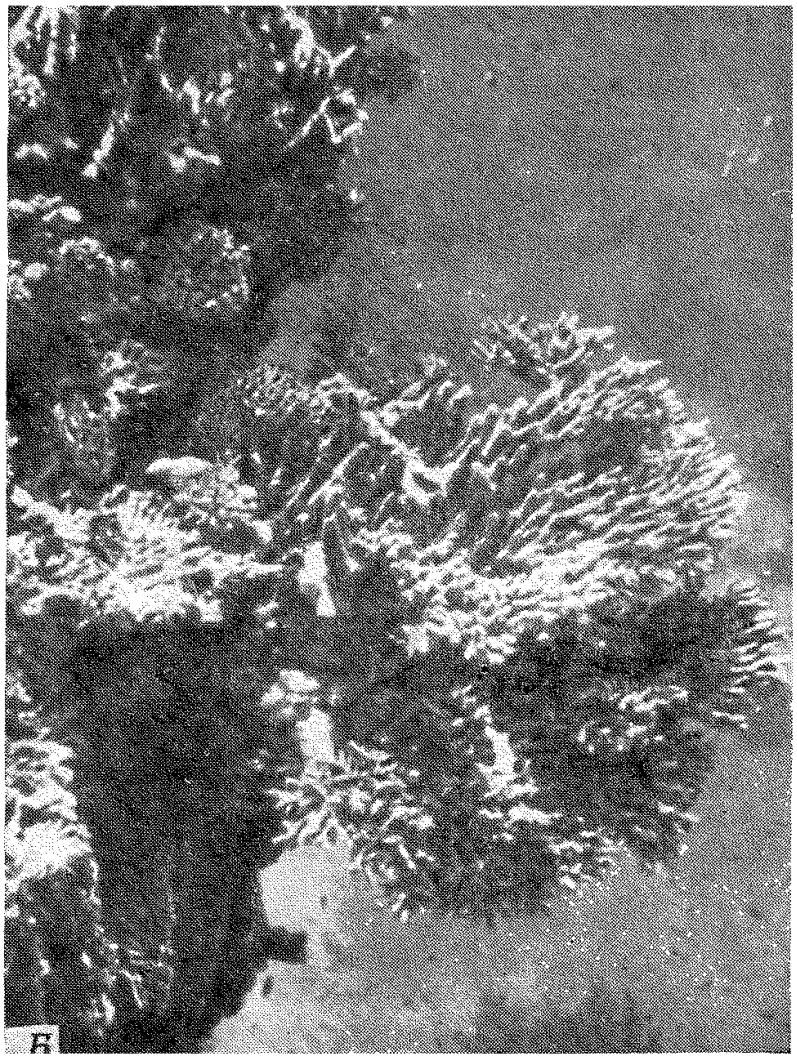
Фиг. 169 иллюстрирует тесную связь между животными и растительными компонентами в коралловой колонии. Одни водоросли, так называемые зооксантеллы, живут в тканях кораллового полипа, другие — в известковом скелете, окружающем тело животного. Еще многие виды водорослей, и лишенных известкового скелета, и имеющих его, находятся повсюду на известковом субстрате. Ночью полипы вытягивают щупальца и ловят планктон, проникающий в риф из окружающих его вод океана. На ночное время приходится период активности лангустов и многих других беспозвоночных, которые проводят день в темных расщелинах рифа. Чтобы полностью представить картину жизни рифа, необходимо спускаться к нему не только днем, но и ночью. Водоросли, практически сплошь покрывающие риф, днем поглощают свет тропического солнца, интенсивно создавая органическое вещество, служащее пищей. Стаи пестро окрашенных рыб «пасутся» на водорослях или питаются опускающимися организмами и детритом. Глубже затаиваются хищники — акулы и мурены. Как и следует ожидать, зональ-

ность здесь является характерной чертой распределения видов, как и всюду у «скалистых» берегов (см. Ю. Одум и Г. Одум, 1957).

Определяя суточное изменение концентрации растворенного кислорода (см. гл. 3, разд. 3), Сарджент и Остин (1949), Г. Одум и Ю. Одум (1955) и Кон и Хелфрич (1957) обнаружили, что уровень первичной продукции коралловых рифов очень высок, а отношение $P:R$ (первичной продукции к дыханию) близко к 1. Это значит, что риф как целостная



А



Б

Фиг. 169.

А. Поперечный разрез колонии, или «головы», кораллов показывает тесные взаимосвязи между животным (полипом) и несколькими формами водорослей (Объяснения даны в тексте; из Одум и Одум, 1955.) *Б.* Подводная фотография коралла, имеющего ветвистую форму, которая развивается только на защищенном краю рифа, где течения не очень сильны Более массивные коралловые «головы» преобладают на более открытой, обращенной к морю части рифа

система в метаболическом отношении приближается к климаксному сообществу (см. гл. 9, особенно табл. 37 и фиг. 121). *Проточная вода и эффективное биологическое использование круговоротов биогенных элементов считаются основными факторами, определяющими высокую продуктивность.* Основываясь на балансовом анализе одного из атоллов Тихого океана, представляющего собой оазис среди безбрежной пустыни вод, Г. Одум и Ю. Одум (1955) показали, что одного океанического планктона недостаточно для поддержания населения рифа (ранее предполагалось, что планктон служит единственной пищей кораллов). Следовательно, кораллы должны получать значительную часть энергии пищи от симбиотических водорослей, которые в свою очередь используют питательные вещества, поступающие от кораллов. Споры, порожденные этой гипотезой, повлекли за собой дополнительные исследования, позволившие выяснить природу мутуалистических отношений кораллов и водорослей. Хотя во многих отношениях разные исследователи еще до сих пор не пришли к единому мнению, представляется возможным сделать отчет о некоторых достигнутых результатах.

1. Эндозойные водоросли, представляющие собой мелкие округлые желтые клетки в эндодерме полипа, оказались панцирными жгутиковыми и были отнесены к новому роду *Symbiodinium* (Фройденталь, 1962). В своем развитии они проходят стадию жгутиковой свободноплавающей клетки, что позволяет им распространяться от одного хозяина к другому; теперь эти водоросли культивируются в лаборатории. Сходные эндозойные водоросли встречаются и у других морских животных, например у гигантского моллюска *Tridacna*. Результаты экспериментов с культурами этих водорослей и описания их жизненных циклов приведены в работе Мак-Лофлина и Цаля (1966); Холдел (1968) изучал влияние света на фотосинтетические способности.

2. С помощью радиоактивных меток (Мускатен и Хенд, 1958; Мускатен, 1961, 1967; Т. Горо и Н. Горо, 1960) и электронной микроскопии (Кавагути, 1964) было обнаружено, что органический материал эндозойных водорослей непосредственно переходит в ткани животных. Предполагают, что на рифах, расположенных в открытом океане, кораллы в большей степени зависят от продуктов фотосинтеза водорослей, чем на рифах, расположенных в более богатых прибрежных водах, где зоопланктон многочисленнее.

3. Дополнительные исследования (Иоханнес и др., 1970), проведенные на рифе Бермудской платформы, показали, что количество зоопланктона в окружающих водах часто бывает недостаточно для поддержания энергетических потребностей кораллов.

4. По данным Франциската (1964) кораллы (было использовано 4 вида), которые два месяца содержали на свету в морской воде с удаленными из нее пищевыми частицами, прибавляли в весе, однако большинство экспериментаторов пришло к заключению, что кораллы растут быстрее и выживают лучше, если имеется какая-либо «живая» пища, которую можно поймать и съесть. Иоханнес и др. (1970) предполагают, что развитые у полипов анатомические приспособления для ловли зоопланктона важны не столько для «улавливания калорий», сколько для улавливания скудных биогенных элементов, таких, как фосфор, в равной степени необходимый и кораллам и их симбиотическим водорослям. Такие биогенные элементы, будучи однажды усвоенными полипом, могут повторно циркулировать между кораллом и водорослью. Дополнительным свидетельством того, что при симбиозе биогены сохраняются лучше, явилась работа Помроя и Кюнцлера (1969). Эти авторы обнаружили, что кораллы теряют фосфор намного медленнее, чем другие морские животные сходных размеров, у которых нет эндозойных водорос-

лей. Предполагается, что фосфор циркулирует между растительными и животными компонентами внутри колонии. Благодаря такому многократному использованию в системе может поддерживаться высокая продуктивность, несмотря на низкое содержание фосфора в окружающей воде (гл. 4, разд. 5).

5. Работа Т. и Н. Горо (см. резюме, 1963) показала, что эндозойные водоросли значительно увеличивают способность коралла к построению скелета. Скорость кальцификации в среднем в десять раз выше на свету, чем в темноте; кроме того, эта скорость сильно снижается, если коралл искусственно лишить эндозойных водорослей. Связывание CO_2 при фотосинтезе, по-видимому, помогает образованию карбоната кальция. Горо полагают, что симбиотические водоросли играют большую роль в формировании скелета, чем в питании полипа.

6. Нитчатые водоросли, опутывающие скелет живых кораллов (фиг. 169), адаптированы к низкой интенсивности света (теневая адаптация), вследствие чего они богаты хлорофиллом (см. фиг. 18). Они часто придают зеленоватую окраску живым кораллам. Если эндозойные водоросли относятся к панцирным жгутиковым, то водоросли на скелете — представители зеленых водорослей (Chlorophyta) отряда Siphonales. Несмотря на исследования, проведенные Канвишером и Вейнрайтом (1967), Холделом (1968) и Францискетом (1968), не известно, как далеко простирается мутуализм этих водорслей с кораллом-хозяином или как велик их вклад в первичную продукцию сообщества рифа. Франциске полагает, что этот вклад мал вследствие низкой скорости фотосинтеза у водорослей.

7. Кораллы вырабатывают большое количество слизи, предохраняющей нежных животных от засорения взвесью. Вместе с тем это служит, вероятно, рифовому сообществу еще одним средством для улавливания частичек пищи. Иоханнес (1967) наблюдал, что большие количества слизи отслаиваются в воду, где она образует агрегаты с другими органическими материалами, обеспечивая пищей разнообразных консументов.

В общем человек многому может научиться на примере коралловых рифов; в частности, как повторно использовать те или иные продукты и как преуспеть в мире со скудными ресурсами. Эти знания должны, конечно, помочь нам установить более выгодный «симбиоз» с растениями и животными, от которых мы зависим.

Тот факт, что коралловый риф представляет собой хорошо адаптированную стабильную экосистему с высоким внутренним симбиозом и видовым разнообразием, не делает его невосприимчивым к вмешательству в среду человека. Бытовые и индустриальные стоки, утечки нефти, заиление и стагнация, вызванные дноуглубительными и насыпными работами, тепловое загрязнение, затопление водой низкой солености или водой, несущей ил, происходящие вследствие неаккуратного ведения наземного хозяйства, — все это начинает звучать похоронным звоном. Коралловые рифы неожиданно подвергались нападению хищников, хотя этого нельзя было ожидать в упорядоченной климаксной системе! Виновником является морская звезда «терновый венец» (*Acanthaster planci*). Во время ранних исследований Большого Барьерного рифа в конце 20-х годов Йонг (1963) обнаружил всего один экземпляр этой звезды — сейчас они здесь многочисленны и угрожают целостности всего рифа; распространились они и в другие части света. Причина этой эпидемии неизвестна, но полагают, что загрязнения и другие вызванные человеком стрессовые воздействия сыграли немалую роль в распространении этого бедствия. Будет ли еще один «рай» потерян? Коралловые рифы заслуживают спасения хотя бы только из-за своей ценности как мест отдыха; без них подводный спорт в теплых водах может также прекратиться.

Сообщества океанического района

Сообщества этого района полностью состоят из организмов, которые ведут пелагический и донный образ жизни. Некоторые океанические виды обычны также в неритической зоне, но многие ограничены, по-видимому, только океанической зоной. Океанический фитопланктон относится, как уже отмечалось, преимущественно к микропланктону, а зоопланктон — главным образом к голопланктону. Крупные похожие на креветок эвфаузииды, или криль, представляют собой важные звенья пищевой цепи. Удивительным признаком как зоопланктона, так и рыб является то, что они или очень прозрачны, или имеют голубую окраску; оба эти обстоятельства делают их почти невидимыми. Различные приспособления, такие, как выросты, капельки жира, слизистые капсулы и воздушные пузырьки, облегчают плаванье в открытой воде. Кроме того, для животных этого района характерно многократное использование циклов, что также служит приспособлением к жизни в бедных питательными веществами (гл. 4, разд. 5) водах. Эвфотическая зона в открытом океане простирается до больших глубин, но общая первичная продукция под квадратным метром поверхности тем не менее мала. Однако открытый океан, так обширен, что он играет крайне важную роль в мировом балансе O_2—CO_2.

Океанические птицы представляют собой характерную группу; их легко заметить, поскольку они часто нарушают однообразие длительного океанского путешествия. Качурки, альбатросы, фрегаты, некоторые тропические виды крачек и глупыши не связаны с сушей, за исключением периода размножения. Можно было бы предположить, что в распределении этих птиц не должно наблюдаться «зональности», однако это далеко не так. По удачному выражению Мерфи (1936), «большинство океанических птиц привязаны, как пеоны, к определенным специфическим для каждой из них типам поверхностных вод». Кроме того, обилие океанических птиц косвенно зависит от обилия планктона. То же самое можно сказать о китах (отряд Cetacea), которые являются, по-видимому, самыми замечательными из всех морских животных. Будучи группой дышаших воздухом позвоночных, они полностью независимы от суши. Китов подразделяют на усатых, питающихся зоопланктоном, который они отцеживают при помощи огромного фильтра, и зубатых, таких, как кашалот, питающихся нектоном. Оба типа китов показаны на фиг. 158, здесь же показаны и самые мелкие китообразные — дельфины.

Ранее уже было отмечено, что с увеличением глубины уменьшается плотность животного и растительного населения моря. Однако, как теперь показано, внутри какого-либо местообитания (т. е. внутри данного типа водной массы или дна) видовое разнообразие велико и коррелирует, по-видимому, со стабильностью физической среды. Сейчас полагают, что существует по крайней мере четыре различных механизма, посредством которых пища доставляется на большие глубины.

1. «Дождь трупов» (фиг. 158) считали ранее основным способом, однако результаты современных исследований свидетельствуют о том, что скорость погружения ничтожно мала, поэтому образованный на поверхности детрит должен полностью разложиться или раствориться, прежде чем он достигнет дна.

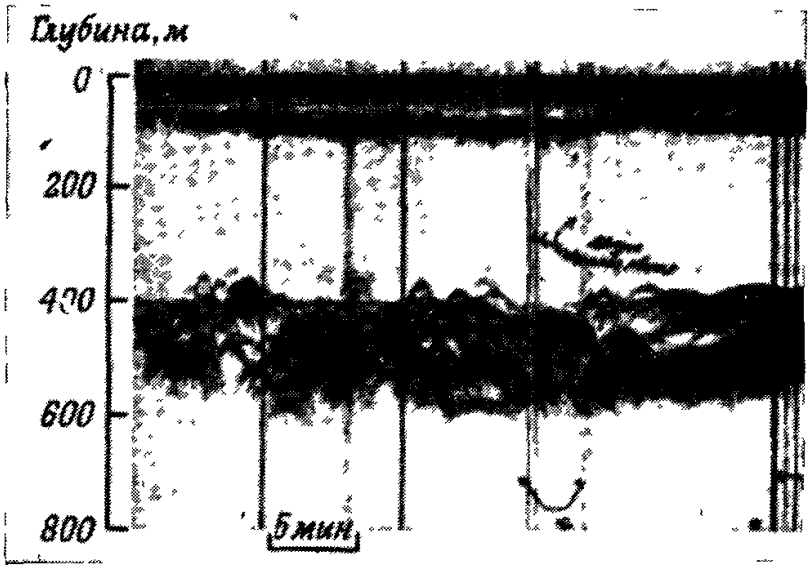
2. Перенос сапротрофным планктоном, например кокколитофоридами (см. разд 6, фиг. 160, *Б*), который обилен между фотической зоной и дном.

3. Образование частичек пищи, или органических агрегатов, из растворенного органического вещества (так называемый «пенистый

детрит» упоминался в гл. 2; см. Бейлор и Сатклифф, 1963; Райли, 1963). Количество растворенного в морской воде органического вещества примерно в десять раз превышает количество органических частиц, в связи с чем существует значительный потенцил для превращения в потребляемую пищу.

4. Экспорт органического вещества из прибрежных зон (где отношение $P : R$ часто больше единицы).

Огромные пространства океанического дна покрыты тонко отсортированными осадками, илом. В северных водах в большом количестве





Фиг. 170. Тайна звукорассеивающего, или глубиниого рассеивающего, слоя раскрыта (Бэкус и др., 1968).

Верхнее фото — запись эхолота, сделаииая на борту судна, плывущего над материковым склоном на западе Северной Атлантики; ннжний рисунок — фотография, сделанная в то же время с океанографической подводной лодки. Видна стая мелких рыбок *Ceratoscopelus maderensis*, которые служат мишеиью для эхолота, рассеивая звук. Толщиина такой стаи рыб может достигать от 5 до 10 м, диаметр от 10 до 100 м, их центры отстоят друг от друга на 100—200 м. Длина рыб из таких стай составляет в среднем 6 см. Плотность стаи — в среднем 10—15 рыб иа 1 м^3. Видная иа верхнем фото дискретная последовательность гиперболических отраженных импульсов необычна, так как в большинстве случаев импульсы уплощены. Предполагается, что это произошло в результате высокой плотности особей в стае

обнаруживаются кремниевые створки, главным образом водорослей диатомовых, в других районах преобладают известковые раковинки, в основном раковинки простейшего Globigerina. В очень глубоких местах лишь немногие створки достигают дна, и оно состоит здесь из более или менее обнаженной красной глины. Для глубоководного эпибентоса характерны любопытные виды ракообразных, иглокожих и моллюсков. Как приспособление к мягкому «основанию», многие из этих донных животных обладают длинными придатками, многочисленными иглами, стебельками и другими поддерживающими образованиями, подобно бентозавру, асцидиям и морским лилиям, показанным на фиг. 158.

Пелагические обитатели батиальной и абиссальной зон, особенно нектон, возможно, наименее известны из всех обитателей океана. Причина этого состоит в том, что крайне трудно изобрести сеть, достаточно быстроходную, чтобы ловить активно плавающие формы на больших глубинах. Это таинственный мир «морских змей», если только они существуют в действительности; и в самом деле, гигантского кальмара, который не является вымыслом, можно легко принять за морского змея, появись он на поверхности моря, — ведь длина его щупалец достигает 9—12 м.

Глубоководные рыбы, многие из которых показаны на фиг. 158, представляют собой странную группу. Хотя для фотосинтеза света в батиальной зоне недостаточно, все же некоторое его количество проникает очень глубоко, особенно в прозрачных тропических морях. Поэтому у некоторых глубоководных рыб имеются сильно увеличенные глаза, у других глаза очень малы, и пользы от них, по-видимому, мало. У иных рыб глаза утрачены полностью. Многие глубоководные животные имеют светящиеся органы (обратите внимание на светящихся анчоусов и рыб-топориков на фиг. 158); некоторые рыбы используют свет как приманку для привлечения добычи (обратите внимание на две формы рыб-удильщиков на фиг. 158). Более подробные сведения о биологическом свечении в море можно найти в работе Кларке и Дентона (1962). Другая интересная особенность глубоководных рыб — это необычный рот и способность заглатывать добычу большую, чем они сами (обратите внимание на «большерота», черного «пожирателя» и хаулиода на фиг. 158). На глубине еды мало, и встречается она редко, так что рыбы наилучшим образом приспособились использовать удобные случаи!

Эхолот, который так полезен для измерения глубины в навигационных целях, достаточно чувствителен, чтобы регистрировать местонахождение скоплением животных («ложное дно», «призрачное дно», «глубоководный звукорассеивающий слой»). На фиг. 170 показаны запись эхолота и одновременная фотография, на которой видна стая мелких рыб (каждая около 6 см длиной). Они-то и явились причиной появления звукорассеивающего слоя. Отражающие слои, по-видимому, образуются в основном за счет скопления рыб, обладающих плавательным пузырем, хотя скопления крупных беспозвоночных также могут отражать звук. Днем звукорассеивающие слои находятся на глубинах больше 600 или даже 1000 м, по ночам эти слои часто перемещаются вверх; эти миграции подобны хорошо известным вертикальным миграциям зоопланктона (фиг. 71). Такие образованные рыбами звукорассеивающие слои встречаются повсеместно, свидетельствуя о том, что мелкие рыбы образуют очень плотные стаи, которые расположены далеко друг от друга; в связи с этим средняя плотность в целом в океане очень мала, но «экологическая» плотность в стае может быть высокой (см. гл. 7, разд. 2).

Глава 13

Экология лиманов

1. ОПРЕДЕЛЕНИЕ И ТИПЫ

Согласно измененному определению Притчарда (1967), лиман, или эстуарий (aestus — прилив), — это полузамкнутый прибрежный водоем, свободно соединяющийся с открытым морем; таким образом, он сильно подвержен действию приливов, морская вода в нем смешана с пресной водой материкового стока (и обычно заметно опреснена). Устья рек, прибрежные бухты, приливные болота (марши), водоемы позади берегового бара — примеры лиманов. Лиманы можно рассматривать как переходные зоны, или экотоны (см. стр. 203), между пресноводными и морскими местообитаниями, но многие из их наиболее важных физических и биологических признаков являются не промежуточными, а уникальными. Более того, человек настолько злоупотреблял использованием этой зоны, что при сложившемся сейчас критическом положении крайне важно, чтобы уникальные признаки и свойства лиманов стали широко понятыми. В силу этих причин описание лиманов в настоящем издании возведено в статус главы. Рекомендуемый источник для справок по лиманам — том, изданный Лоффом (1967).

Как показано на фиг. 155, лиманные, или солоноватые, воды в соответствии с их соленостью можно классифицировать как олиго-, мезо- или полигалинные. Но это лишь одна сторона дела, так как соленость в любом данном месте изменяется в течение дня, месяца и года. Ключевым признаком лиманов, за исключением некоторых тропических, является именно эта их изменчивость, в связи с чем обитающие здесь организмы должны обладать широким диапазоном толерантности (т. е. быть эвригалинными и эвритермными). В то время как физические условия в лиманах часто бывают напряженными и видовое разнообразие соответственно низким, трофические условия так благоприятны, что этот район наполнен жизнью. В общем лиманы принадлежат к важному классу «экосистем с колеблющимся уровнем воды». Как объяснялось в разд. 3 гл. 9 и будет аргументировано в настоящей главе, такие системы «импульсно-стабилизированы» на «молодых» стадиях относительно продуктивности.

В литературе можно найти самые разнообразные системы классификации лиманов. Важно отметить, что суть различий этих систем сводится к разным основам, которые авторы выбирают для создания своей классификации. Ниже в качестве примера приведены три системы классификации, основанные на 1) геоморфологии, 2) циркуляции и стратификации воды и 3) энергетических системах.

С точки зрения геоморфологии Притчард (1967) считает удобным рассматривать следующие четыре подразделения лиманов:

1. Затопленные долины рек шире всего развиты вдоль береговых линий относительно низменных и широких прибрежных равнин. Хоро-

ший пример — Чесапикский залив на среднеатлантическом побережье США.

2. Лиманы типа фьордов. Это глубокие, U-образные выемки берега, пропаханные ледниками, обычно с мелководным порогом в устье, образованным терминальными ледниковыми отложениями. Примерами могут служить знаменитые фьорды Норвегии и сходные образования вдоль побережья Британской Колумбии и Аляски.

3. Лиманы, ограниченные отмелями, — это мелководные бассейны, нередко частично обсыхающие в отлив; они отгорожены от моря цепочкой отмелей и барьерных островов, разделенных проливами (которые, таким образом, обеспечивают «свободную связь с морем»). Иногда песчаные бары откладываются вдали от берега, но в других случаях они могут представлять собой бывшие береговые дюны, которые стали изолированными вследствие постепенного повышения уровня моря. В первом случае лиманы развиваются в бывшей морской области, тогда как во втором они образуются при затоплении бывшей береговой равнины (обсуждение этих двух теорий образования барьерных островов и их лиманов приведено в работе Хойта, 1967). Хорошо изученными примерами лиманов этого типа (фиг. 171) служат «проливы» позади «внешней отмели» в Северной Каролине (Национальный парк на берегу мыса Хаттерас) и засоленные марши между берегом Джорджии и ее «морскими островами».

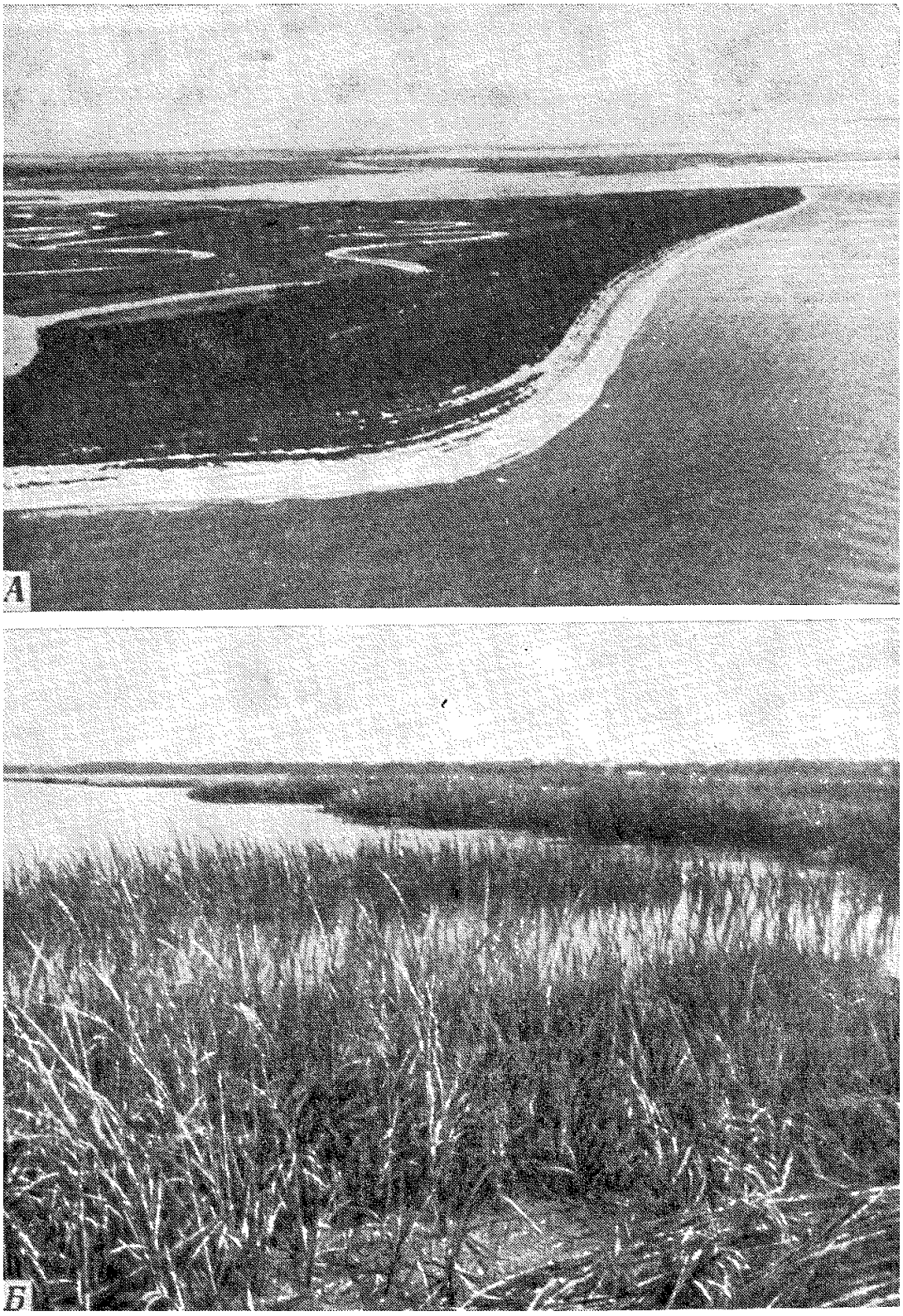
4. Лиманы, образованные тектоническими процессами, — это выемки берега, сформировавшиеся в результате геологических сбросов или локальных опусканий суши, часто с большим притоком пресной воды. Залив Сан-Франциско представляет собой лиман этого типа.

5. Эстуарии речных дельт, находящиеся в устьях больших рек, таких, как Миссисипи или Нил, настолько отличаются от четырех типов лиманов по Притчарду, что их можно рассматривать как пятую большую категорию. Полузамкнутые заливы, каналы и солоноватые марши образовались здесь при перемещении иловых осадков.

Лиманы, подобно озерам (гл. 11, разд. 5), весьма удобно классифицировать, основываясь на циркуляции и стратификации воды в них. По своей гидрографии лиманы могут быть отнесены к одной из трех обширных категорий (см. Притчард, 1952, 1955, 1967а).

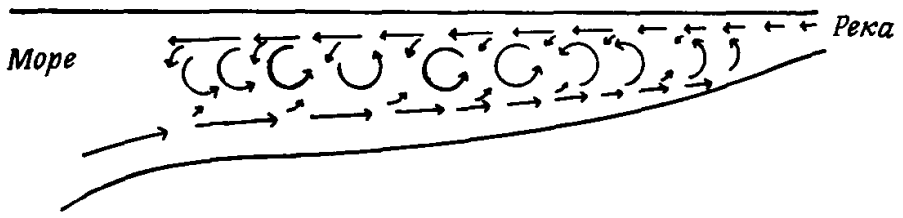
1. Сильно стратифицированные лиманы с «клином» соленой воды. Если поток речной воды настолько силен, что он противостоит действию прилива, как это бывает в устье большой реки, то пресная вода разливается по поверхности более тяжелой соленой воды. При этом образуется «клин» соленой воды, простирающийся над дном на значительное расстояние вверх по течению. Силы Кориолиса обусловливают более сильное течение пресной воды вдоль правого (если наблюдатель обращен лицом к морю) берега в северном полушарии (в южном полушарии картина, естественно, обратная). В таком стратифицированном, или двуслойном, лимане профиль солености образует «галоклину», или зону изменения солености от поверхности ко дну. Примером лимана с клином соленой воды служит устье Миссисипи.

2. Частично перемешанный, или умеренно стратифицированный, лиман. Там, где пресноводный и приливный потоки более или менее уравновешены, перемешивание осуществляется главным образом за счет турбулентности, вызванной периодичностью действия прилива. Вертикальный профиль солености становится менее крутым, так как большая часть энергии рассеивается при вертикальном перемешивании, вследствие чего возникает сложная структура слоев и водных масс. На фиг. 172 схематически изображен лиман этого типа. Хорошим примером может служить Чесапикский залив.



Фиг. 171. Ограниченный *островами лиман в Джорджии.*

А. Вид с моря на берег барьерного острова, ряд дюн (самые старые покрыты спелым лесом) и широкую ленту засоленных маршей, расположенную между внешним барьером и материком (материк расположен далеко, поэтому разглядеть его на этой фотографии невозможно). *Б.* Вид с более близкого расстояния зарослей *Spartina* на засоленном марше. Видна высокая трава, многочисленные бухты и проливы на литорали и участки богатого водорослями ила (один такой мелкий участок виден на переднем плане в центре). Обратите внимание на первую стадию образования детрита из *Spartina* (справа на переднем плане), который, возможно, будет кормить многие квадратные километры воды (см. текст и фиг. 174). На верхнем фото отчетливо видна взаимосвязь моря, берега, морского острова и лимана. Засоленный марш захватывает осадки и биогенные вещества; это происходит постоянно благодаря теченият и избытку осадков; если бы этого не было, красивый белый песок берега моря был бы занесен илом и размыт. *Барьерные острова постоянно изменяются,* размываются в одних местах (обратите внимание на северную оконечность острова справа) и достраиваются в других (на переднем плане слева). Если бы растительность не защищала дюны, скорость эрозии легко превысила бы скорость образования нового берега. Изображенный здесь остров (Вессев) недавно был объявлен заповедной зоной (т. е оставлен *«неразвивающимся»*) и открыт для каждого, кто хочет его посетить, чтобы отдохнуть и насладиться прекрасной природой или изучить сложные физические и биологические механизмы, которые делают этот ландшафт неповторимо красивым и плодородным.



Фиг. 172. Схема циркуляции в частично перемешиваемом лимане.
Показано, каким образом перемешивание более легкой пресной воды с более тяжелой морской образует «ловушку биогенных веществ», благодаря которой биогены улавливаются и циркулируют внутри лимана. Во многих лиманах в образованнн такой системы биологические факторы оказываются более важными, чем физические.

3. Полностью перемешанный, или вертикально гомогенный, лиман. В том случае, когда действие прилива настолько сильно, что речная и морская вода хорошо перемешивается сверху донизу, сохраняется относительно высокая соленость, приближающаяся к солености океана. Если в лимане такого типа и имеются какие-либо изменения в солености или температуре, то они скорее горизонтальные, чем вертикальные. К этому типу относятся лиманы, ограниченные отмелями, и другие лиманы на береговой линии, где нет крупных рек.

Гипергалинные лиманы представляют собой особый тип, заслуживающий упоминания. Там, где приток пресной воды мал, низка амплитуда приливов и очень велико испарение, соленость в замкнутых заливах может быть выше, чем в море, по крайней мере в некоторые сезоны. Хорошо изученными примерами служат Верхняя лагуна Мадра и другие прибрежные лагуны Техаса (см. Г. Одум, 1967); соленость здесь может достигать 60‰ (напомним, что соленость в море около 35‰). Несмотря на суровые физические условия, эти заливы не только заселены характерными организмами, но и могут быть биологически продуктивными системами.

Совершенно очевидно, что различные типы циркуляции и градиенты должны в значительной степени влиять на распространение отдельных видов, но, коль скоро здесь существуют адаптированные популяции, эти различия не так сильно сказываются на общей продуктивности. Ниже мы остановимся на этом более подробно.

Совершенно не затрагивая вопроса об энергетике экосистем, Г. Одум и др. (1969) предложили классификацию, которая охватывает не только большие лиманные бухты и проливы, но и все типы прибрежных экологических систем.

1. Системы разных широт, испытывающие неблагоприятные физические воздействия. Эти системы подвержены сильному разрушительному действию со стороны волн и приливных течений, резким внезапным изменениям температуры и солености; по ночам концентрация кислорода в них низка; скорость седиментации высока. В эту категорию следует включить скалистые побережья, литоральные скалы, песчаные пляжи, проливы с высокой скоростью приливно-отливных течений, осадочные дельты и гипергалинные лагуны. Холодные, скалистые берега запада Северной Америки и теплые, гипергалинные заливы Техаса, атакуемые сильным прибоем, можно отнести к природным системам, испытывающим неблагоприятные физические воздействия и расположенным в очень разных климатических зонах. Хорошим примером служат также искусственные каналы, соединяющие воды, очень различные по своей физической природе (такие, как канал мыса Код). Предложенный недавно новый Панамский канал на уровне моря создаст новую большую систему этого типа, так как холодные воды апвеллинга Тихого океана будут смешиваться в канале с водами теплого Карибского моря. Для таких

систем характерно в общем низкое видовое разнообразие, поскольку в любом конкретном месте лишь немногие виды могут обладать соответствующими физиологическими приспособлениями, которые позволяют им адаптироваться к условиям сурового и колеблющегося физического стресса. Однако в литоральной области в результате этого часто наблюдается резкая зональность и сезонная смена сообществ, так как более эффективны адаптации при смене видов вдоль градиента, чем адаптации у одного вида (вспомните обсуждение зональности и градиентный анализ в гл. 5, 7 и 11). Таким образом, список видов, встречающихся в таких системах, может быть достаточно длинным даже при небольшом видовом разнообразии в тот или иной период времени или в том или ином конкретном местообитании (что представляет собой один из индексов разнообразия; гл. 6). В гл. 3 (разд. 7) говорилось, что ввод энергии в систему в виде приливов, течений или тепла может быть для сообщества либо только угнетающим, либо только дополнительным вкладом в зависимости от его жесткости и периодичности. В противоположность типам 3 и 4, обсуждаемым ниже, системы, организованные при стрессовых воздействиях с высокой энергией, таковы, что дополнительная энергия скорее вредит им, чем помогает, и адаптация имеет для сообщества высокую энергетическую стоимость. (Мы опять спрашиваем: не совершает ли человек непоправимой ошибки, покрывая весь мир такими стрессовыми системами?)

2. Естественные арктические экосистемы с ледовым стрессом. Такие экосистемы представлены ледниковыми фьордами, литоральной зоной, находящейся под воздействием зимних льдов, и подледными сообществами арктических берегов. Арктические (и антарктические) берега и открытые бухты составляют особый класс экосистем в физически напряженных условиях. К числу наиболее отчетливо выраженных лимитирующих факторов здесь относятся свет, доступный в большинстве случаев только во время очень короткого летнего сезона, низкая температура, а также физическое «обдирание» льдом.

Следует отметить, что некоторые виды искусственного загрязнения могут оказывать совершенно различные воздействия на системы, уже адаптированные к физическому стрессу, и на системы (типы 3 и 4 ниже), не адаптированные к нему. Таким образом, сток теплой воды от атомной станции, который был бы разрушительным в тепловодном лимане, может уменьшить стресс и тем самым увеличить продуктивность и разнообразие в арктическом лимане; однако тут же следует добавить, что нам не известно, какое влияние окажет более теплая вода на течения и климат.

3. Естественные экосистемы побережий умеренной зоны с сезонным программированием включают многие из лучше всего изученных лиманов и берегов умеренной зоны Северной Америки, Европы и Японии. Бóльшую часть затопленных речных долин, лиманов, ограниченных отмелями, и открытых бухт (по классификации Притчарда), которые лежат в умеренных широтах, следует отнести к этой категории. Характерны правильные сезонные вспышки первичной продуктивности, репродуктивной и поведенческой активности животных. Они часто регулируются во времени, или «сезонно программируются», фотопериодом, или лунной периодичностью, или обоими этими факторами вместе. Более мягкие приливы, волны и течения в полузамкнутых бассейнах являются источниками дополнительной энергии, а не причиной стресса, тогда как сообщества в более глубоких проливах и удаленных от берега водах получают пользу от большого притока органического материала и питательных веществ из плодородных мелководных зон. Как будет сказано ниже, лиманы умеренного климата естественно плодородны, но вместе

с тем они очень чувствительны к загрязнениям, дноуглубительным и насыпным работам, строительствам дамб и другим изменениям, которые стали повсеместными в высокоиндустриальных районах. Некоторые интересные и важные местообитания или «подсистемы» лиманов умеренных широт включают в себя литоральные лужи, засоленные марши заросли морской травы (*Zostera*), заросли водорослей на дне, скопления отмерших водорослей, устричные рифы и заливаемые приливом террасы илистого грунта. Здесь находят убежища плотные популяции двустворчатых моллюсков и морских червей.

4. Природные прибрежные тропические экосистемы с высоким разнообразием. Характерная особенность здесь та, что стресс от температуры, солености и других физических факторов выражен слабо, так что большая часть энергии специальных адаптаций здесь расходуется на разнообразие и организованность поведения, а не на «антитермальное сохранение». Здесь, как и в других тропических экосистемах, содержится много видов; внутри видов велико химическое разнообразие. Яркая окраска часто бывает связана со сложными жизненными циклами, сложными формами поведения и высокой в общем степенью межвидового симбиоза (т. е. «совместной жизни»). Технология умеренного климата, с другой стороны, связана с монокультурами и не очень хорошо приспособлена к ведению хозяйства в этих сильно отличающихся типах экосистем. Сюда входят уникальные подсистемы: болота, покрытые мангровыми деревьями со специальными корнями, адаптированными к соленой воде и анаэробным илам (фиг. 167 и 168); стабильные сообщества прибрежного планктона, в которых доминируют панцирные жгутиковые (часто они бывают светящимися), адаптированные к высокой интенсивности света и высокому содержанию органических питательных веществ; подводные тропические луга с характерной для них талассией (*Thalassia*) и донными водорослями. На меньшей глубине, где интенсивность света высока, а температура и соленость постоянны, как, например, в южной части Тихого океана, коралловые рифы часто образуют «живые» барьерные острова, обеспечивающие «полузамкнутые» условия для развития тропических лиманов. Вопросы, связанные с экологией коралловых рифов, обсуждались в гл. 12.

5. Вновь возникшие системы, связанные с деятельностью человека. Несмотря на то что уменьшение загрязнения лиманов стало насущной необходимостью и что вторичная и третичная обработка отходов (определения этих терминов даны в гл. 16, разд. 3) проводится почти повсеместно, лиманы в городских и индустриальных районах будут, по-видимому, всегда в какой-то степени загрязняться. Важно, таким образом, чтобы мы признали как особую категорию те лиманы, в которых развиты адаптации к искусственным загрязнениям. Эти лиманы следует очень тщательно изучить, чтобы определить пределы устойчивости и выявить те организмы и биологические механизмы, которые помогут человеку в обработке отходов. Эстуарии и лиманы в зависимости от размера системы, характера потока, климатической зоны и типа обладают различной способностью перерабатывать «вырождающиеся» материалы. Так, например, обработанные сточные воды, отходы бумажного производства, отбросы производства пищи из морских объектов и вообще пищевой промышленности, нефтяные загрязнения и порода, вынутая при подводной добыче, могут быть разложены и рассеяны при условии, что: 1) система не подвергается одновременно действию ядохимикатов (инсектицидов, кислот и т. д.) и 2) скорость поступления перерабатываемых материалов поддерживается на низком или умеренном уровне, так что система не подвергается внезапным резким воздействиям при периодических и массивных выбросах этих веществ. Таким

образом, адаптированная система может вынести низкий уровень нефтяного или теплового загрязнения, но массивная утечка нефти гибельна (и непростительна!), особенно для крупных животных, таких, как рыбы и птицы. Из всех искусственных изменений наибольшее влияние оказывает, по-видимому, запруживание лиманов, прекращение «свободной связи с открытым морем» (ключевая часть нашего определения лимана). Нужно признать, что изолированные воды — это экосистемы совершенно особого типа; они даже приблизительно не обладают той устойчивостью к загрязнениям, какой обладают природные системы. Даже устройство непрочных водоемов для культивирования морских пищевых объектов должно планироваться очень осторожно, так как человек должен искусственно поддерживать определенный уровень аэрации, контролировать заболеваемость и продуцирование пищи, иными словами — осуществлять все те функции, которые ранее осуществлялись в проточной системе естественным образом. Морское хозяйство, как и сельское, имеет свою скрытую стоимость и не есть «бесплатный» подарок природы (вспомните обсуждение этого важного положения в гл. 3).

2. БИОТА И ПРОДУКТИВНОСТЬ

Лиманные сообщества в типичном случае представляют собой смесь эндемичных видов (т. е. видов, распространение которых ограничено лиманами), видов, которые входят сюда из моря, и очень небольшого числа видов, осморегуляционные возможности которых позволяют им жить также и в пресноводной среде. Биота даже гипергалинных лиманов — морского происхождения, и никоим образом нельзя считать, что она ведет свое начало от сообщества артемии, свойственного континентальным соленым озерам и очень соленым источникам. Хорошим примером смешанных популяций, состоящих из эндемичных и морских видов, служат популяции промысловых объектов. Пятнистая морская форель (*Cynoscion nubulosus*), например, распространена преимущественно в лиманах, тогда как виды менхадена (*Brevoortia*) встречаются здесь главным образом на ювенильных стадиях. Точно так же большинство промысловых видов устриц и крабов — преимущественно лиманные, тогда как несколько важных промысловых видов креветок живут и размножаются вдали от берега и попадают в эстуарии и лиманы в виде личинок (фиг. 173). Как правило, лиманы служат местом откорма для молоди прибрежного нектона. Здесь молодые растущие живот-



Фиг. 173. Жизненный цикл креветки, использующей лиман как место откорма молоди.
Взрослые креветки размножаются вдали от берега, и ранние личиночные формы (*A* — науплиус, *B* — протозоеа, *C* — мизис, *D* — постмизис) движутся к берегу, к полузакрытому лиману, где личинки более позднего возраста (*E* и *F*) находят необходимые для быстрого роста пищу и надежные укрытия в мелководных заливах, небольших проливах и маршах Половозрелые креветки возвращаются потом в более глубокне проливы и прилежащие районы океаиа, где их добывают промысловыми траулерами

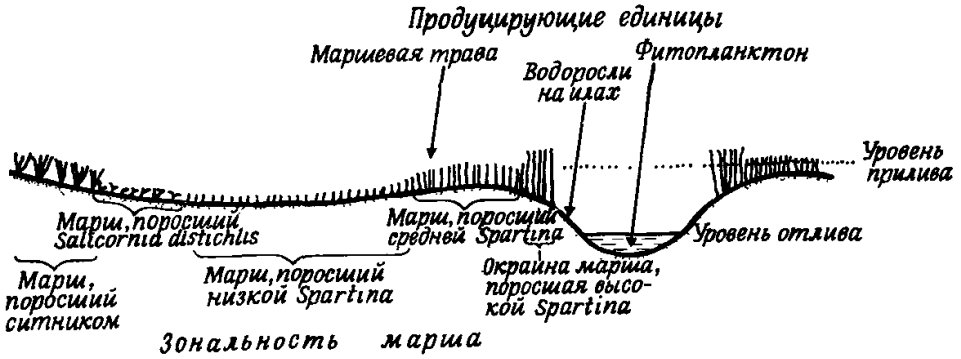
ные успешно развиваются, находя укрытие и обилие пищи. Поскольку промысел таких видов часто ведется вдали от берега, критические фазы жизненного цикла и энергетические связи с ближайшим лиманом не всегда поддаются оценке. Анадромные рыбы, такие, как лосось и угри, также зависят от лиманов, в которых они могут задерживаться на значительное время при миграции из соленой в пресную воду. *Тот факт, что важные промысловые виды, а также виды, являющиеся объектом спортивного рыболовства, в огромной степени зависят от лиманов, представляет собой одно из наиболее важных экономических оснований для сохранения этих местообитаний.* Самая продуктивная и, следовательно, самая важная часть зоны откорма молоди — литораль и примыкающие к ней мелководья — страдают, естественно, первыми от непродуманного вмешательства человека (фиг. 176).

Среди мелких организмов, составляющих основу пищевой цепи, сезонная смена видов представляет собой эффективную адаптацию к характерным для лиманов умеренной зоны сезонным изменениям физических факторов (гл. 5). В общем голопланктон состоит из относительно небольшого числа видов, тогда как мероплапктон (определения этих терминов даны в гл. 12, разд. 5) более разнообразен, что отражает разнообразие бентосных местообитаний. Пищевое поведение консументов часто бывает изменчивым. Широко распространенная кефаль (*Mugil*), виды которой встречаются в лиманах всего мира, может питаться на разных трофических уровнях (У. Одум, 1970а). Профили морских осадков, описанные в предыдущей главе (фиг. 166), особенно развиты в лиманах и имеют здесь решающее значение в метаболизме системы. Вследствие высокого содержания органических веществ в лиманных осадках важную роль играет биогеохимический круговорот серы (гл. 4).

В табл. 9 показано, что лиманы как класс местообитания стоят в одном ряду с такими естественными продуктивными экосистемами, как дождевые тропические леса и коралловые рифы. *Для лиманов характерна тенденция быть более продуктивными, чем море, с одной стороны, и пресноводные бассейны — с другой.* Дополнительные источники энергии, которые обусловливают такую продуктивность, обсуждались в гл. 3 (см. особенно фиг. 30); эти и другие факторы рассматривались в настоящей главе. Теперь мы вновь можем свести воедино причины высокой продуктивности (см. Ю. Одум, 1961; Шельске и Ю. Одум, 1961).

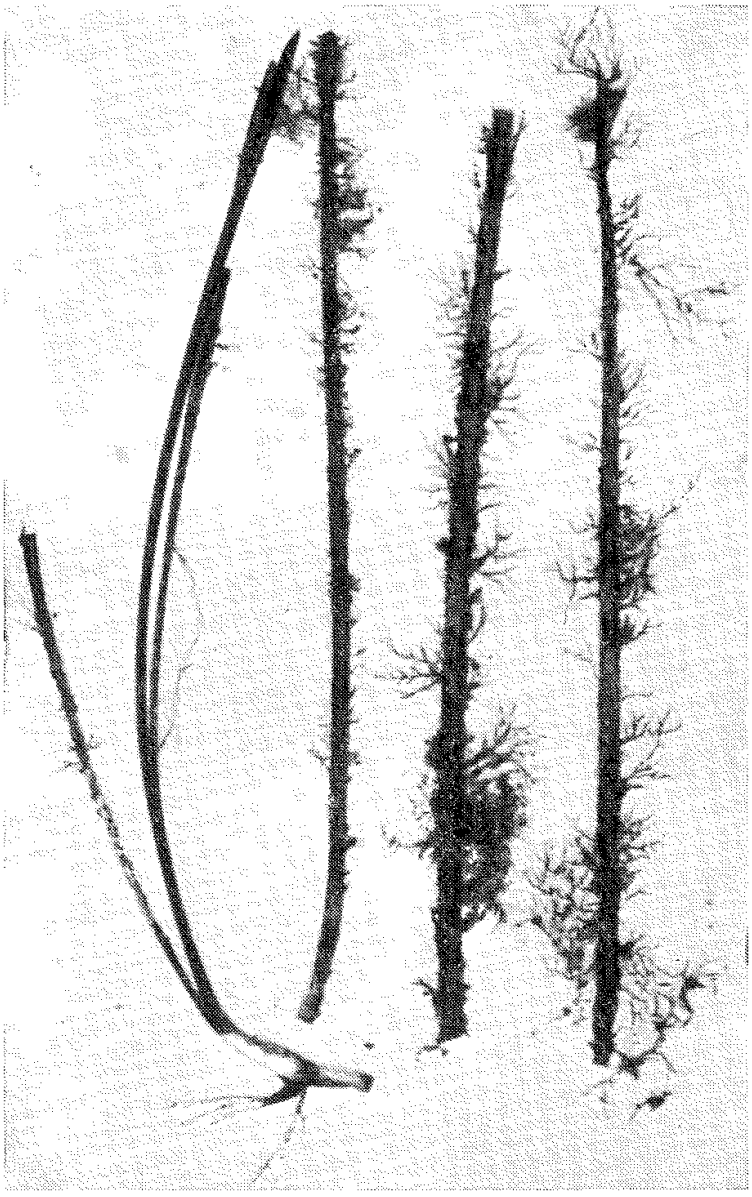
1. Лиман — это ловушка биогенных веществ, частично механическая (особенно в стратифицированных типах, см. фиг. 172), частично биологическая. Как и в коралловых рифах, улавливание и быстрое возобновление биогенных веществ бентосом, образование органических агрегатов и детрита, а также извлечение вследствие деятельности микроорганизмов и глубокого проникновения корней растений или роющих животных биогенных веществ из глубины осадков создают своего рода «самообогащающуюся систему» (см. Кюнцлер, 1961; Помрой и др., 1965, 1969). Как уже отмечалось, эта природная тенденция к эвтрофикации делает лиманы очень восприимчивыми к загрязнениям, так как вредные вещества «захватываются» точно так же, как и питательные (см. о влиянии ДДТ, гл. 3, разд. 4 и вывод на стр. 100).

2. Лиманы извлекают выгоду из разнообразия типов продуцентов, фактически «программирующего» фотосинтез в течение года. В лиманах часто бывают представлены все три типа продуцентов, которые снабжают энергией наш мир, а именно макрофиты (морские водоросли, морские травы и болотные травы), донные микрофиты и фитопланктон. Зональность в распределении этих трех типов продуцентов в одном из лиманов Джорджии показана на фиг. 174. Основным продуцентом здесь является злак засоленных маршей *Spartina alterniflora;* остатками этой



Фиг. 174. Зональность в засоленном марше одного из лиманов в Джорджии.

Показаны три различных типа продуцеитов, прииимающих участие в метаболизме системы. Большая часть марша занята одиим видом растения — *Spartina alterniflora*, для которой характерны, однако, разные жизненные формы, или экотипы, в соответствии с физиографическими условиями. Различиые зоиы *Spartina* отличаются друг от друга характерной для каждой из них продуктивностью и связаниыми с ними популяциями животных как зоны, образованиые разными видами. Весь марш представляет собой функциональную единицу, так как большинство трав марша ие потребляется до тех пор, пока под действием приливов и бактерий не превратится в детрит, который разносится во все части лнмана.



Фиг. 175. Длинный узкий лист взморника (*Zostera*), разрезанный на четыре часги, так что видно развитие эпифитных водорослей на более старых участках (на фиг. справа).

Кроме многоклеточных водорослей, образующих видимые простым глазом пряди, здесь обитают также многочисленные одиоклеточные диатомовые и простейшие; все эти растеиия совместно с мелкими многочисленными животиыми образуют почти полиое микрососбщество, валовая продукция которого равна или превышает продукцию иеколоиизированных или молодых частей взморника (Ю. П. Одум, 1966).

травы, обогащенными микроорганизмами, питаются консументы бухт и проливов (см. рассмотрение пищевых детритных цепей в гл. 3). В более холодных водах эту роль выполняет взморник (*Zostera*) или макрофиты, а в теплых водах — талассия и близкие ей роды. Талассия вносит важный вклад в продуктивность субтропических и тропических лагун (см. Г. Одум, 1957а; 1967; Вуд, У. Одум и Цимен, 1969). Морские травы часто поддерживают большие популяции эпифитных водорослей (Aufwuchs, или перифитон, гл. 11, разд. 2) и мелких животных, которые представляют собой основной источник пищи для обитающих здесь рыб и других представителей нектона. Как показано на фиг. 175, на листьях морской травы можно наблюдать «микросукцессию» с наибольшей биомассой и разнообразием на самых старых листьях.

Значение мелких бентосных водорослей, которые растут не только на макрофитах (фиг. 175), но и на любых типах дна (скала, песок, ил), часто не оценивается должным образом. Помрой (1959), например, установил, что на обитающие в иле водоросли в лиманах Джорджии приходится по меньшей мере треть всей годовой первичной продукции. Результаты его исследований показали, что летом интенсивность фотосинтеза выше всего во время прилива, когда вода охлаждает организмы; зимой же интенсивность фотосинтеза выше всего во время отлива, когда отмели в бухте освобождаются от воды и донные осадки быстро прогреваются солнцем. В результате величина первичной продукции поддерживается приблизительно на постоянном уровне в течение года. Это еще один хороший пример функционального гомеостаза в условиях заметных сезонных изменений освещенности и температуры. Изучая бентосных диатомовых, обитающих в лиманах, Уильямс (1968) обнаружил, что многие из них строят трубочки из ила, в которых передвигаются вверх и вниз в соответствии с режимом освещенности и температуры (пример «поведенческого» приспособления растений). Схема потока энергии в засоленном марше лимана приведена в работе Тила (1962).

3. О важности действия прилива в образовании «дополнительного вклада энергии» в экосистемах с флуктуирующим уровнем воды мы уже говорили. В общем, чем больше амплитуда прилива, тем выше продукционный потенциал; однако это справедливо при условии, что возникающие течения не слишком сильно размывают дно. Движущаяся взад и вперед вода совершает большую часть «работы» по вымыванию отходов и переносу пищи и биогенных веществ, так что организмы могут вести прикрепленный образ жизни, не требующий больших энергетических затрат на экскрецию и улавливание пищи. Скорости, при которых течения из источника дополнительной энергии превращаются в стрессовые агенты, известны нам не так хорошо, как следовало бы. В лиманах, как и в других эвтрофных системах, наблюдаются цветения, которые иногда становятся временным бедствием. К хорошо известным и часто упоминаемым в литературе примерам относятся так называемые *красные приливы* — обширные цветения некоторых панцирных жгутиковых, содержащих красный пигмент (среди прочих — роды *Gonyaulax* и *Gymnodinium*). Красные цветения часто встречаются в виде пятен в лиманах и не приносят никакого вреда (Рагоцкий и Помрой, 1957), но в некоторых местах периодически развиваются цветения чудовищных размеров, которые захватывают прибрежные воды. Тогда эти цветения становятся причиной массовой гибели рыб и других представителей нектона, отравленных выделяемым этими жгутиковыми токсином. По данным Провасоли (1963), выделяемый *Gonyaulax catenella* нейротоксин является одним из самых сильных среди известных ядов. Развивающиеся в огромных количествах сине-зеленые водоросли в морской воде, так же как и в пресной, могут выделять токсины. Вместе с тем многие красные при-

ливы не токсичны; отмечалось даже, что некоторые виды панцирных жгутиковых, обусловливающие красные цветения, охотно поедаются рыбами (У. Одум, 1968а) и оказываются питательными, о чем свидетельствуют эксперименты, в которых ими кормили крыс (Паттон и др., 1967). Пока еще причины красных приливов непонятны, однако многие исследователи полагают, что они развиваются тогда, когда в стабильных условиях в продуктивных водах концентрируются органические биогенные и ростовые вещества (известно, что они требуются этим жгутиковым), продуцируемые, по-видимому, предшествующими цветениями фитопланктона. Красные приливы — это «естественные» явления, которые могут встречаться в далеко отстоящих друг от друга прибрежных районах (и иногда в открытом океане), поэтому считают, что органические загрязнения могут увеличить частоту и жесткость токсичных цветений. Различные теории предложены Райтером, 1955, Хатнером и Мак-Лофлином, 1958, а также Вудом, 1965.

Постоянно считают, что важный вклад в продуктивность эстуариев вносит речной сток, который содержит удобрения, смытые с суши. Это, возможно, и справедливо для тех районов, где сток с суши очень богат (например, в дельте Нила, до того как большие плотины прекратят вынос осадков), но тем не менее реки в общем не «удобряют» эстуарии. Фактически устья рек часто менее продуктивны, чем заливы и лагуны, не имеющие крупных притоков, но обладающие хорошо развитой донной флорой. Райли (1967) собрал данные, свидетельствующие о том, что накапливаемые и возобновляемые в лиманах биогенные вещества поступают первоначально из моря. В то же самое время лиманы часто производят больше, чем сами могут использовать (P больше R), в результате чего происходит вынос, или аутвеллинг, биогенных веществ и органического детрита в океан, как об этом было упомянуто в предыдущей главе. Например, в засоленных маршах лиманов Джорджии образуется так много органического вещества и такое большое количество осадков, что присутствующие биогенные вещества не могут полностью использоваться из-за слабого проникновения света. Эти вещества могут утилизироваться тогда, когда они достигают более светлых удаленных от берега вод. Как показано в табл. 46, прибрежные воды, примыкающие к таким плодородным лиманам, могут быть более продуктивными, чем прибрежные воды, примыкающие к устьям больших рек. Вынос из лиманов мероланктона и детрита может, в частности, повысить вторичную продуктивность прибрежных вод. В общем можно с уверенностью сказать, что

ТАБЛИЦА 46

Сравнение первичной продуктивности прибрежных вод, примыкающих к плодородному лиману с засоленным маршем в Джорджии, с продуктивностью вод, примыкающих к устьям двух больших рек [1]

Район	Первичная продукция[2]	Источник данных
Прибрежная вода вблизи большого лимана с засоленным маршем в Джорджии; в окрестностях рек нет	547	Дж. Томас, 1966
Прибрежная вода, примыкающаяся к устью Миссисипи	288[3]	У. Томас и др., 1960
Устье реки Колумбия	88	Андерсон, 1964
Дельта реки Колумбия	60	
Область подъема холодных вод к северу от устья р. Колумбии	152	

[1] Сокращено, из Ю. Одум, 1968а.
[2] Оценивается в граммах ^{14}C на 1 м² в 1 год.
[3] Рассчитано по измеренню суточной скорости в 0,8 г С/м².

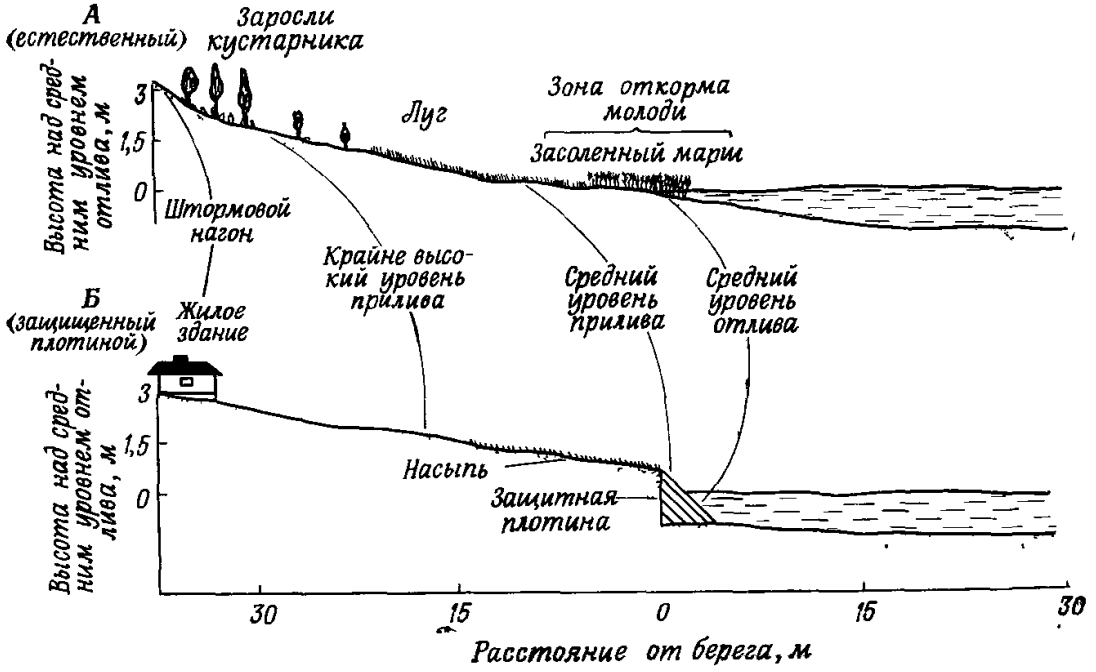
во всех прибрежных водах поддерживается интенсивное рыболовство благодаря, по-видимому, либо 1) «аутвеллингу» из мелководных «зон продукции», либо 2) подъему холодных богатых биогенными веществами придонных вод, либо 3) обеим этим причинам (см. Ю. Одум, 1968а).

3. ПОТЕНЦИАЛ ПРОИЗВОДСТВА ПРОДУКТОВ ПИТАНИЯ

Человек часто не учитывает потенциальную продуктивность лиманов, обычно рассматривая их как никчемные районы, пригодные только для сбрасывания отходов и отбросов, или районы, которые становятся полезными только в том случае, если их либо осушить, либо засыпать, приспособив для использования как части суши. На фиг. 176, в частности, показаны неудачные изменения, разрушающие наиболее продуктивную зону и создающие условия, при которых жилой район становится подверженным действию штормов. После того как приняты во внимание, с одной стороны, двойная стоимость таких изменений (стоимость первоначального строительства и стоимость работ по уходу и исправлению штормовых разрушений) и, с другой стороны, высокий потенциал производства белковой пищи и переработки загрязнений, которым обладает ненарушенный лиман, становится ясным предпочтительность его использования в естественном состоянии. Во многих штатах принят закон, охраняющий это «наилучшее употребление».

Два примера проиллюстрируют потенциал производства морских продуктов питания, которым обладают лиманы, находящиеся в своем более или менее естественном состоянии.

По данным Гопкинса и Эндрьюса (1970), в некоторых лиманах Техаса экономически ценный моллюск *Rangia cuneata* продуцирует в год 2900 кг мяса и 13 900 кг створок с 1 га. Если считать, что калорий-



Фиг. 176. «Защитная дамба» разрушила наиболее важную часть зоны откорма молоди в лимане, но дала возможность строить здесь жилые здания, подверженные, однако, действию ураганов и штормов (Аллен, 1964; В. Одум, 1970б).

Схема заимствована из работы Мока (1966), который сообщает, что 10 мес интенсивного промысла в иенарушенном (*А*) участке лимана в штате Техас дают урожай двух основных промысловых видов креветок соответственно в 2,5 и 14 раз больше, чем в приплотиинном районе того же лимана (*Б*). Это только одни из многочисленных типов изменений, предпринимаемых во имя «прогресса» и «развития», которые непредиамереино нарушают природные ресурсы. Часто это дорого обходится налогоплательщику, поскольку большинство таких мероприятий оплачивается не за счет частных капиталовложений, а за счет государственных или федеральных фондов.

ность 1 г сырого веса составляет 2 ккал, то урожай составит приблизительно 580 ккал на 1 м^2; такой урожай можно получить за счет выращиваемой рыбы в наиболее хорошо организованных рыборазводных прудах с использованием большого количества удобрений (см. табл. 13); следует, однако, помнить, что поля моллюсков требуют притока энергии из прилежащих вод. Культивирование устриц на плотах, как это делается в Японии, позволяет повысить урожай в 5—10 раз по сравнению с тем, который можно получить при эксплуатации диких популяций. Однако такое ведение хозяйства, при котором устрицы подвешены в специальных сетках, выбираемых руками с плота, требует больших затрат ручного труда (т. е. притока энергии людей). Плот площадью 500 м^2 в лиманах, условия в которых наиболее благоприятны для роста устриц, может давать ежегодно урожай в 4 т (сырой вес) очищенного мяса (Бардач, 1968). Плоты могут, по-видимому, не вызывая загрязнения воды, занимать по крайней мере одну четверть поверхности защищенных заливов; в этом случае с 1 м^2 можно получать в год такое количество пищевого белка, которое соответствует 2000 ккал. Фурукава (1968) в обзоре истории и техники выращивания устриц в Японии сообщает, что в настоящее время культивирование на плотах фактически вытеснило все другие методы культивирования двустворчатых моллюсков в этой стране. Только в Хиросимском заливе производство мяса устриц возросло с 20 тыс. т (сырой вес) в 1950 г. до 240 тыс. т в 1965 г.; это превышает урожай, получаемый с диких устричников всей Японии.

Однако, прежде чем вы возьмете логарифмическую линейку и начнете, исходя из приведенных цифр, вычислять, какое количество мяса устриц могут дать лиманы всего мира, вспомните, что такие большие местные сборы урожая зависят от огромной (и точно еще не установленной) площади прилежащих вод. Устричные «фермы», таким образом, будут расширяться, и их плотность будет соразмерной, если естественная продукционная способность, так же как и другие исходные свойства лиманов, не будут нарушены. Здесь следует соблюдать принцип «хорошего понемногу». При условии, что мы будем планировать урожай в приемлемых с экологической точки зрения границах, культивирование устриц и других моллюсков на плотах — весьма разумный путь использования естественной продуктивности лиманов. Так как устрицы чувствительны к загрязнениям, то капиталовложения в такие культуры могут сдерживаться также загрязнениями.

Устричное хозяйство в США подвержено превратностям судьбы. Прежде эта отрасль хозяйства процветала во многих районах, но загрязнения, дноуглубительные и насыпные работы, сокращение «посевных» запасов почти уничтожили ее. Так как человечество испытывает белковый голод, интерес к японской системе культивирования моллюсков на плотах и к прудовым культурам креветок и рыб (также хорошо развитым в Японии и других восточных странах, см. Хиклинг, 1962) возрастает, несомненно, и в Соединенных Штатах. Для реализации потенциальных возможностей мы должны понять насущную необходимость двух факторов: 1) физическое разрушение лиманов должно быть остановлено и их биологическая пригодность должна быть восстановлена посредством уменьшения загрязнений и 2) должно быть широко признано, что эстуарное хозяйство не только основано на принципах, полностью отличающихся от принципов наземного хозяйства; внимание всегда должно быть обращено на другие пути использования лиманов, с которыми может прийти в конфликт морское хозяйство. Таким образом, в отличие от кукурузного поля лиман должен служить и другим нуждам, помимо выращивания пищи (т. е. отдыху, навигации и т. д.). Национальный научный фонд выдвинул недавно программу «морских

субсидий» для университетов в надежде, что ориентированные на практику исследования дадут для марикультуры то же, что их коллеги из «земельной дотации» сделали в течение последнего столетия для сельского хозяйства. Определенно одно: морское и лиманное хозяйство — это не то, что должны отваживаться предпринимать неопытные и необученные лица или группы лиц.

4. РЕЗЮМЕ

Лиман — хороший пример ассоциированной системы, в которой достигнуто надежное равновесие между физическими и биотическими компонентами и как следствие этого — высокий уровень биологической продуктивности. Он состоит из нескольких основных подсистем, связанных друг с другом приливами и течением воды, которое приводится в движение гидрологическим циклом (речной сток) и приливным циклом; оба цикла предоставляют дополнительные источники энергии для системы в целом. К главным подсистемам относятся: 1) мелководная продукционная зона, в которой интенсивность первичного продуцирования превышает интенсивность дыхания сообщества; сюда входят рифы, отмели, заросли водорослей или морских трав, подушки водорослей и засоленные марши; эта подсистема экспортирует энергию и биогенные вещества в более глубокие воды лимана и воды примыкающего берегового шельфа; 2) подсистема осадков в более глубоких каналах, проливах и лагунах, в которых дыхание превышает продукцию и которые используют оформленное и растворенное органическое вещество из продукционной зоны; здесь регенерируются, циркулируют и сохраняются биогены, а также образуются витамины и регуляторы роста; 3) планктон и нектон, которые свободно перемещаются между двумя фиксированными подсистемами, продуцируя, превращая и перенося биогенные вещества и энергию во время, соответствующее суточным, приливным и сезонным периодичностям. Эта подсистема способна быстро реагировать на локальное обилие или бедность доступных ресурсов.

Человек всегда должен рассматривать лиманы как среду с «многоцелевым использованием». Это значит, что при противоречивых запросах компромиссы должны способствовать благополучию целого (см. гл. 9, разд. 3 и фиг. 128). Поскольку «каждый» (человек или организм) живет вниз по течению от каждого, изменение или загрязнение в одной точке влияет на удаленные точки в направлении и прилива, и отлива и даже на прилежащие части океана. Таким образом, всю экосистему лимана необходимо регулировать, вести на ней хозяйство, ограничивать и использовать в интересах человека, исходя из того, что лиман представляет собой единое целое. В противном случае лиманы могут лишь протерпеть «трагедию общин» (см. гл. 8, стр. 316 и Хардин, 1968).

Глава 14

Экология суши

1. НАЗЕМНАЯ СРЕДА

Перейдем теперь к рассмотрению суши — той из трех главных сред обитания, которая по праву считается наиболее разнообразной как во времени, так и в пространстве. Не желая повторяться, мы здесь лишь упомянем о контрасте между экосистемой «открытых вод» (такой, как океан с его малой биомассой) и наземной экосистемой с большой растительной биомассой; контраст этот неоднократно подчеркивался на протяжении первой части (см. особенно гл. 2). Присущая наземной среде фиксированная биологическая структура сообщила экологическим исследованиям этой среды характерную тенденцию — делать акцент на принципах организации популяций и сообществ и процессах самостоятельного развития (т. е. экологической сукцессии). Эти принципы подробно излагались в гл. 6—9, где приводилось много примеров, имеющих отношение к наземной среде. Продуктивность наземных экосистем рассматривалась в гл. 3, а общие физические характеристики этой среды были приведены в гл. 5 (разд. 5). Поэтому здесь мы остановимся главным образом на составе и географической изменчивости наземных сообществ, отметив некоторые особенно характерные черты метаболизма наземных экосистем.

Сравнивая сушу и воду как местообитания, нужно иметь в виду следующие основные положения:

1. Влажность сама по себе становится на суше важным лимитирующим фактором; наземные организмы постоянно сталкиваются с проблемой потери воды; транспирация, или испарение воды, с поверхностей растений — процесс рассеяния энергии, присущий только наземной среде (см. гл. 2, разд. 1).

2. Колебания температуры выражены в воздушной среде значительно сильнее, чем в водной. Вместе с тем быстрая циркуляция воздуха в глобальном масштабе приводит к непрерывному перемешиванию и определяет поразительное постоянство содержания кислорода и углекислого газа (по крайней мере до тех пор, пока сюда не вмешивается человек).

4. Почва служит для организмов твердой опорой, которой не может им обеспечить воздух. В процессе эволюции у наземных растений и животных развились прочные скелеты, а у животных еще и специальные средства локомоции.

5. Суша в отличие от океана не непрерывна; различные географические преграды (горы, реки, пустыни) ограничивают свободное перемещение организмов.

6. Характер субстрата, хотя он важен и в водной среде (как отмечено в гл. 11 и 12), имеет особенно большое значение для наземной среды. Почва (но не воздух) является источником самых разнообразных биогенных веществ (нитратов, фосфатов и т. д.), она представляет со-

бой высокоразвитую экологическую подсистему (см. гл. 5, разд. 4, а также гл. 20).

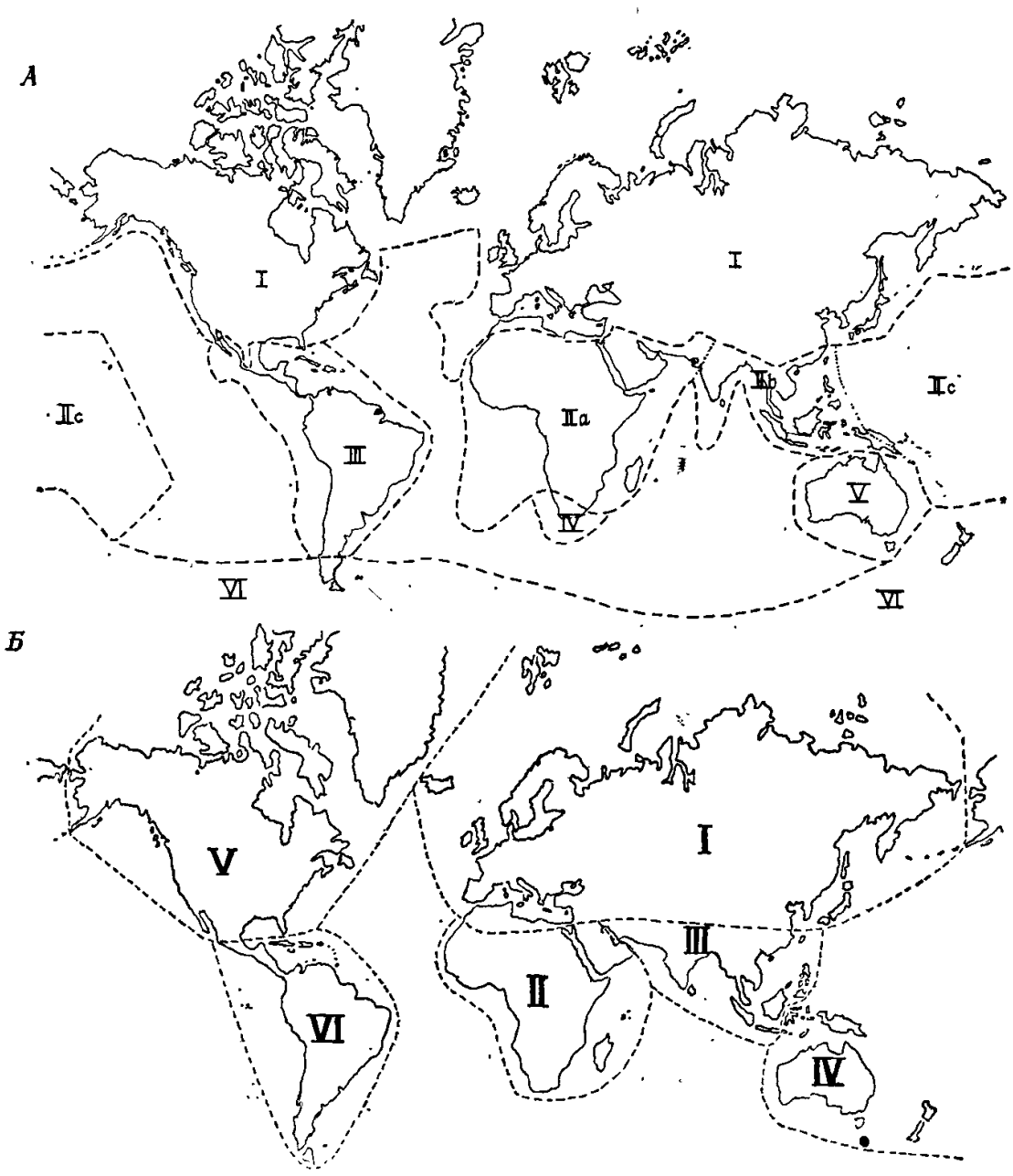
В общем мы можем думать о климате (температура, влажность, свет и т. д.) и субстрате (физиография, почва и т. д.) как о двух группах факторов, которые вместе с популяционными взаимодействиями определяют характер наземных сообществ и экосистем.

2. НАЗЕМНАЯ БИОТА И БИОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ОБЛАСТИ

На суше эволюция характеризуется развитием высших таксономических групп как в растительном, так и в животном царствах. В результате на суше в настоящее время доминируют наиболее сложные и специализированные из всех организмов, а именно семенные растения, насекомые и теплокровные позвоночные. К последним относится и человек, популяция которого год от года разрастается и оказывает все большее влияние на биосферу вообще и на наземные экосистемы в частности. Это не значит, что низшие (с эволюционной точки зрения) формы, такие, как бактерии, грибы, простейшие и т. п., отсутствуют или не имеют значения; напротив, микроорганизмы играют жизненно важную роль во всех экосистемах.

Хотя человек и тесно связанные с ним организмы (культурные растения и домашние животные, крысы, мухи и патогенные бактерии!) широко распространены по всей Земле, в каждой континентальной области существует, как правило, своя особая фауна и флора. Острова часто резко отличаются в этом отношении от материка. Ясно, что эволюция наземных сообществ представляет особый интерес для биогеографии. Поняв это, А. Уоллес — автор одной из первых формулировок концепции естественного отбора (которую он дал независимо от Дарвина) — предложил и одну из ранних классификаций биогеографических областей. Как видно из фиг. 177, флористические области, выделенные географами растений, совпадают с фаунистическими областями зоогеографов. Разница лишь в том, что первые выделили Капскую провинцию в Южной Африке в самостоятельную крупную область. На небольшой площади ЮАР распространена крайне богатая флора, насчитывающая более 1500 родов, из которых 500 (30%) эндемичны, т. е. нигде больше не встречаются. Многие из этих уникальных видов широко культивируются в садах Европы. Если рассматривать растения и животных вместе, то самой изолированной оказывается австралийская область; за ней следует Южная Америка. Для обеих этих областей характерно большое число эндемичных видов. Как отдельную область иногда рассматривают Мадагаскар, который долгое время был отделен от Африки.

Как отмечалось в гл. 8, организмы, занимающие одну и ту же экологическую нишу в сходных сообществах разных биогеографических областей, считаются *экологическими эквивалентами,* не будучи даже близкородственными таксономически. Например, кактусы (сем. Cactaceae), широко представленные в пустынях Нового Света, полностью отсутствуют в Старом Свете, но молочаи (сем. Euphorbiaceae) африканских пустынь выглядят точно так же, как кактусы; это суккуленты с точно такими же колючками, как у кактусов. Столь же поразительные примеры можно привести и из животного мира. Следует подчеркнуть, что вследствие дискретности наземной среды сходные сообщества нередко состоят из разных видов. Интересно сравнить фиг. 177 с картой сообществ (фиг. 183). В качестве общих обзоров можно рекомендовать



Фиг. 177. Биогеографические области земного шара по данным геоботанических и зоогеографических карт.

А. Карта флористических областей (по Гуду, 1953): *I* — бореальная; *II* — палеотропическая с подобластями (*а* — африканская, *в* — индо-малайская, *с* — полинезийская); *III* — неотропическая; *IV* — южно-африканская; *V* — австралийская; *VI* — антарктическая. *Б.* Зоогеографические области (по Бофорту, 1951): *I* — палеарктическая; *II* — эфиопская (африканская); *III* — восточная; *IV* — австралийская; *V* — неарктическая; *VI* — неотропическая. Области *I* и *V* часто объединяют в голарктическую область, так как между ними происходит довольно активный обмен фаунами.

книги Ньюбиджина (1936) и Данзеро (1957) по биогеографии; Кейна (1944), Полунина (1960) и Гуда (1964) по географии растений; Хабса (ред.) (1958); Гессе и др. (1951) и Удварди (1969) по географии животных. Важным вкладом в биогеографию островов является уже упомянутая в гл. 9 маленькая, но интереснейшая книга Мак-Артура и Уилсона (1967).

Как и вообще в экологии, человек вольно или невольно изменяет географическое распространение растений, животных и микробов. Он постоянно экспериментирует с интродукциями, несмотря на то что многие из них оказываются безуспешными; он несет большие экономические потери от вредителей, которыми часто оказываются перемещенные виды (гл. 7). На отдаленных островах и континентах произошла почти полная замена эндемичных видов интродуцированными вариететами. Так,

большинство певчих птиц, которые встречаются на Гавайских островах, интродуцированы. (Элтон (1958) опубликовал превосходный обзор «экологии нашествий».)

3. ОБЩАЯ СТРУКТУРА НАЗЕМНЫХ СООБЩЕСТВ

Наземные организмы так разнообразны, что упрощенная классификация жизненных форм и соответствующих местообитаний по типу «бентос — планктон — нектон» (гл. 11, разд. 2), широко применяемая в отношении водных организмов, здесь не применяется. Такая классификация наземных сообществ была бы полезной, но для этого необходимы дополнительные исследования. При рассмотрении биотической структуры наземных сообществ мы можем прибегнуть к основной трофической классификации. Общая классификация главных пищевых ниш, т. е. автотрофно-гетеротрофные ряды, целиком применима к наземным сообществам.

Автотрофы. Главная особенность наземных сообществ — это присутствие и обычно доминирование крупных сосудистых зеленых растений, которые не только являются главными производителями пищи, но и предоставляют убежища другим организмам и играют важную роль в укреплении и изменении почвы. Хотя почвенные водоросли имеют определенное экологическое значение, их роль на суше ничтожна по сравнению с фитопланктоном в водной среде. В отличие от большинства водных растений, которые нуждаются в витаминах или других органических питательных веществах, основные продуценты суши — строгие, или облигатные, автотрофы, которым нужен только свет и минеральное питание. Однако наземные растения могут зависеть в своем питании от микроорганизмов по другим путям; мы видели это на примере микоризы (см. гл. 4, разд. 6, и гл. 7, разд. 19). *Растительность* — этот термин обычно используют для обозначения всей совокупности растений того или иного района — представляет собой такой характерный признак, что, как правило, служит основой классификации и наименования наземных сообществ; за основу классификации водных сообществ принимается обычно физическая среда.

Существует множество жизненных форм, отражающих адаптацию наземных растений к самым разнообразным ситуациям. Такие термины, как «травянистый», «деревянистый» или «дерево», «кустарник», «злак» и «разнотравье» (последнее включает и травы, не относящиеся к злакам), часто используются и служат основой для характеристики главных наземных сообществ, которые будут описаны в этой главе. Известны другие термины, относящиеся к физиологическим формам растений, например «гидрофит», «мезофит», «ксерофит» и «галофит». Наиболее подробную с флористической точки зрения классификацию жизненных форм, получившую широкое распространение, предложил Раункиер (1934). Эта классификация основана на положении почки возобновления и наличии соответствующего приспособления для переживания неблагоприятного времени года. Различают следующие 6 групп жизненных форм (фиг. 178).

Эпифиты, «воздушные» растения; не имеют корней в почве.

Фанерофиты, надземные растения; почки возобновления находятся на вертикально расположенных побегах. Пять подгрупп охватывают деревья, кустарники, стеблевые суккуленты, травянисто-стеблевые и лианы.

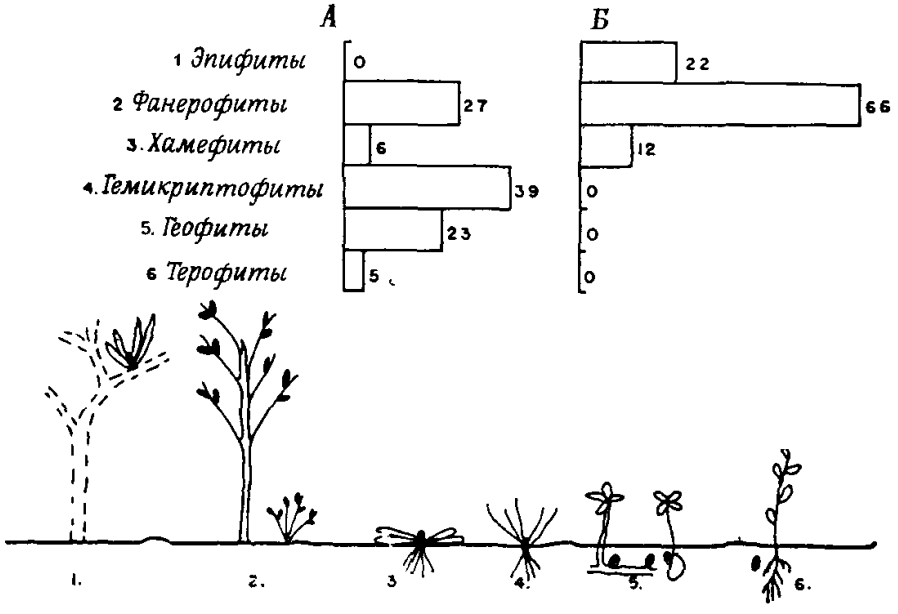
Хамефиты, «поверхностные» растения; почки возобновления расположены близ земли.

Гемикриптофиты, дернообразующие растения; почки возобновления находятся на уровне почвы или непосредственно под ее поверхностью.

Криптофиты, или *геофиты,* подземные растения; зимующие почки скрыты в земле (клубневые или корневищные растения).

Терофиты, однолетние растения; жизненный цикл заканчивается за один вегетационный период; неблагоприятное время года переживают в виде семян.

В целом этот ряд отражает некоторую возрастающую адаптацию к неблагоприятным условиям температуры и влажности. Как явствует из фиг. 178, большинство видов, обитающих в тропическом дождевом лесу, относится к фанерофитам и эпифитам, тогда как в более северных лесах большая доля приходится на «защищенные» жизненные формы. Флора пустынных и альпийских районов представлена преимущественно однолетними растениями. Однако при изучении конкретной ситуации не следует исходить из предположения, что соотношение видов различных групп служит индикатором климата, так как эдафические факторы и стадии сукцессии сильно влияют на состав жизненных форм (Кейн, 1950). Классификация Раункиера особенно удобна для экологического описания, когда при рассмотрении группы принимается во внимание ее количественное развитие и значение в сообществе, причем учитывается не только число видов, но и число особей (Кейн, 1945; Стерн и Бьюелл, 1951). Так, во многих пустынях большинство видов может быть представлено однолетними растениями, однако наиболее важную часть растительности с точки зрения биомассы и годовой продукции сухого вещества составляют несколько видов кустарников. Иными словами, спектр жизненных форм растительности (сообщества) не обязательно совпадает со спектром жизненных форм флоры. Здесь уместно подчеркнуть разницу между экологическим термином «растительность», под которым имеют в виду растительный покров, реально существующий в том или ином конкретном районе, и термином «флора», что означает перечень таксономических единиц, которые могут быть найдены в этом районе. Интересно отметить, что, хотя в применении к животному цар-



Фиг. 178. Жизненные формы наземных растений по Раункиеру.

Внизу схематически показаны 6 жизненных форм; их почки возобновления (или семена) изображены в виде черных пятнышек (из Браун-Бланке, 1932). Вверху проведено сравнение распределения (в процентах) жизненных форм в лесу умеренной зоны и в тропическом лесу (из Ричардса, 1952). *А.* Листопадный лес (в Центральной Европе). *Б.* Дождевой лес (Гайана). Обратите внимание, что все жизненные формы дождевого леса (где не бывает неблагоприятных холодных или засушливых периодов) имеют «открытые» почки, тогда как у северного леса почки возобновления чаще находятся под землей.

ству существует термин «фауна», соответствующий термину «флора», терминологический эквивалент для обозначения экологического распределения животных — «животность» (Удварди, 1969) — не привился.

Фаготрофные (макро-)консументы. Соответственно большому числу ниш, представленных растительностью, для наземных сообществ характерно крайнее разнообразие животных-консументов. К первичным консументам относятся не только мелкие организмы, например насекомые, но и очень крупные травоядные, а именно копытные млекопитающие. Последние представляют собой уникальную особенность наземных сообществ; им почти нет эквивалента в водных сообществах (разве что крупные растительноядные черепахи). Таким образом, «пасущиеся» животные суши очень далеки по размерам и структуре от «пасущихся» в воде, т. е. зоопланктона. Так как наземные автотрофы производят много пищи с низкой питательной ценностью (целлюлоза, лигнин и т. д.), детритофаги играют в наземных сообществах не последнюю роль (см. гл. 3).

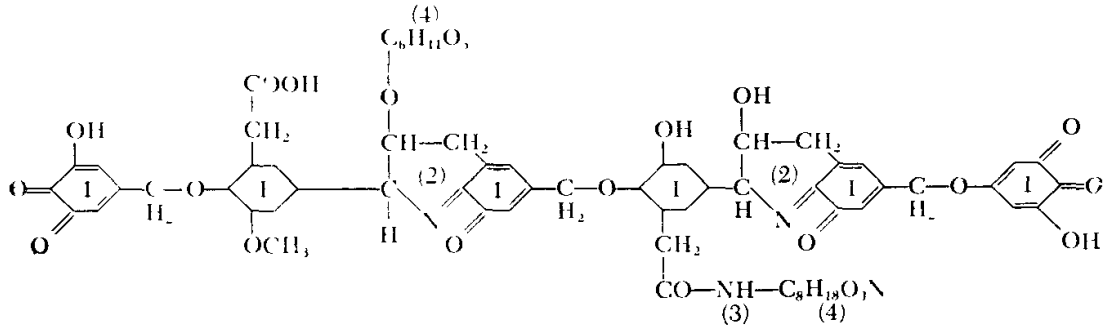
Еще одна важная особенность наземных сообществ — это большое разнообразие и обилие насекомых и других членистоногих. Изучение экологии насекомых претерпело интересную эволюцию. В XIX и в начале XX в. главное внимание уделялось естественной истории и жизненным циклам; были также начаты важные работы по популяционной экологии (гл. 7). С созданием ДДТ энтомологические лаборатории практически превратились в химические; экологическое изучение насекомых было почти всеми заброшено, за исключением тех исследователей, которые работали с лабораторными культурами. Теперь, когда оживился интерес к биологическому контролю насекомых, энтомологические отделы снова обратились к экологии и полевые исследования опять вошли в моду. Превосходный обзор экологии насекомых можно найти в книге Кларка и др. (1967).

Из других таксономических групп, которые весьма интенсивно изучались в поле, следует упомянуть птиц, которых можно встретить практически в любом наземном сообществе и которые представляют собой весьма благодарный материал для экологических исследований.

Сапротрофы, или **микроконсументы.** К организмам, которые осуществляют «минерализацию органического вещества» и выполняют в наземной среде другие ценные функции (гл. 2), относятся главным образом бактерии и грибы, а также простейшие и другие мелкие животные. Ключевые роли специализированных микроорганизмов, таких, как азотфиксирующие бактерии, грибы микоризы и анаэробные бактерии, обсуждались в гл. 2, 4 и 7. *Разлагающие микроорганизмы* можно рассматривать как четко очерченную функциональную или экологическую группу, состоящую из следующих четырех таксономических единиц: 1) грибы, в том числе и плесени; 2) гетеротрофные бактерии, спорообразующие и неспорообразующие; 3) актиномицеты — жгутиковые микроорганизмы с некоторыми морфологическими признаками грибов; 4) почвенные простейшие, в том числе амебы, инфузории и бесцветные жгутиковые. Эти формы встречаются в наземных сообществах повсюду, но их особенно много в самых верхних слоях почвы (включая подстилку). Процесс разложения растительных остатков, на который расходуется значительная доля респираторной активности сообщества, во многих наземных экосистемах осуществляется рядом последовательно функционирующих микроорганизмов (Кононова, 1961).

Плесневые грибы и неспорообразующие бактерии ⟶ Спорообразующие бактерии ⟶ Целлюлозные миксобактерии ⟶ Актиномицеты.

Две первые группы используют легче разлагаемые органические вещества, такие, как сахара, аминокислоты и простые белки. Затем начинают свою «работу» над более стойкими соединениями целлюлозные бактерии, актиномицеты же имеют прямое отношение к *гумусу*. Гумус, как сказано в гл. 2, — это темный, желто-коричневый очень стойкий конечный продукт второй стадии разложения — стадии *гумификации* (первую стадию мы обозначали как стадию образования корпускулярного детрита). Возможная модель структуры молекулы гуминовой кислоты показана ниже.



Здесь видны ее основные особенности — ароматические кольца (*1*), циклический азот (*2*), азотсодержащая боковая цепь (*3*) и углеводные остатки (*4*), которые придают гуминовым веществам относительно высокую устойчивость.

Третья стадия разложения, *минерализация гумуса,* протекает в холодных регионах очень медленно, а в теплых областях или там, где почва хорошо аэрирована (например, на пашне), значительно быстрее. Как отмечалось выше (гл. 2, разд. 3), об организмах, участвующих в разрушении гумуса, и о протекающих при этом химических процессах известно очень мало. Полагают, что микроорганизмы и их ферменты отличаются от тех, которые принимают участие в двух первых стадиях разложения (более подробно об этом см. в гл. 19).

Значение почвенных простейших окончательно не установлено, но, как было сказано в гл. 2 (фиг. 12), известно, что они выполняют ряд важных функций. Даже те простейшие, которые пожирают бактерий (например, инфузории), могут ускорять разложение, стимулируя рост и метаболизм своих жертв! В процессе разложения древесины (лигнина) участвуют несколько иные микроорганизмы, чем приведенные выше. В разложении лигнина, по-видимому, более важна роль грибов.

Как неоднократно подчеркивалось на протяжении всей книги, ни численность организмов, ни биомасса не могут служить показателем того, что́ делают мелкие организмы или как быстро они это делают. В продуктивных наземных экосистемах численность микроорганизмов-редуцентов достигает 10^{12}—10^{15} на 1 м^2, а биомасса — 10—100 г на 1 м^2 (табл. 2) (само собой разумеется, что в пустынях или других лимитированных средах эти величины много меньше). Дело не только в том, что измерение биомассы сопряжено с серьезными трудностями, но и в том, что такие измерения весьма мало информативны. Значительно целесообразнее производить количественную оценку функций — интенсивности дыхания, скорости разложения субстрата; некоторые аспекты этого будут рассмотрены в этой главе и в гл. 19.

В регуляции активности редуцентов особенно важную роль играют температура и вода, так как эти факторы в наземной среде более вариабельны, чем в водной; легко понять, почему процессы разложения в почве часто протекают спорадически. Большинство бактерий и грибов нуждаются в микроклимате с большим содержанием воды, чем то, какое нужно корням высших растений. Следовательно, в регионах с про-

должительными сухими периодами (или продолжительными холодными периодами) годовая продукция экосистемы очень часто превосходит годовое разложение даже в «климаксной» растительности. Как отмечено в гл. 5 (разд. 5), в этих ситуациях периодические пожары играют ту же роль, что и микробное разложение, удаляя избыток накопившейся мертвой древесины и подстилки. Полное предотвращение пожаров в таких экосистемах, как заросли чапарраля в Калифорнии, не лучшим образом отвечало бы интересам человека или экосистемы; небольшие периодические пожары помогают разлагающим микроорганизмам в их деятельности и предупреждают большие пожары, которые способны отбросить сукцессию далеко назад.

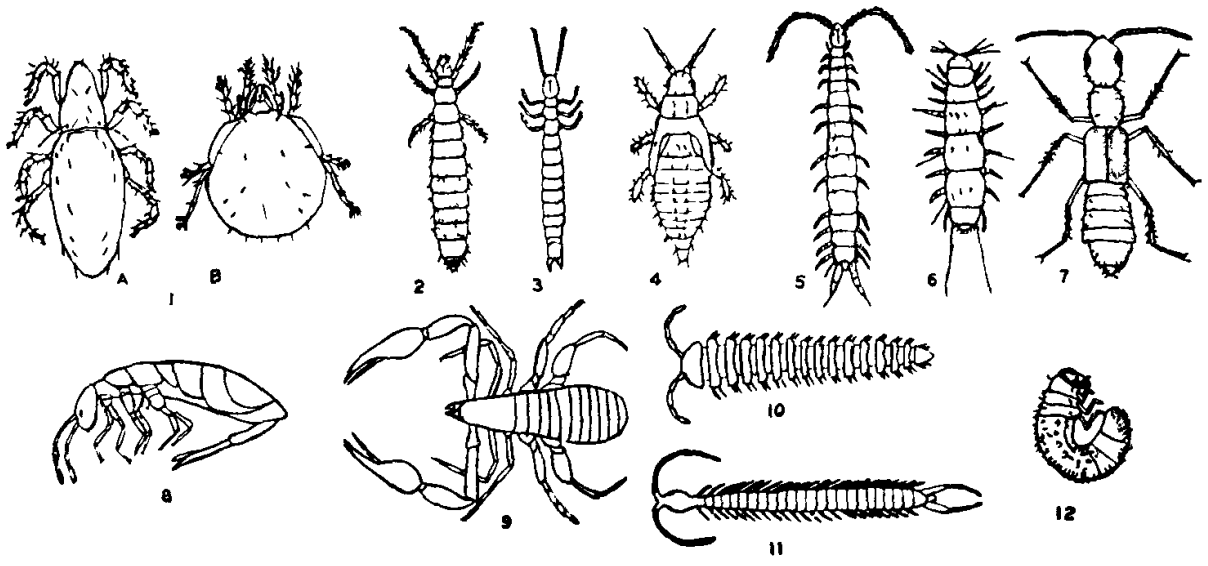
В наземной среде отчетливо выражены два основных яруса, присущие любой полной экосистеме: аутотрофный и гетеротрофный, а говоря обычным языком — это растительность и почва. Рассмотрим кратко каждый из них как подсистему, начав с почвы.

4. ПОЧВА

Физиография почвенного профиля была описана в гл. 5 (см., в частности, фиг. 53 и 54), так что здесь нам остается лишь рассмотреть структуру почвенного сообщества и некоторые данные о его метаболизме. Почвенные организмы удобно классифицировать по размерам, так как связь метаболизма с размером (гл. 3, разд. 5) определяет взятие проб и методы исследования. Исходя из размера, различают три группы (Фентон, 1947).

1. *Микробиота,* куда относятся почвенные водоросли (большинство зеленых и сине-зеленых), бактерии, грибы и простейшие. Этот компонент был рассмотрен в предыдущем разделе, а его вклад в общий метаболизм почвы описан ниже. В общем гетеротрофная микробиота — это основное звено детритной пищевой цепи, которое находится между растительными остатками и почвенными животными.

2. *Мезобиота,* к которой относятся нематоды, энхитреиды, мельчайшие личинки насекомых и микроартроподы; из последних в почве чаще всего присутствуют клещи и ногохвостки. На фиг. 179 показаны некото-



Фиг. 179. Представители членистоногих мезобиоты подстилки и почвы, которых обычно выделяют из проб с помощью вороники Берлиза.

1 — два панцирных клеща (*А — Eulohmannia, Б — Pelops*); *2* — протура (*Microentomon*); *3* — клещехвостка (*Japyx*); *4* — трипс, *5* — сколопендрелла (*Scolopendrella*); *6* — *Pauropus*; *7* — хищный жук (Staphylinidae); *8* — ногохвостка (*Entomobrya*); *9* — лжескорпион; *10* — многоиожка из класса Diplopoda; *11* — многоножка из класса Chilopoda; *12* — хрущ — личинка пластинчатоусого жука

рые из характерных организмов, которые легко извлекаются из почвы с помощью воронки Берлиза или сходной с ней воронки Тулльгрена. В эти воронки помещают пробы почвы, взятой в поле без нарушения нормальной структуры, и выгоняют из них организмы, воздействуя теплом и светом до тех пор, пока они не упадут в склянку с консервирующим веществом. Подобно планктонной сети, воронка Берлиза отличается избирательностью и не позволяет получить все компоненты. Нематоды, которые обычно находятся в почве в изобилии, плохо выгоняются при действии света и тепла. Если же воронку заполнить теплой водой, а почву поместить в сетку или марлю, то нематоды выгоняются из почвы и падают на дно сосуда (воронка Бергмана). Для исследования энхитреид удобно пользоваться модификацией воронки, в которой тепло и вода подаются снизу. Численность и биомасса трех основных компонентов мезобиоты из двух резко различающихся почв Дании приведены в табл. 47. При получении этих данных для каждого компонента использовали наиболее эффективный метод экстракции.

Из табл. 47 видно, что микроартроподы и энхитреиды исчисляются тысячами на 1 м^2, нематоды же — миллионами. По биомассе эти три группы мезобиоты различаются в почвах Дании незначительно (от 1 до 13 г на 1 м^2). Численность почвенных микроартропод в «залежи» (заброшенные сельскохозяйственные угодья) Мичигана колеблется около 150 000 на 1 м^2, биомасса оценивается примерно в 1 г (Хейрстон и

ТАБЛИЦА 47

Численность и биомасса трех основных компонентов мезобиоты из двух резко различающихся почв Дании (по Овергард-Нильсену, 1955)

Местообнтание	Энхитренды		Нематоды		Микроартроподы	
	численность на 1 м^2 1000	бномасса, г/м^2	чнслеиность на 1 м^2 1000	биомасса, г/м^2	численность на 1 м^2·1000	биомасса, г/м^2
Почва пастбищ (с мягким гумусом, мюлль)	11—45	1—3	10000	13,5	48	2
Почва верещатника (с грубым гумусом, мор)	50	7	1 500	2	300	4—5

Бейерс, 1954). В то время как мезобиота питается преимущественно детритом и бактериями, некоторые формы, особенно из клещей и насекомых, являются хищниками. Как явствует из фиг. 28, соотношение хищников и жертв среди почвенных членистоногих такое же, как и в растительном сообществе.

Изучая почвенных нематод, Овергард-Нильсен (1949, 1949а) установил, что их плотность колеблется в пределах от 1 до 20 млн. на 1 м^2. Многие нематоды питаются, по-видимому, бактериями, другие (до 40%) — корнями растений и почвенными водорослями и не более 2% питаются другими животными. Особенно много нематод в мюллевой (неорганической) почве, где их биомасса равна биомассе дождевых червей; в этом случае, однако, их дыхание должно быть в 10 раз выше дыхания таких более крупных животных, как дождевые черви (Овергард-Нильсен, 1949а). В ряде сельскохозяйственных районов некоторые виды нематод являются опасными паразитами корней растений; устранить же их из зараженной почвы очень трудно. Наилучший способ борьбы с нематодами — севооборот. В отличие от нематод микроартроподы и энхитреиды достигают максимальной биомассы в лесных и органических почвах (табл. 47).

3. К *макробиоте,* кроме корней растений, относятся крупные насекомые, дождевые черви (Lumbricidae) и другие организмы, которые лег-

ко сортировать вручную. В эту группу можно включить также роющих позвочных, таких, как кроты, суслики и мешотчатые крысы. Очень часто наибольшим по биомассе компонентом почвы бывают корни растений, но, так как их метаболизм в расчете на 1 г веса бывает обычно относительно низким, их вклад в дыхание почвы может быть меньшим, чем вклад разлагающих микроорганизмов. Сухой вес корней в климаксной прерии составляет примерно 1000 г/м^2 (Уивер, 1954), а в лесу — 3000 г/м^2 или более (фиг. 16, *Б*). Исследования с использованием в качестве метки радиоактивного фосфора показали, что в любое данное время некоторая часть корневой системы злаков неактивна (Бартон и Комар, 1957).

Многие насекомые обитают в почве лишь временно, в период зимовки или окукливания. Дождевые черви, подобно нематодам, наиболее многочисленны в неорганических почвах, особенно в известково-глинистых, где их плотность может достигать 300 на 1 м^2. Макробиота играет весьма важную роль в перемешивании почвы и поддержании ее особой консистенции — это своего рода «живая губка».

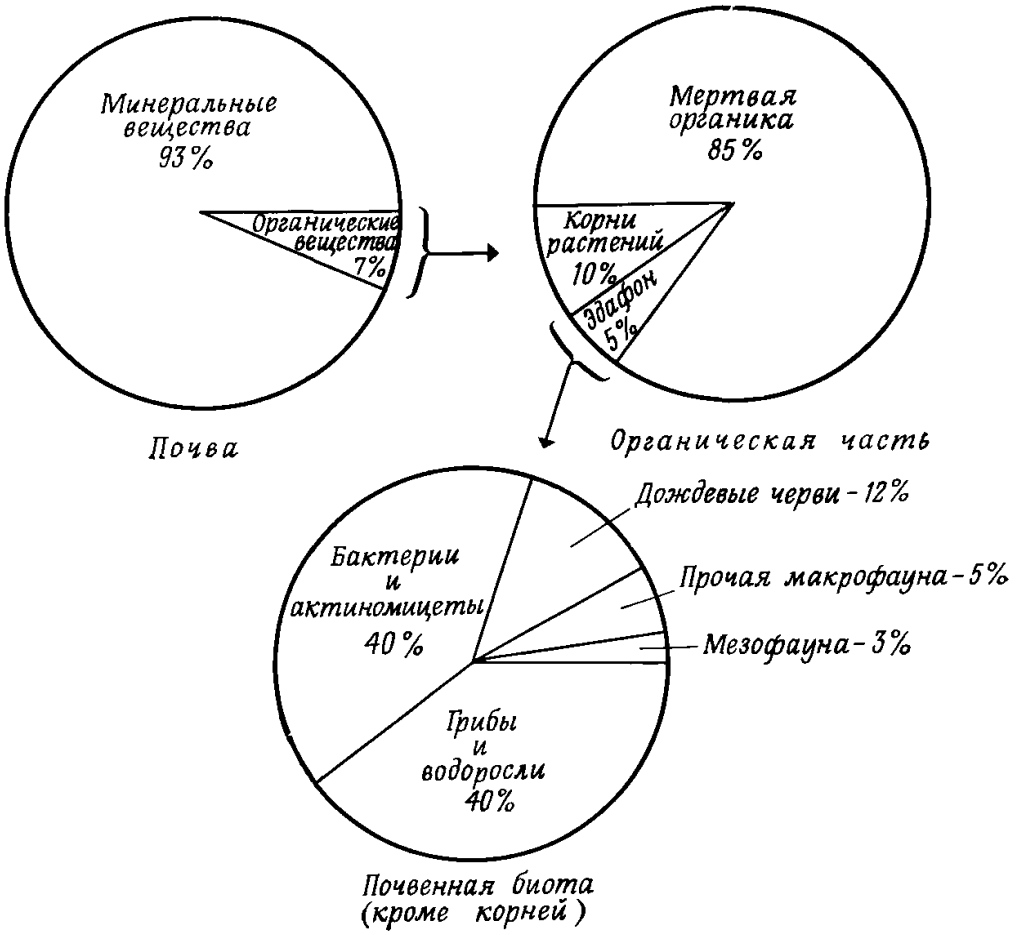
Подвижных макроскопических беспозвоночных, обитающих между почвой и подстилкой, легко собрать, разложив на поверхности почвы доски, которые используются как «ловушки» — животные находят под ними убежище. Такие животные были названы *криптозоа* (крипто — скрытый) (Коул, 1946а). Занимаясь изучением залежных земель на протяжении двух лет, Тарпли (1967) установил, что такая доска размером 1 кв. фут (примерно 900 см^2) собирает животных с площади от 0,5 до 1,0 м^2 (в зависимости от плотности растительности). Он зарегистрировал таким образом 144 вида, из которых самыми многочисленными были сверчки, тараканы, почвенные жуки (Carabidae и Tenebrionidae) и пауки. Средняя плотность для 5 полей составила 16 животных на 1 м^2, средняя годовая интенсивность — 6 ккал/м^2; 11% животных приходилось на хищные виды. Существует еще один способ сбора этого компонента — в почву закапывают банку, так чтобы ее края были вровень с поверхностью.

Почвенные животные механически разрушают растительную подстилку и придают ей форму, доступную для разложения микроорганизмами. Исследования, проведенные в Нидерландах, показали, что многоножка *Glomeris* и прочие многочисленные почвенные животные усваивают лишь 5—10% мертвых листьев, которые они поедают (вес их экскрементов составляет 90—95% веса съеденной пищи) (Дрифт, 1958). Было найдено далее, что эти экскременты разлагаются микроорганизмами быстрее, чем механически измельченные листья, которые не прошли через кишечник животных.

Круговые диаграммы на фиг. 180 дают хорошее общее представление о распределении запасов в почве, включая живые и неживые компоненты. Так, мы видим, что на долю живых компонентов приходится лишь небольшая часть общего веса почвы, однако, обладая высоким уровнем активности, они служат доминирующими факторами экосистемы. Какова же та роль, которую играет почвенный ярус в общем метаболизме сообщества?

Почвенное дыхание. Для определения общего метаболизма почвы применяют три метода (Макфедьен, 1970).

1. Разностный метод состоит в том, что из чистой первичной продукции вычитают энергию, потребленную растительноядными животными. В лесных и залежных сообществах редко выедается больше 5—10% годовой чистой первичной продукции (Ю. Одум, 1963а; Брей, 1964); оставшиеся 90% или более перерабатываются или сохраняются в подсистеме почва — подстилка. По данным того же метода в сильно выеда-



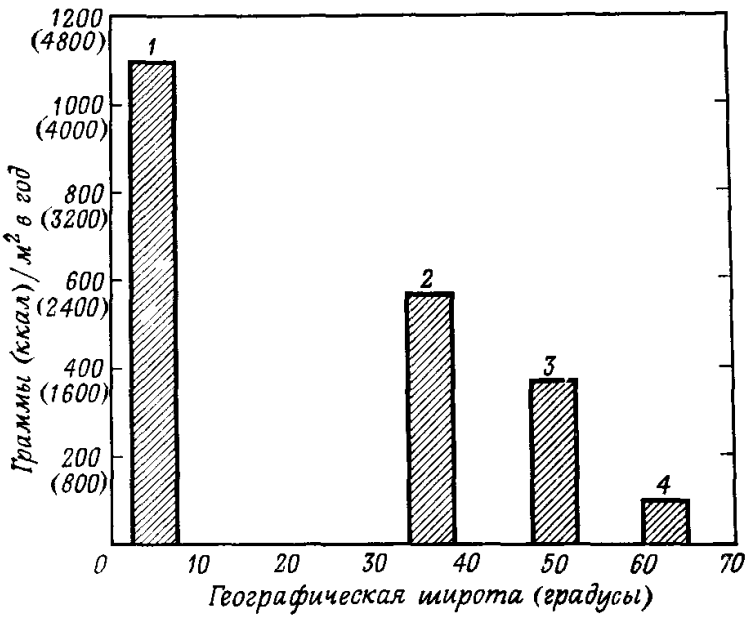
Фиг. 180. Живой и неживой компоненты луговой почвы (из Тышлера, 1955).

К эдафону относится вся почвенная биота, кроме корней высших растений. Хотя живые организмы составляют лишь небольшую долю веса почвы, их активность и скорости оборота могут быть очень высокими и значение их относительно больше, чем это соответствовало бы величине их массы

емых травяных угодьях или пастбищах всего 40—60% продукции достигает почвы.

2. Методы учета опада и подстилки. В условиях стационарного состояния системы количество и энергетическая ценность детрита (подстилки), поступающего в подсистему почвы, служат мерой разложения. Брей и Горхем (1964), собрав соответствующие данные о лесах мира, показали, что с понижением географической широты коэффициент опада и подстилки возрастает (фиг. 181). Само собой разумеется, что этот коэффициент не учитывает дыхания живых корней и связанной с ними микрофлоры.

3. Прямое измерение CO_2 в ненарушенных почвах в природе может служить способом измерения общего дыхания почвы, включая дыхание всех трех групп биоты. Ясно, что первые методы, состоявшие в продувании воздуха через почву, давали сильно завышенные величины, так как в выход включается и CO_2, находящаяся в воздушных пространствах почвы. Усовершенствованные методы состоят в использовании опрокинутых пластмассовых коробок или цилиндров, которые плотно закупориваются во время измерения. Как показывает табл. 48, результаты проведенных недавно измерений выхода CO_2 хорошо согласуются с результатами разностного метода и метода учета опада и подстилки, если иметь в виду, что при разностном методе включается и дыхание корней. Измерение выхода CO_2 в поле может служить темой практических занятий по курсу экологии, так как для этого достаточно иметь пластмассовую коробку или цилиндр, немного КОН для поглощения CO_2 и обычную бюретку для титрования.



Фиг. 181. Годовой опад листьев в лесах, расположенных на разных широтах
1 — экваториальные леса, *2* — леса умеренно теплого климата, *3* — леса умеренно холодного климата, *4* — арктические и горные леса (по Брею и Горхему, 1964)

В табл. 49 представлены предварительные результаты попытки определить, какая часть общего дыхания почвы приходится на долю корней, а какая — на долю остальной биоты. Поскольку многие микроорганизмы совершенно неотделимы от корневой системы растений, полное разграничение практически невыполнимо. Важно отметить, что дыхание почвы осуществляется главным образом за счет объединенной системы корни—микроорганизмы, вклад мезо- и макрофауны в этот процесс очень невелик. Так, по данным Бунта (1954), на долю нематод приходится всего 1% дыхания почвы. Энгельман (1968) установил, что величина общего годового потока энергии в почвенных членистоногих составляет всего около 2 ккал/м², т. е. менее 0,1% дыхания почвы и подстилки (табл. 49). Это, однако, не означает, что роль почвенных животных несущественна. При избирательном их отравлении существенно нарушаются процессы разло-

ТАВЛИЦА 48

Выделение CO_2 из лесной почвы. Средние величины для системы почва — подстилка в трех древостоях (дуб, сосна, клен) в восточном Теннесси (по Уиткемпу, 1966)

	л/м²	г/м²	ккал/м² 1)		л/м²	г/м²	ккал·м² 1)
Суточный уровень (лето)	3,0	6,0	16,0	Суточный уровень (зима)	1,2	2,4	6,4
				В среднем за год	766	1932	4060

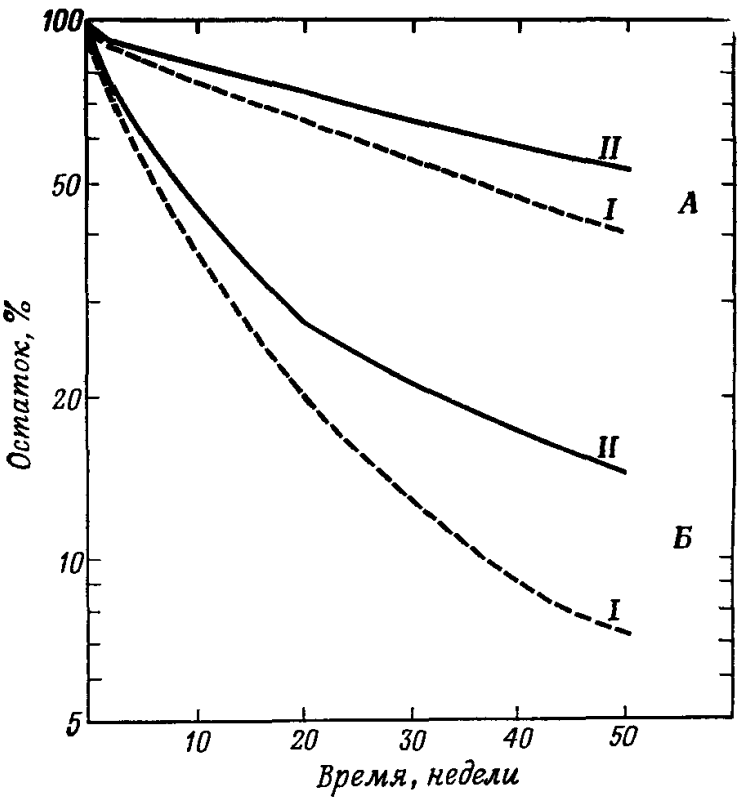
1) Вычислено из расчета 1 л = 5,3 ккал

ТАБЛИЦА 49

Показатели годового дыхания сообщества с его первичным (растения) и вторичным (разрушители) компонентами для двух резко различающихся наземных экосистем (по Макфедьену, 1970)

	Буковый лес	Пастбище		Буковый лес	Пастбище
Суммарное дыхание растений, ккал/(м²·год)	4000	470	Разложение	1600	2620
Доля дыхания корней, в нем, %	17	30	Дыхание почвы и подстилки (дыхание корней + разложение), ккал/(м²·год)	2280	2760
Дыхаиие корней, ккал/(м²·год)	680	140	Доля дыхания корней, %	30	5

жения подстилки и возвращения в круговорот многих минеральных веществ (фиг. 182). Следовательно, отравление инсектицидами представителей этой группы может иметь весьма серьезные последствия (Эдвардс, 1969). Лишь немногие детритоядные почвенные животные (например, улитки) способны переваривать целлюлозу; большинство же получают энергию, переваривая микроорганизмы или продукты их жизнедеятельности; последние они получают либо посредством копрофагии, либо от внутренних симбионтов. Овергард-Нильсен (1962) так описывает эту ситуацию: «Первичное разложение (целлюлозы) осуществляется главным образом микрофлорой (и, возможно, улитками, слизнями, некоторыми личинками двукрылых и простейшими); основное значение беспозвоночных в почве и подстилке, по-видимому, сводится к влиянию на химическую активность микрофлоры».



Фиг. 182. Уменьшение веса подстилки и потеря ею биогенных веществ (по Кроссли и Уиткемпу, 1964). В качестве метки использовали ^{134}Cs. *А.* Вес. *Б.* Биогеиные вещества. *I* — контрольные делянкн, *II* — делянки, обработанные нафталином в такой концентрации, которая убивает членистоногих, но не влияет на бактерии и грибы. На обработанных делянках скорость разложения и выхода мнперальных веществ значительно понижена.

Для изучения процессов разложения, а также круговорота минеральных веществ и биотического состава подстилки применяются мешки из нейлоновой сетки или из стекловолокна (Кроссли и Хоглэнд, 1962). Если поместить образец подстилки в такой мешок, то путем периодических взвешиваний можно определить скорость разложения, а введя радиоактивную метку, измерить выход минеральных веществ; из этих мешков легко также извлечь организмы (фиг. 182). Применение таких мешков — это еще один из методов «вычленения», описанных в гл. 2. Как указывалось в той же гл. 2, лабораторный или полевой микрокосм дает возможность подойти к изучению сложных ситуаций путем экспериментального упрощения и «усиления». Паттен и Уиткемп (1967) описали интересный лабораторный наземный микрокосм, состоящий из 5 компонентов (блоков): подстилки, почвы, микрофлоры, многоножек и почвенного раствора. Измеряли потоки радиоактивных меток и моделировали процесс переноса на аналоговой машине. Был получен важный результат; время оборота в отдельных блоках и в системе в целом возрастает при увеличении числа блоков с 2 до 5. Иными словами, увеличение сложности подсистемы почва — подстилка способствует удержанию минеральных веществ. Интересующимся биологией почвы можно рекомендовать следующие обзоры: Джексон и Ро, 1966 (хороший вводный обзор); Грей и Паркинсон (ред.), 1968 (микробиота); Доксен и ван дер Дрифт (ред.), 1963 (почвенные животные); Барджес и Ро (ред.), 1967 (хороший обзор для углубленного изучения почвы).

Пещеры. Большие пещеры представляют собой естественную среду с постоянной температурой (равной средней температуре поверхности того района, где расположена пещера); этим они напоминают крупные источники, описанные в гл. 11, разд. 9. За исключением участка у входа (называемого часто «сумеречной зоной»), пещера населена гетеротрофами, как водными, так и наземными, зависящими от органических веществ, приносимых водой; кроме того, в пещере обитают летучие мыши *и другие животные, которые находят пищу вне пещеры,* а *используют ее* для сна и в качестве убежища. Поскольку пища в пещерах, как правило, очень скудна, плотности популяций крайне низки. Как и на островах (Мак-Артур и Уилсон, 1967), видовое разнообразие зависит, по-видимому, от размера, возраста и стабильности пещеры; те же факторы влияют на равновесие между скоростью заселения и скоростью вымирания. Таким образом, пещеры могут служить своего рода природными лабораториями для изучения эволюции, так как различная степень подземных связей и изоляции в ряду пещер создает различные возможности для видообразования.

Пищевые цепи пещер примерно такие же, как в затененном лесном ручье или в почвенной подсистеме, так как пещерные животные имеют следующие основные источники пищи: 1) частицы органического детрита; 2) растворенное органическое вещество, адсорбированное на глине, и 3) бактерии. Пещерные бактерии являются представителями непещерных видов. Встречаются хемосинтезирующие бактерии, но неизвестно, могут ли они что-нибудь добавить к энергии, получаемой из принесенного материала. В отличие от микроорганизмов пещерные животные часто резко отличаются от своих наземных родственников и обладают многими специальными адаптациями (в том числе утрата глаз и пигментации). У пещерных рыб, например, очень низкий уровень метаболизма; они растут очень медленно, живут долго и откладывают немного очень крупных и богатых желтком яиц — все это адаптации к недостаточному количеству пищи.

Подробные обзоры, посвященные среде и биоте пещер, опубликовали Барр (1967), Паульсон и Уайт (1969), а также Кальвер (1970).

5. РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

Так как растительность представляет собой характерный и стабильный признак наземной среды, ее составу уделялось и уделяется большое внимание. Количественное изучение структуры растительного покрова назвали **фитосоциологией**, основная задача которой — описать растительность, выяснить ее структуру и осмысленно ее классифицировать. Существует несколько подходов к этому разделу описательной экологии. Один базируется на представлении о сукцессии и обоснован работами Уорминга, Каулеса, Клементса и других. Здесь главное внимание уделяется соотношению численности нескольких видов, которые считаются доминирующими в соответствии с гипотезой, что эти виды в значительной мере контролируют сообщество и тем самым — частоту многочисленных более редких видов (см. гл. 6). Другой подход, упомянутый в гл. 6, состоит в изучении растительности вдоль некоторого градиента и в концепции «континуума». Как неоднократно подчеркивалось в данной книге, в настоящее время все больше внимания привлекает функциональный подход, в основу которого положено изучение продуктивности и круговорота минеральных веществ в ярусах и других компонентах экосистемы. Исчерпывающий обзор такого подхода дан Овингтоном (1962) и Олсоном (1964). Другой фитосоциологический подход, о котором еще не упоминалось, — это подход европейской школы, свя-

занный с именем Браун-Бланке (1932, 1951). Ниже дается краткое резюме основных концепций этой школы, основанное на обзоре Бекинга (1957).

Подход Браун-Бланке — в основном флористический. Требуется полное знание флоры, так как рассматриваются соотношения численностей популяций всех растений — от высших растений до мельчайших мхов и лишайников. Целью является объективный анализ реального флористического состава, существующего к моменту исследования; только после того, как этот состав описан, оконтуриваются сообщества и рассматриваются сукцессионные связи. В сущности, в основу данного подхода положены два утверждения: 1) что в природе существуют определенные повторяющиеся комбинации видов и 2) что вследствие сложного взаимодействия растений с местообитанием состав растительности в целом имеет более важное значение, чем простой перечень видов. Исследовательская работа складывается из двух этапов. Сначала проводится полевой анализ, который заключается в выборе делянок или квадратов для взятия проб и переписи всех растений на них. Для определения достаточного размера и числа пробных делянок широко используются кривые зависимости числа видов от площади (Устинг, 1956; Вестал, 1949; Гудолл, 1952). Пробы обычно берутся по ярусам (ярус мхов, травянистый, кустарниковый, древесный ярус и т. д.). Плотность, покрытие (вертикальная проекция воздушных частей), частота (процент занятых делянок), скученность (степень группировки) и другие индексы для каждого вида сводятся в таблицы. На втором этапе данные синтезируются и устанавливается степень ассоциированности растительных популяций. Для определения гомогенности или гетерогенности данного конкретного участка растительного покрова используются частотные кривые. При выделении абстрактных единиц сообщества, или «ассоциации», особое внимание уделяется индикаторам в соответствии с концепцией *постоянства* (процент делянок, содержащих данный вид) и концепцией *верности* (приуроченность вида к некоторой конкретной ситуации). Вид с высокой верностью — это вид, который отдает явное предпочтение данному сообществу или ограничивается им. К этой концепции, по крайней мере в определенных пределах, приложимы объективные статистические методы (Гудолл, 1953). Как было отмечено в гл. 5, экологические индикаторы такого рода — это вовсе не наиболее многочисленные и доминирующие виды. В общем упор делается на многочисленные редкие виды данного сообщества, а не на немногие обычные.

Соотношение подземных и надземных частей. Важной и уникальной особенностью структуры наземных экосистем, определяющей продуктивность системы и участие в круговороте минеральных веществ, является непрерывность растительной ткани от вершины автотрофного яруса до основания гетеротрофного. Определенный интерес представляет поэтому соотношение подземных и надземных частей по биомассе продуцентов, продукции и биогенным веществам. В процессе сукцессии отношение подземных частей к надземным явно возрастает. Так, по данным Монка (1966), у однолетних растений на ранних стадиях сукцессии отношение подземных частей к надземным равно 0,1—0,2; у многолетних трав и у быстро растущих деревьев, таких, как сосна, оно составляет 0,2—0,5, а у медленно растущих деревьев климаксных сообществ, таких, как дуб и гикори, оно выражается величинами 0,5—1,0. Это можно считать еще одним проявлением того, что по мере развития экосистемы ее стабильность и способность удерживать минеральные вещества возрастают (гл. 9). На величину отношения подземных частей к надземным влияет температура; об этом свидетельствуют данные по некоторым сельскохозяйственным культурам, приведенным в табл. 50.

ТАБЛИЦА 50

Влияние температуры на отношение подземных частей к надземным у сельскохозяйственных культур при оптимальном минеральном и водном режиме (по Ван-Доблину, 1962)

Температура, °С	Отношение			Температура, °С	Отношение		
	пшеница	горох	лен		пшеница	горох	лен
10	0,66	0,50	0,28	25	0,24	0,28	0,14
16	0,33	0,33	0,16				

Можно ожидать, что для северной растительности характерна относительно более развитая (но менее активная) корневая система, чем для южной. Отношения по биомассе, чистой первичной продукции и азоту для трех лесов приведены в табл. 51 и 52.

ТАБЛИЦА 51

Распределение биомассы (B) и чистой продукции (P) в молодом (45 лет) сосново-дубовом лесу (по Уиттэкеру и Вудвеллу, 1969)[1]

	B	*P*	Время оборота (*B*/*P*), годы		*B*	*P*	Время оборота (*B*/*P*), годы
Надземные части	6561	856	7,7	Листья	443	382	1,2
Подземные части	3631	333	10,0	Древесина	9724	783	12,4
Отношение подземных частей к надземным	0,55	0,39	—	Отношение листья/древесина	0,046	0,49	—

[1] В граммах сухого веса растительной ткани.

ТАБЛИЦА 52

Содержание азота (г/м²) в лесу умеренной зоны и в тропическом лесу[1] *(по Овингтону, 1962)*

	Сосновый лес в Великобритании (55 лет)	Тропический галерейный лес		Сосновый лес в Великобритании (55 лет)	Тропический галерейный лес
Листья	12,4	52,6	В биомассе, %	6,0	57,8
Древесина	18,5	41,2	Отношение подземные части/надземные[2]	0,60	0,30
Корни	18,4	28,2			
Подстилка	40,9	3,9	Отношение листья/древесина	0,34	0,76
Почва	730,8	85,3			
В надземных частях, %	3,0	44,0	Оборот (*N* биомассы/годовой поток)[2]	4,0	?

[1] Включая листья.
[2] В год потребляется и выделяется 12 г/м².

Отмеченный в гл. 4 (разд. 6) контраст между тропическим лесом и лесом умеренной зоны отчетливо виден при сравнении данных табл. 52; в тропическом лесу значительно больше азота заключено в биомассе и бо́льшая доля биомассы приходится на надземные части растений. Целесообразно также сравнить эти данные с табл. 54, где показано, что в условиях вегетационного периода в тундре основная доля дыхания сообщества приходится на подземные части растений. В табл. 52 приведены также соотношения количества тканей в листьях и древесине и

время оборота. Листья как первичные фотосинтезирующие единицы можно сравнить с фитопланктоном водных систем. В водных системах обмен биогенных веществ и пищи осуществляется через водную среду, в наземных же системах для обмена используются «прямые трубопроводы» живых тканей (особено это относится к тропическим лесам). Дополнительные данные о зависимости между биомассой и продукцией для разных лесов Японии приведены в табл. 53, в которой указаны, кроме того, листовые индексы.

ТАБЛИЦА 53

Зависимость между биомассой (B) и чистой первичной продукцией (P_n) (в кг/м² в год) в некоторых лесах Японии[1]

Тип леса	Биомасса			Чистая первичиая продукцня	B/P (оборот)	Листовой индекс
	в листьях	общая	доля листьев, %			
Северные хвойные (*Abies* и *Picea*)						
Зрелый древостой (4)[2]	0,26	26,0	1,0	2,00	13,1	—
Возобновление (3)	0,34	8,05	4,2	1,11	7,2	—
Умеренный широколиственный вечнозеленый						
Зрелый древостой (2)	1,22	43,2	2,8	2,16	20,0	10,3
Молодой древостой (2)	0,72	6,2	11,6	2,80	2,2	13,1
Посадки акации (3)	0,71	9,33	7,6	2,94	3,2	—
Вторичный березовый лес (2)	0,32	8,77	3,6	1,08	8,1	5,2
Насаждения бука и тополя (2)	0,17	2,2	7,7	0,86	2,4	3,0
Молодой бамбуковый (*Sassa*) древостой (1)	0,46	1,3	3,5	1,6	0,71	5,1

[1] Составлена по данным японской литературы за 1966 г. (см. также Кира и Шидеи, 1967).
[2] В скобках указано количество деревьев, по которому проводнлся расчет.

Транспирация. Как было впервые упомянуто в гл. 2 (разд. 1), транспирация, или испарение воды с поверхностей растений, является уникальным свойством наземных экосистем, которое оказывает большое влияние на круговорот биогенных веществ и продуктивность. В травянистых и лесных сообществах, вероятно, значительная доля солнечной энергии (50—90%) расходуется на испарение воды в форме транспирации. Потеря воды с транспирацией может быть лимитирующим фактором, приводящим к увяданию, особенно в сухом климате, в районах с интенсивным земледелием или там, где почвы обладают плохой влагоемкостью. Пустынные растения специально адаптированы к снижению скорости потери воды (как указано в гл. 5, разд. 5). Вместе с тем испарение охлаждает листья и является одним из нескольких процессов, способствующих циркуляции биогенных веществ. Другие процессы — это транспорт ионов через почву к корням, транспорт ионов внутрь корня, перемещение внутри растения и вымывание из листьев (Козловский, 1964, 1968). Некоторые из этих процессов требуют затраты метаболической энергии, что и может лимитировать скорость транспорта воды и солей (Фрид и Брошарт, 1967). Следовательно, транспирация — это не просто функция открытых физических поверхностей. Лес не обязательно теряет больше воды, чем травянистая растительность. Роль транспирации как энергетической «субсидии» в условиях влажного леса рассматривалась в гл. 3. Если воздух слишком влажный (относительная влажность близка к 100%), как, например, в горных «облачных» тропических лесах, деревья отстают в росте и большая часть растительности состоит из эпифитов, по-видимому, из-за отсутствия «транспирационной тяги» (см. Г. Одум и Пиджин, 1970).

Несмотря на влияние многих биологических и физических факторов, общая эвапотранспирация в широких пределах коррелирует с уровнем продуктивности. Розенцвейг (1968), например, показал, что в *зрелых, или климаксных, наземных сообществах всех типов* (пустыни, тундры, травянистая растительность и леса) *эвапотранспирация может служить весьма надежным показателем годовой чистой первичной продукции надземных частей; это не относится, однако, к нестабильной или развивающейся растительности.* Он приводит следующее уравнение регрессии (включая 5%-ный доверительный интервал для наклона и координаты точки пересечения):

$$\lg P_n = (1{,}66 \pm 0{,}27) \lg AE - (1{,}66 \pm 0{,}07),$$

где P_n — чистая первичная продукция надземных частей (в граммах на 1 м^2), а AE — фактическая годовая эвапотранспирация в миллилитрах. Зная географическую широту местности, средние месячные температуры и количество осадков (основные метеорологические данные), можно по метеорологическим таблицам определить AE (Торнтвейт и Мазер, 1957), а затем по указанному уравнению предсказать возможный уровень продукции хорошо сбалансированного зрелого сообщества. Согласно предположению Розенцвейга, подобная зависимость между AE и P_n объясняется тем, что величина AE служит одновременно мерой доступности воды и солнечной энергии — главных факторов, лимитирующих интенсивность фотосинтеза. Отсутствие отмеченной корреляции между AE и P_n в развивающихся сообществах легко объяснить тем, что у таких сообществ энергетический и водный обмен со средой не достиг еще условий равновесия.

6. ВЫСОКОПОДВИЖНЫЕ ЖИВОТНЫЕ НАЗЕМНОЙ СРЕДЫ

Специальный термин *пермеанты* был предложен Шелфордом для обозначения высокоподвижных животных, таких, как птицы, млекопитающие и летающие насекомые, которые соответствуют нектону водных экосистем. Они свободно передвигаются между ярусами и подсистемами и между развивающимися и зрелыми стадиями растительности, которые обычно образуют мозаику в большинстве ландшафтов. У многих животных разные стадии жизненного цикла проходят в разных ярусах или сообществах, так что эти животные используют все преимущества каждого из сообществ. К пермеантам относится и человек, который использует много различных местообитаний и который, как мы неоднократно отмечали на протяжении всей книги, проявляет удивительное упорство, превращая всю природу в одно монотонное местообитание, поскольку он руководствуется извращенной системой ценностей, по которой экономическая продуктивность экосистемы ценится гораздо выше всех ее других качеств (гл. 9, разд. 3).

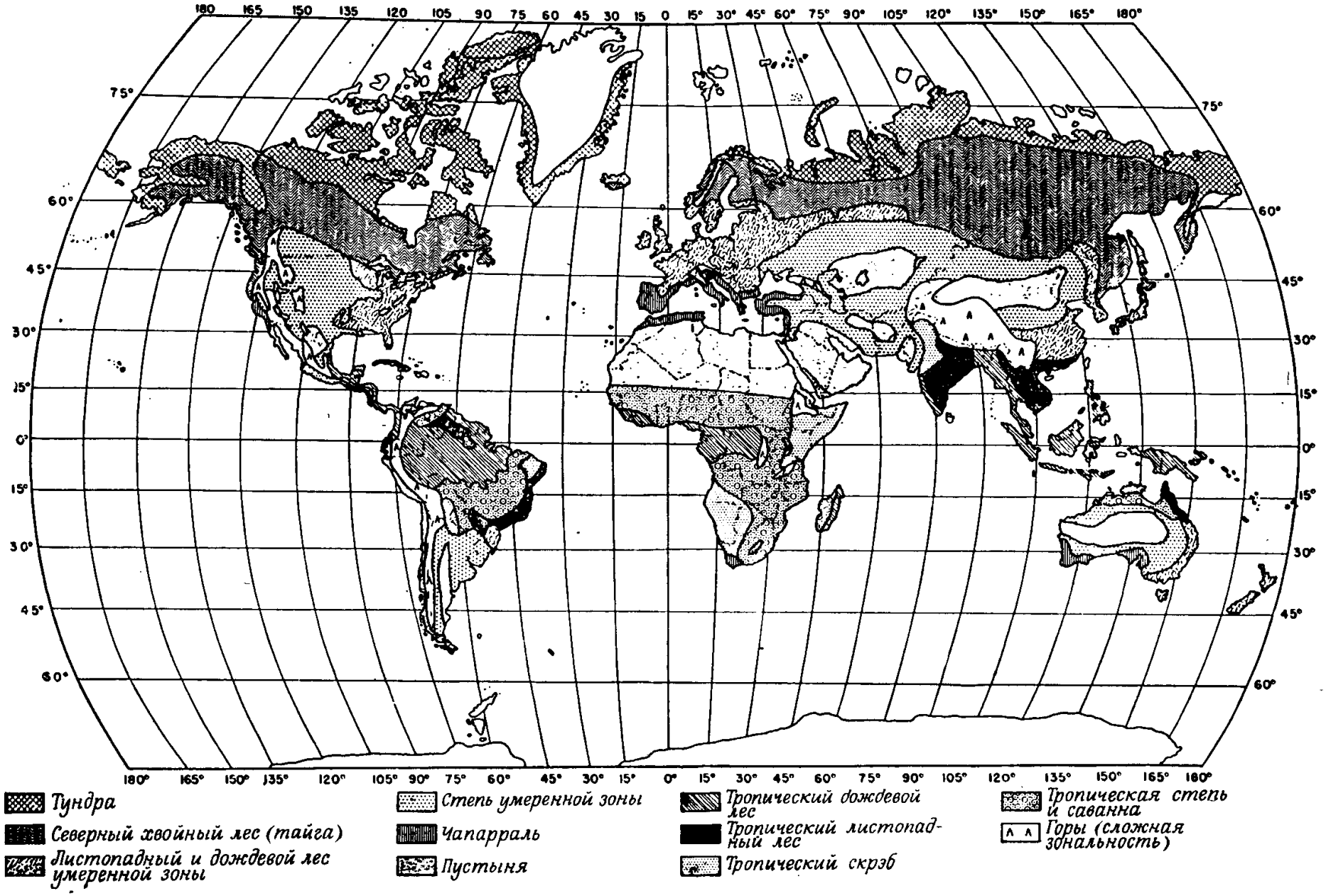
Популяционная экология позвоночных и насекомых достаточно хорошо освещена в предыдущих главах (гл. 6—9). Здесь мы рассмотрим лишь ряд примеров, которые показывают, каким образом подвижные животные «связывают» или «соединяют» подсистемы и разные сообщества.

Как отмечалось выше, для наземной среды характерны крупные растительноядные млекопитающие. Многие из них относятся к жвачным, обладающим замечательной «микроэкосистемой» — рубцом, в котором симбиотические анаэробные микроорганизмы расщепляют растительный материал, обладающий первоначально низкой пищевой цен-

ностью (Хангейт, 1966). В естественных условиях такие крупные травоядные совершают большие миграции, переходя из одних мест в другие либо в разное время года, либо под давлением нехватки пищи или хищников. В последних обзорах (Талбот и Талбот, 1963; Вагнер, 1968) биомасса копытных в африканских степях и саваннах составляет в среднем 30—50 кг/га, что равно 3—5 г, или 6—10 ккал/м^2; в особенно благоприятных районах их «биомасса» достигает 50 ккал/м^2 (Питрайд, 1961). Вторичная продукция составляет примерно 25% биомассы, или 1,5—2,5 ккал/м^2. В природе высокая плотность копытных не вызывает истощения пастбищ благодаря миграциям и видовому разнообразию, приводящему к равномерному использованию всех видов и стадий растительности. Когда территории, на которых обитают такие животные, огораживают (что ограничивает их миграции) или когда этих животных заменяют оседлым домашним скотом, часто происходит резкое истощение пастбищ. Понадобились века, чтобы люди осознали необходимость оборота пастбищ. Проблема оленя-карибу и, по-видимому, «проблема вапити» в наших национальных парках могут служить другими примерами нашей неспособности понять адаптивные типы поведения и необходимости их компенсации управлением со стороны человека, когда такое поведение ограничивается или элиминируется в процессе одомашнивания (гл. 8, разд. 5).

Наиболее иллюстративный пример мигрирующих животных — это, конечно, перелетные птицы. Так, североамериканские лесные певуны своими сезонными перелетами буквально «связывают» тропические и северные хвойные леса. Несмотря на интенсивное изучение, многие аспекты навигации и физиологических адаптаций остаются неясными. Было показано, по крайней мере в эксперименте, что перелетные птицы могут пользоваться для навигации звездным и солнечным компасом (см. обзор Марлера и Гамильтона, 1966, а также гл. 16). Однако недавними работами показано, что «биологические часы», а также такие факторы, как ветер и другие метеорологические условия, играют более важную роль в определении времени и направления массового перелета, в котором нередко участвует так много птиц, что их путь легко проследить с помощью радиолокатора. Мигрирующие на далекие расстояния, птицы обладают удивительной способностью запасать жир и использовать его как единственный источник энергии при полете. Вспомним, что 1 г жира дает 9 кал, тогда как 1 г углевода — всего 4 кал, так что использование жира в качестве «высокооктанового» горючего является в определенном смысле адаптацией мелких наземных птиц. Количество жира, которое накапливается к началу перелета в организме, втрое превосходит собственный вес и содержит в 6 раз больше энергии, чем все остальные ткани. Жир в значительной степени запасается и затем расходуется в предсуществующих жировых клетках, так что нет необходимости в образовании новых тканей и их последующем катаболизме (Одум и др., 1964). Таким образом, адаптивная «тучность» перелетных птиц отличается от неадаптивной тучности людей (которая связана с ростом тканей) тем, что жир может быстро использоваться без каких бы то ни было нарушений водного, белкового и других форм физиологического баланса.

В настоящее время нет никаких наблюдений, касающихся роли наземных перелетных птиц в круговороте биогенных веществ, подобной той, какую играют морские птицы в переносе фосфора на сушу или проходные лососи в переносе биогенов вверх по течению. Одно установлено точно — это что перелетные птицы разносят радиоактивные осадки и ДДТ по всему миру. Поэтому перелетные птицы могут служить индикатором общего уровня загрязнения биосферы.

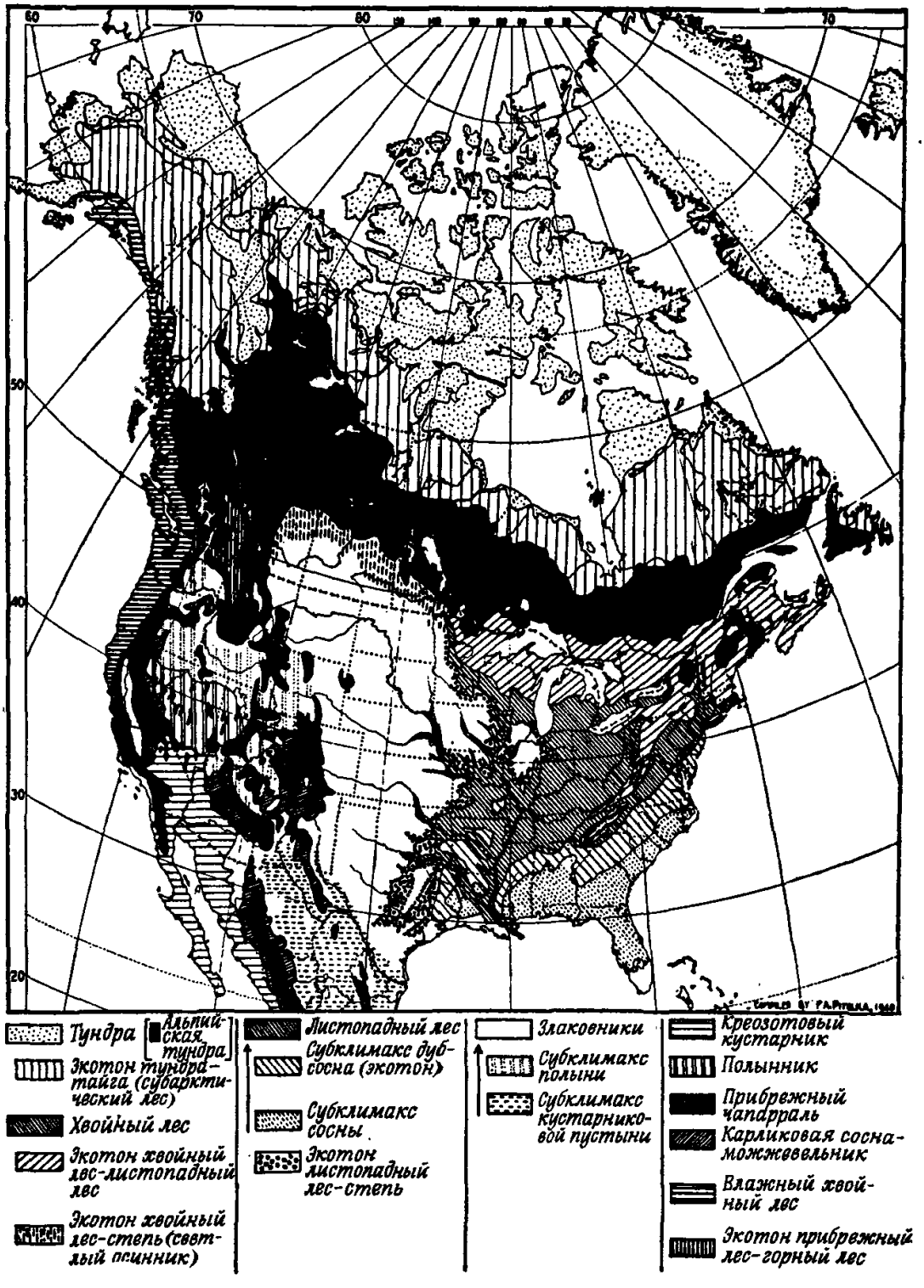


Фиг. 183. Главные биомы земного шара.

Обратите внимание, что только тундра и северные хвойные леса тянутся более или менее непрерывно вокруг всего земного шара. Другие сравнимые биомы (например, степи умеренной зоны или тропический дождевой лес) занимают изолированные пространства в разных биогеографических областях: поэтому в них обитают экологически эквивалентные, но часто таксономически далекие виды. Распределение главных биомов сходно с распределением основных типов почв (фиг. 56), но не совпадает с ним.

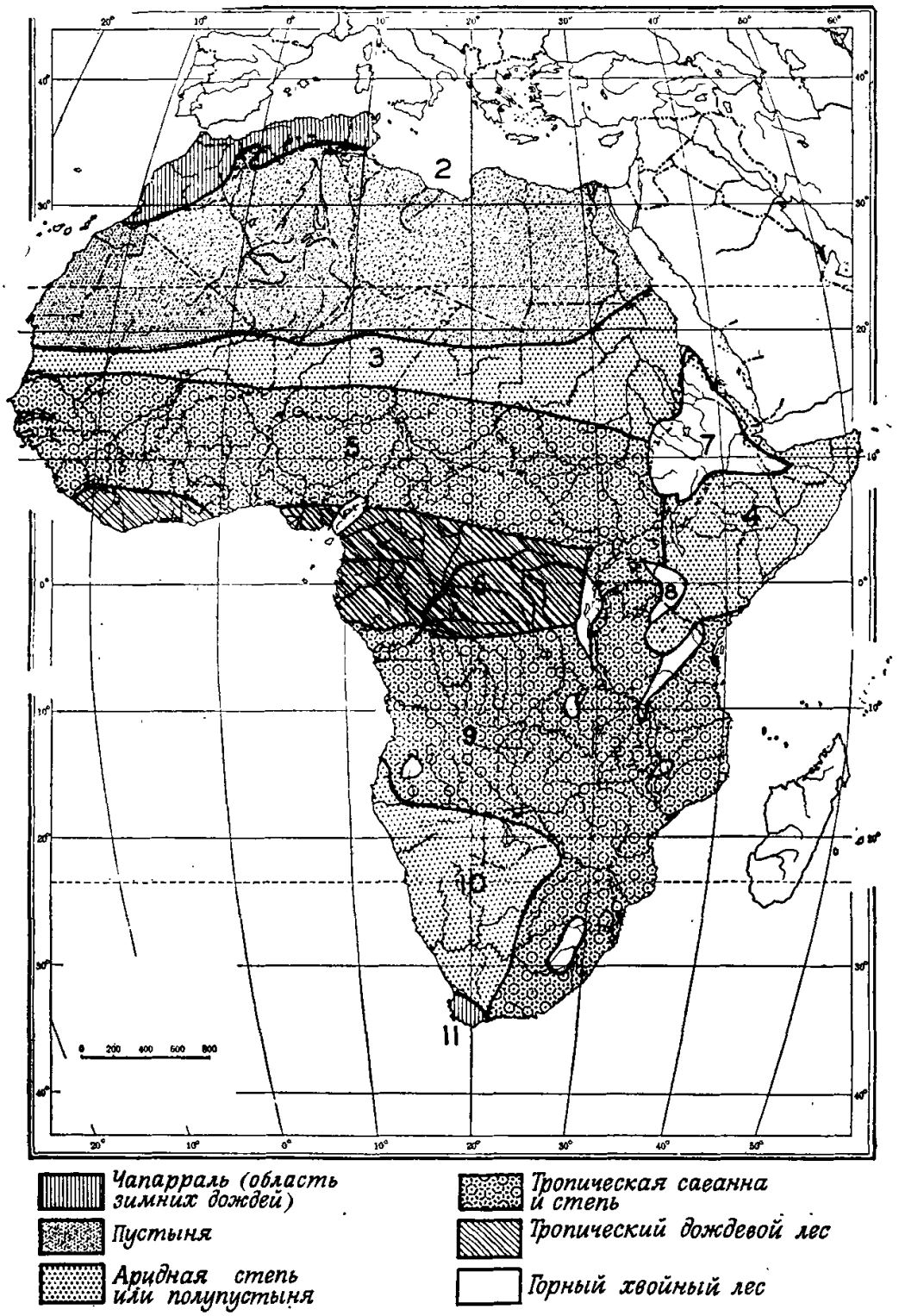
7. РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГЛАВНЫХ НАЗЕМНЫХ СООБЩЕСТВ, БИОМЫ

Региональный климат, взаимодействуя с региональной биотой и субстратом, образует крупные, легко выделяемые единицы сообществ, называемые биомами (фиг. 183). Для каждого биома характерна определенная жизненная форма климатической климаксной растительности (гл. 9, разд. 2). Так, климаксная растительность степного биома — это злаки; правда, доминирующие виды злаков в разных частях биома различны. Так как жизненная форма растительности, с одной стороны, отражает основные черты климата, а с другой — определяет структуру



Фиг. 184. Биомы Северной Америки с обозначением обширных экотонов и некоторых разновидностей биомов (Пителка, 1941).

местообитания животных, то ее можно принять за разумную основу для естественной экологической классификации (Клементс и Шелфорд, 1939). И наоборот, климатологические данные могут быть использованы для разграничения больших растительных формаций (Холдридж, 1947).



Фиг. 185. Биотические области Африки.

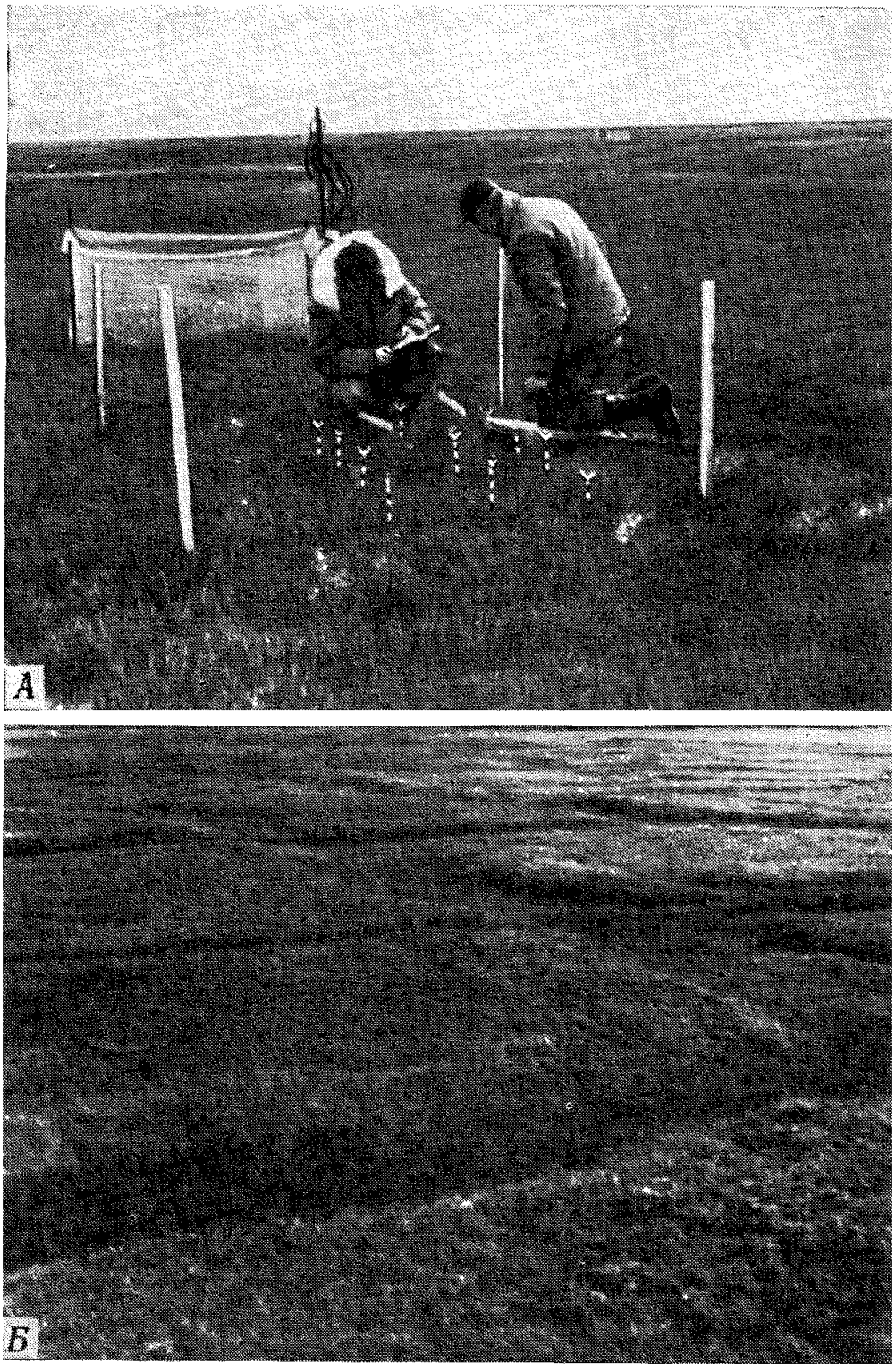
Показаны 6 главных бномов. Обратнте вннманне, что только относительно небольшая часть континента покрыта «джунглями» (т. е. тропическим дождевым лесом). Очень обширная область занята тропической саванной и злаковником — легендарная страна «крупной днчи». Обозначены некоторые из крупных фаунистических областей: *1* — Берберийская; *2* — Сахара; *3* — Суданская аридная; *4* — Сомалнйская аридная; *5* — Северная саванна; *6* — Низменность Конго; *7* — Абнссинское нагорье; *8* — Кенийское нагорье; *9* — Южная саванна; *10* — Аридный Юго-Запад; *11* — Капская область «зимних дождей». Все фаунистнческие области прнпадлежат к Эфнопской (или Африканской) биогеографической области (см. фнг. 174), за исключением Берберийской, которая относнтся к Палеарктической.

Биом включает в себя не только климатическую климаксную растительность, но и эдафические климаксы и стадии развития, в которых во многих случаях доминируют иные жизненные формы (гл. 9). Так, травянистые сообщества представляют собой временную стадию развития в биоме листопадного леса, где климаксной жизненной формой являются широколиственные листопадные деревья. Многим организмам необходимы отдельные стадии развития сукцессии и климаксные стадии и экотоны между ними; таким образом, все сообщества в данной климатической области независимо от того, климаксные они или нет, представляют собой естественные части биома (фиг. 124 и 126). Биом идентичен главной «растительной формации» в том смысле, в каком этот термин используется в экологии растений; разница лишь в том, что биом — это единица всего сообщества, а не одной лишь растительности. В биом входят не только растения, но и животные. В общем можно сказать, что биом соответствует «главной биотической зоне», если понимать под этим выражением зону сообщества, а не флористическую или фаунистическую единицу. Биом соответствует «главной зоне жизни» в понимании европейских экологов, но не соответствует «зоне жизни», как ее понимают американские экологи. В Северной Америке термин «зона жизни» относят к ряду «температурных зон», описанному в 1894 г. К. Мерриэмом и широко используемому при изучении птиц и млекопитающих. Первоначальные температурные критерии были отброшены, и в настоящее время в основу мерриэмовских зон жизни положено распределение животных, так что эти зоны все более и более превращаются в зоны сообществ и во многих случаях это то же самое, что и части и подсистемы биомов. Сравнение биомов и зон жизни Мерриэма см. у Ю. Одума (1945).

Биомы мира схематически показаны на фиг. 183, а биомы Северной Америки и Африки и их некоторые подразделения — на фиг. 184 и 185. Ниже мы кратко опишем главные биомы мира. (Краткое описание растительных и почвенных формаций мира читатель найдет у Райли и Йонга, 1948.)

Тундра

Существуют два тундровых биома, охватывающие обширные пространства Арктики, — один в Палеарктической, а другой в Неарктической областях. Многие виды встречаются в том и другом биоме (т. е. обнаруживают циркумполярное распространение), так как между ними существовала сухопутная связь. На обоих континентах граница между тундрой и лесом ближе к северу на западе, где климат смягчается теплыми западными ветрами. Основными лимитирующими факторами служат низкая температура и короткий сезон вегетации (около 60 дней). Грунт остается промерзшим, за исключением самого верхнего слоя в несколько сантиметров, который оттаивает в бесснежный сезон. Постоянно промерзшие более глубокие слои грунта называются *вечной мерзлотой*. Тундра — это в сущности влажный арктический злаковник (фиг. 186); растительность состоит из лишайников (олений «мох»), злаков, осок и карликовых древесных растений. Для «низкой» тундры характерна толстая, губчатая подушка из живой и неразложившейся растительности (из-за низкой температуры микробное разложение сильно замедлено), часто пропитанная водой и усеянная незамерзшими водоемами. «Высокая» тундра, особенно если рельеф хорошо выражен, может быть голой, за исключением скудных лишайников и злаков. Характерная особенность ее рельефа — наличие полигональных образований; предполагают, что они — результат морозобойных трещин. Две



Фиг. 186. Прибрежная равнина у Арктической исследовательской лаборатории, мыс Барроу, Аляска.

Вид тундры в июле. *А.* Видна широкая болотистая низменность в верховьях речной системы, находящаяся в двух милях от берега. Доминирующие растения — арктический злак *Dupontia fischeri* и осока *Carex aquatalis*, укоренившиеся на пласте торфа в полузаболоченной почве. Этот типичный район можно с полным основанием считать «климаксной» низинной прибрежной тундрой. На фотографии показаны пробные делянки и «выгородка», защищающая участок от леммингов. В то лето, когда была сделана эта фотография, численность леммингов достигла пика; в конце августа в «выгородке» было на 36% больше злаков, чем на соседних участках, что характеризует способность мелких грызунов выедать растительность. *Б* Этот участок расположен в 16 км в глубь страны от первого; видны характерные полигональные образования — результат наличия морозобойных трещин. Белые плоды, заметные на переднем плане, — пушица *Eriophorum scheuzcheri.*

фотографии низкой прибрежной тундры показаны на фиг. 186. Хотя вегетационный сезон краток, длинные летние фотопериоды способствуют образованию в благоприятных местах, например на береговой равнине мыса Барроу (Аляска), довольно большого количества первичной продукции (табл. 54). Как и в других северных экосистемах, большая часть биогенных веществ и первичной продукции находится в грунте.

ТАБЛИЦА 54

Первичная продукция прибрежной равнинной тундры на мысе Барроу (по Джонсону, 1969, 1970)

	Продукция за год			Продукция за год	
	г/м²	ккал/м² [1]		г/м²	ккал/м² [1]
Валовая продукция (P_g)	344	1550	Чистая продукция (P_n)		
Дыхание растений (R)			Стебли	82	370
Стебли	27	122	Корни	100	450
Корни	135	608	Всего	182	820
Всего	162	730	Отношение подземных частей к надземным		
			P_g	2,1	
			P_n	1,2	
			R	5,0	

[1] Вычислено из расчета 1 г = 4,5 ккал

Несмотря на суровость окружающей среды, многие теплокровные животные остаются активными на протяжении всего года (фиг. 61). Сюда относятся карибу (и его экологический эквивалент — северный олень Евразии), мускусный бык, полярный заяц, песец, лемминг, белая куропатка и другие. Во время короткого лета в изобилии встречаются перелетные птицы и насекомые, особенно «кусачие» (комары, слепни).

Пищевые цепи тундры уже рассматривались в гл. 3, разд. 4. В гл. 7 было отмечено, что для биома тундры характерны резкие колебания, или «циклы», плотности популяций некоторых животных. Когда численность леммингов достигает пика, становится заметным эффект выедания. Например, в местности, изображенной на фиг. 186, на площадках, с которых были удалены лемминги, в августе оказалось на 36% больше травы, чем на тех, которые весной и летом интенсивно использовались этими животными. Пик численности леммингов совпадает с изобилием хищных птиц, таких, как совы и поморники; в малокормные годы хищники почти не размножаются (Пителка, Томич и Трайчел, 1955). Краткий обзор тундры как экосистемы дает Шульц (1969).

Похожие на тундру области, обычно называемые альпийской тундрой, встречаются в высокогорьях умеренной зоны. Правда, в таких областях часто бывает больше снега, чем в арктической тундре, — здесь другой световой режим и нет вечной мерзлоты. Экотипические реакции растений на отличающиеся условия освещения рассматривались в гл. 5 (разд. 3).

Биом северных хвойных лесов

Обширные области вечнозеленого леса протянулись широким поясом в Северной Америке и Евразии (фиг. 183 и 184). Горные районы, занятые таким лесом, встречаются даже в тропиках. Доминирующая жиз-

ненная форма — хвойные вечнозеленые деревья, особенно ели, пихты и сосны (фиг. 187). На протяжении всего года здесь царит густая тень, поэтому кустарниковый и травянистый ярусы обычно развиты слабо. Однако сплошной покров хлорофилла сохраняется круглый год, и поэтому, несмотря на низкую температуру в течение половины года, для этого биома характерен достаточно высокий уровень годовой продукции (см. гл. 3 и табл. 53). Хвойные леса — самые продуктивные в мире области строевого леса.

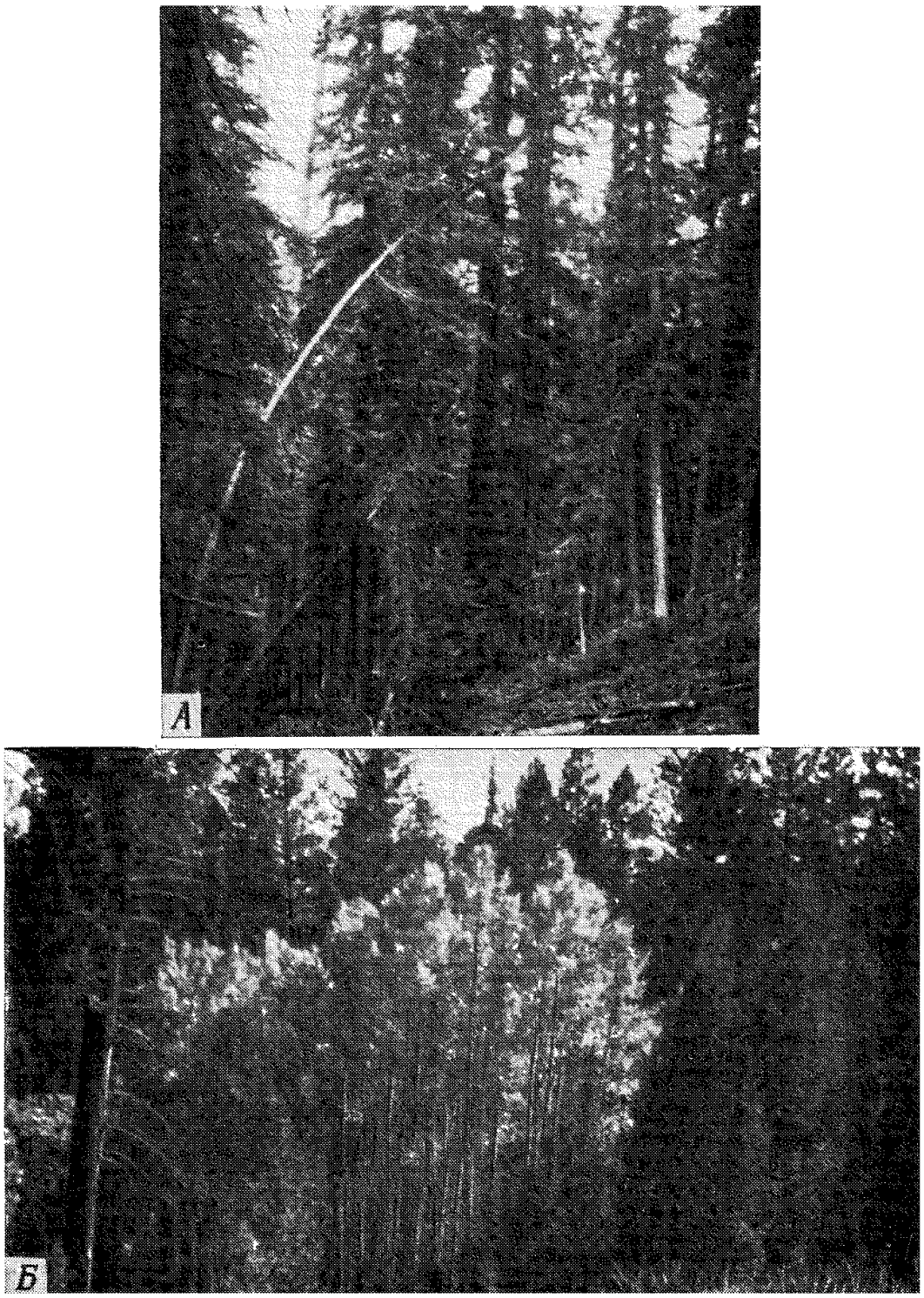
Хвоя разлагается очень медленно, поэтому почва имеет подзолистый профиль (фиг. 54). В почве обитают довольно многочисленные популяции мелких организмов, но мало более крупных (по сравнению с почвами листопадного леса или злаковников). Питание многих крупных растительноядных позвоночных, таких, как лоси, тетеревиные птицы и зайцы, зависит, по крайней мере частично, от развивающихся широколиственных сообществ (фиг. 187, *Б*). Семена хвойных служат важным источником пищи для многих животных, таких, как белки, чижи, клесты.

Как и в тундре, здесь выражены сезонная периодичность и колебания численности популяций. Классический пример — циклы численности зайца и рыси (фиг. 88). В хвойных лесах также наблюдаются вспышки численности жуков-короедов и листогрызущих насекомых, особенно если древостой состоит из одного или двух доминирующих видов. Однако, как отмечалось в гл. 7, разд. 9, такие вспышки являются частью непрерывного цикла развития, к которому адаптирована экосистема хвойного леса. Описание биома хвойного леса Северной Америки можно найти у Шелфорда и Олсона (1935).

Биом влажных (мезотермальных) хвойных лесов умеренной зоны

Другой тип леса встречается вдоль западного побережья Северной Америки от центральной Калифорнии до Аляски (фиг. 188), где температура выше, сезонные ее колебания относительно малы, а влажность очень высока. Хотя доминирует жизненная форма хвойных, эти леса флористически и экологически резко отличаются от северного хвойного леса. Количество осадков колеблется от 750 до 3750 мм; меньшее количество осадков в более южных областях компенсируется туманом, так что влажность всюду высока и отношение осадков к испарению крайне благоприятно. Оберлендер (1956) установил, например, что туман может давать в 2—3 раза больше воды, чем годовые осадки, и что некоторые высокие деревья способны «перехватывать» движущийся с побережья туман, получая при этом столько влаги, сколько могут дать 500 мм осадков. Так как вода не бывает обычно серьезным лимитирующим фактором, леса западного побережья часто называют «дождевыми лесами умеренной зоны».

Туя, тсуга, пихта (*Abies grandis*) и дугласова пихта (последняя на самых сухих участках или в субклимаксе влажных участков) составляют «большую четверку» доминирующих деревьев района Пьюджет Саунда, где такой лес достигает наибольшего развития. Южнее встречается калифорнийское мамонтово дерево (*Sequoia*), а севернее — ситкинская ель (*Picea sitchensis*). В отличие от более сухих и более северных хвойных лесов подлесок здесь хорошо развит всюду, куда проникает хоть немного света; обильны мхи и другие влаголюбивые растения. Эпифитные мхи здесь — экологические эквиваленты эпифитных бромелиевых из влажных тропических лесов. Биомасса продуцентов в этом биоме поразительно велика, и, как легко себе представить, продукция строевого леса с единицы площади потенциально может быть очень вы-



Фиг. 187. Типы хвойных лесов.

А. Высокогорный лес из ели Энгельмана и альпийской пихты в Колорадо; обратите внимание на большое количество подстилки, которая накапливается вследствие низкой температуры и продолжительного снежного сезона. *Б* Ельник в штате Айдахо с одной из основных стадий развития — осинником; осенью листья осин становятся золотисто-желтыми.



Фиг. 188. Пример влажного хвойного леса, который называют часто дождевым лесом умеренной зоны; заповедник Олимпик (Вашингтон).

Обратите внимание на большие деревья, пышный «ковер» папоротников и других травяиистых растенний и эпифитные мхи, обрамляющие сучья деревьев.

сокой, если поддерживать возобновление и круговорот биогенных веществ. Как во всех экосистемах, где такой большой процент биогенных веществ связан с биомассой, существует серьезная опасность истощения вследствие чрезмерной эксплуатации, в результате чего может уменьшиться продуктивность в будущем.

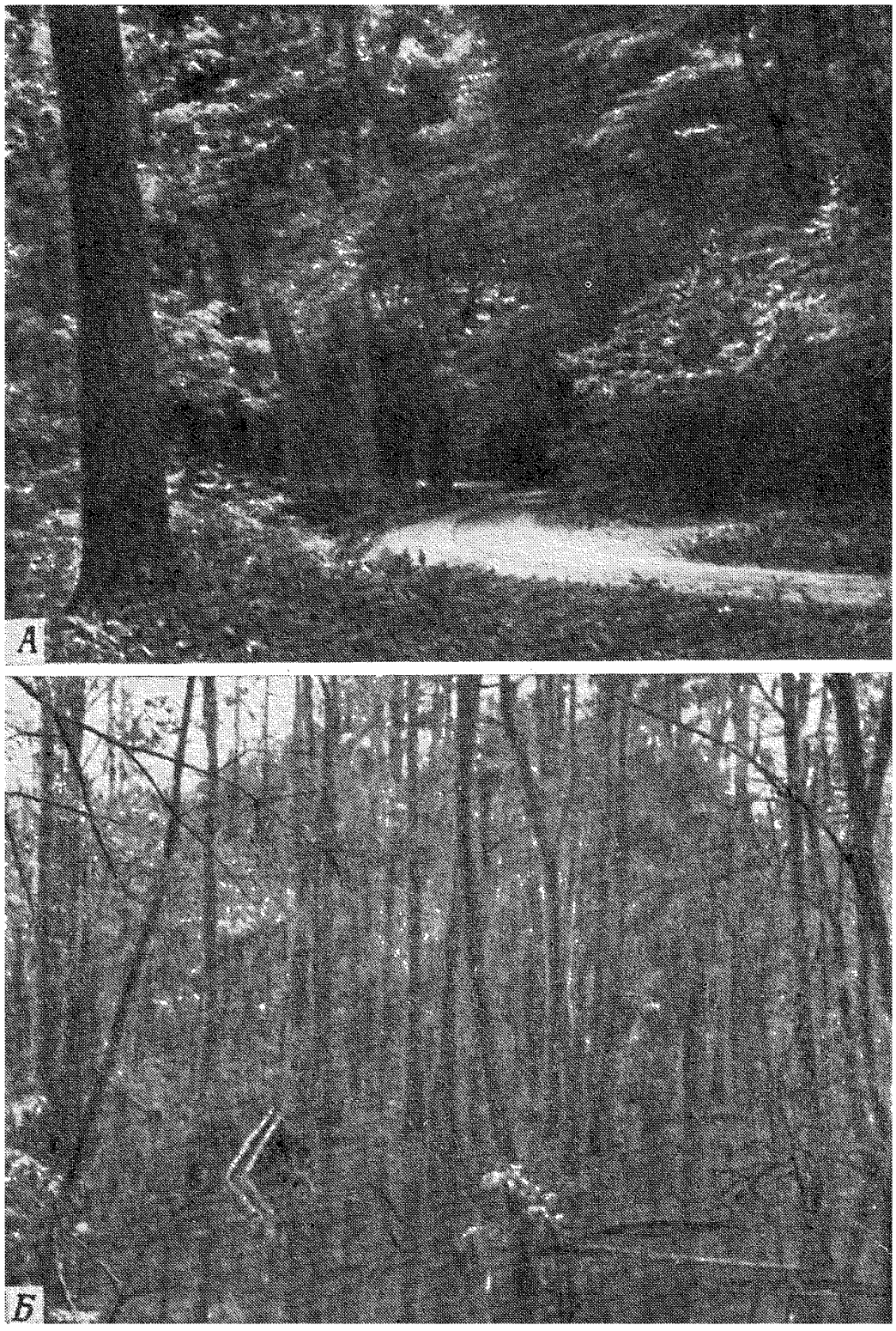
Всесторонний флористический и экологический обзор западных хвойных лесов дан в монографии Кражины (1969). Автор насчитывает 11 биогеоклиматических зон в градиенте от альпийской тундры до влажных прибрежных лесов, каждая зона содержит свойственный ей тип леса.

Биом листопадных лесов умеренной зоны

Сообщества листопадного леса (фиг. 189, 190) занимают области с большим количеством равномерно распределенных осадков (750—1500 мм) и умеренной температурой, для которой характерны четкие сезонные колебания. Эти леса первоначально покрывали восток Северной Америки, всю Европу и часть Японии, Австралии и южную часть Южной Америки (фиг. 183). Таким образом, биомы листопадных лесов в большей степени изолированы друг от друга, чем тундра и северные хвойные леса, и видовой состав должен, конечно, отражать степень этой изоляции. Так как в таких лесах в течение части года деревья и кустарники лишены листвы, контраст между зимой и летом очень велик. Травянистый и кустарниковый ярусы развиты хорошо, так же как и почвенная биота. Имеется большое количество растений, которые дают мясистые плоды и орехи. Среди животных, населяющих первичный лес Северной Америки, встречаются виргинский олень, медведь, серая и черная белка, серая лисица, американская рысь, дикая индейка. Харак-

терные мелкие птицы климаксных стадий — красноглазый вирео, лесной дрозд, хохлатая синица, печник и несколько видов дятлов. Интересно, что во многих областях листопадных лесов представлены хвойные, в основном разные виды сосен на стадиях развития или субклимакса (фиг. 124). Характерна травянистая, или «залежная», растительность, которой уделяется значительная часть экологических исследований.

Листопадные леса представляют собой наиболее важные биотические области мира, так как именно в этих районах цивилизация достиг-



Фиг. 189. Климатический и эдафический климаксы на востоке США.

А. Девственный древостой листопадного леса на западе Северной Каролины — климатический климакс. *Б* Эдафический климакс; болотистый лес камедного дерева (*Nyssa*) с бахромой эпифитного «испанского мха» *Tillandsia* на затопляемой долине реки Саванна.

ла наибольшего развития. Следовательно, этот биом сильно изменился под влиянием человеческой деятельности, его большая часть замещена культурными сообществами.

Биом листопадных лесов Северной Америки подразделяется на много разновидностей, представляющих разные климаксные типы лесов. Вот некоторые из них.

Буково-кленовый лес (на севере центральных районов США); кленово-липовый лес (в Висконсине и Миннесоте); лес из дуба и гикори (в западных и южных штатах); дубово-каштановый лес Аппалачских гор (именно этот тип леса в настоящее время больше всего страдает от грибных болезней) (гл. 7, разд. 18); смешанные мезофитные леса Аппалачского плато; сосновые леса на юго-востоке береговой равнины.

Каждый из них имеет свои отличительные черты, но многие организмы, особенно крупные животные, распространены в двух или более типах («связующие» виды). Как уже было отмечено, юго-восточная береговая равнина замечательна тем, что здесь нет и даже не было климаксной растительности на большей части района; это объясняется незрелостью почв и действием пожаров. Хотя большие территории покрыты климаксными сосновыми лесами (эдафический климакс), большая часть юго-восточной береговой равнины представляет собой разновидность листопадного леса, а не отдельный большой биом. Широкие экотоны расположены между листопадным лесом и северными хвойными лесами (область тсуги — белой сосны — северных жестколистных пород) и между листопадным лесом и степью (фиг. 184).

Прекрасную сводку по растительности листопадных лесов читатель найдет в книге Брауна (1950).



Фиг. 190. Остаток пирогенного климаксного леса длиннохвойной сосны близ Томасвилла (Джорджия).

Применение частых контролируемых палов позволяет сохранить открытый, парковый облик насаждений и предупреждает вторжение не выносящих пожара лиственных деревьв

Биом широколиственного вечнозеленого субтропического леса

Там, где сохраняется высокая влажность, а различия между летней и зимней температурой менее выражены, листопадные леса умеренной зоны уступают место широколиственному вечнозеленому лесному климаксу. Это сообщество хорошо развито в умеренно теплом морском климате центральной и южной Японии (табл. 53); оно характерно также для «хэммока» Флориды и сохранившихся дубовых лесов вдоль Мексиканского залива и южных берегов Атлантики (фиг. 199). Хэммок — это область зрелых почв, которые были защищены от пожаров, благодаря чему здесь могло развиться климатическое климаксное сообщество. Для большей части Флориды вместе с юго-восточной береговой равниной характерны стадии развития и эдафические климаксы (сосновые, заболоченные леса и марши), и по упомянутым выше причинам здесь нет климатического климакса. Так, Девис (1943) установил, что из почти 4 млн. га земли в южной Флориде лишь 140 тыс. заняты хэммоком.

Растения-доминанты вечнозеленого широколиственного леса составляют ряд от более северных видов — дубы, магнолия, лавр и падуб — до тропических видов — фиговое дерево, тамаринд, окра. Часто встречаются также пальмы, в том числе *Sabal palmetto*. Характерны лианы и эпифиты. К последней группе относятся многие папоротники, бромелиевые (в том числе ананасы) и орхидеи, которые содержат характерную фауну мелких животных. В общем для тропических и субтропических сообществ характерно значительно большее разнообразие видов. Экологический анализ лавровых и других широколиственных вечнозеленых лесов Японии дают Кимура (1960), Кусумото (1961), а также Кира и Шидеи (1967).

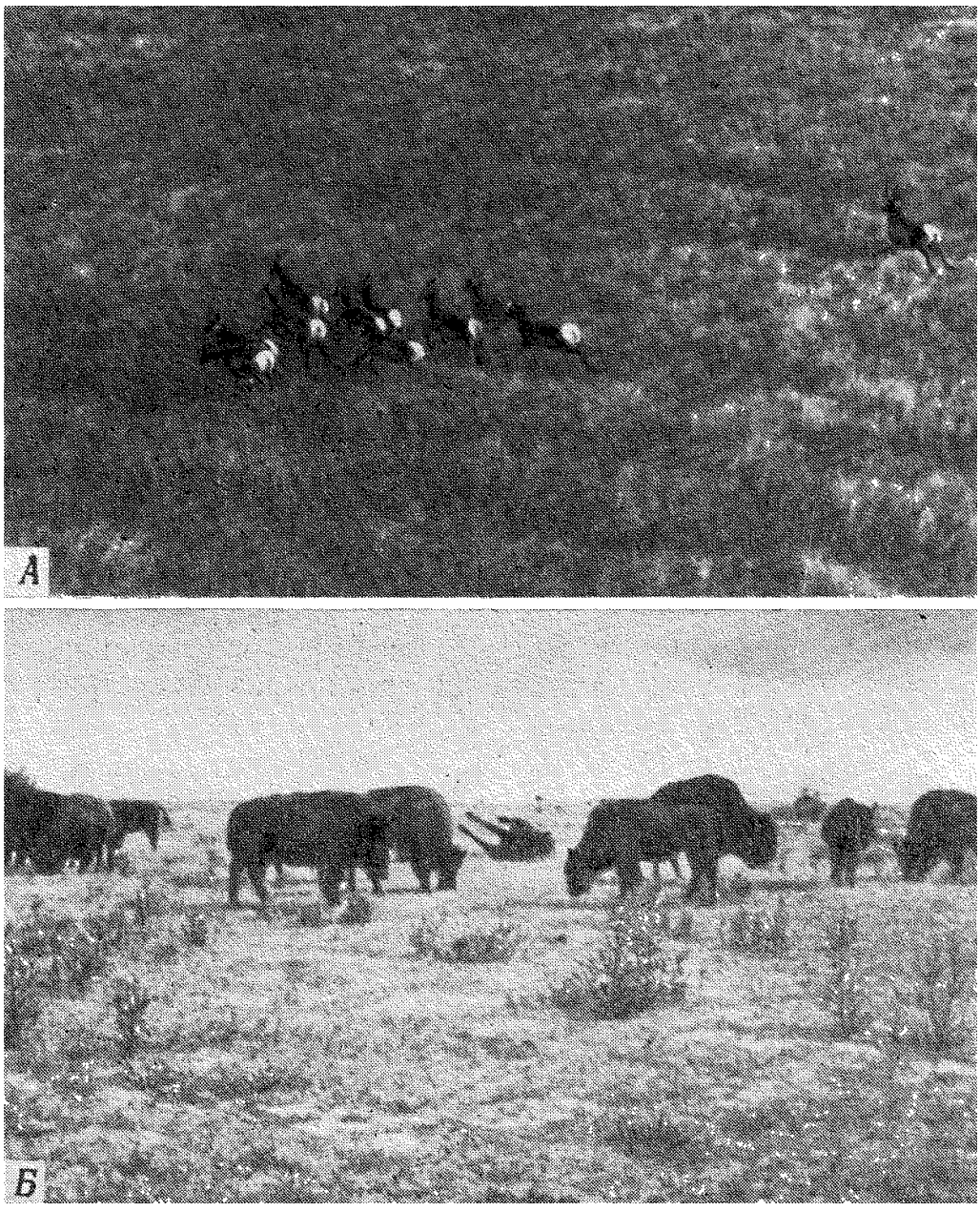
Прекрасным примером сохранившегося климаксного широколиственного леса является хэммок королевских пальм в Национальном парке Эверглейдс. Интересно отметить, что, хотя в этом лесу много растений, происходящих из тропиков, нет ни одного вида наземных птиц и млекопитающих, которые имели бы такое происхождение (водоплавающие тропические птицы в этом районе встречаются). Это, вероятно, потому, что Флорида никогда не была соединена с обширными тропическими сообществами на юге. Данный пример еще раз иллюстрирует роль географических факторов в формировании сообществ.

Биом степей умеренной зоны

Степи (фиг. 191, 192) покрывают очень большие пространства и имеют крайне важное значение для человека. Они представляют собой естественные пастбища для травоядных животных; важнейшие сельскохозяйственные культуры были выведены путем искусственного отбора из степных злаков. Превращение влажных степей в поля, на которых выращиваются хлебные злаки, как, например, на Среднем Западе США, вызвало относительно мало существенных изменений в структуре и функции экосистемы (в основном это «возвращение» сукцессии на стадию однолетников, как отмечено в гл. 9); быть может, в этом и кроется причина успеха человека в данном виде сельского хозяйства. История использования степей в качестве пастбищ не столь благополучна. Многие ранние цивилизации, сложившиеся в степных районах, были тесно связаны с одомашниванием травоядных животных, но, пожалуй, ни одним другим типом биома человек не злоупотреблял в такой мере, как этим. Даже сегодня большие группы людей не в состоянии понять, что к природным пастбищам следует относиться столь же внимательно, как

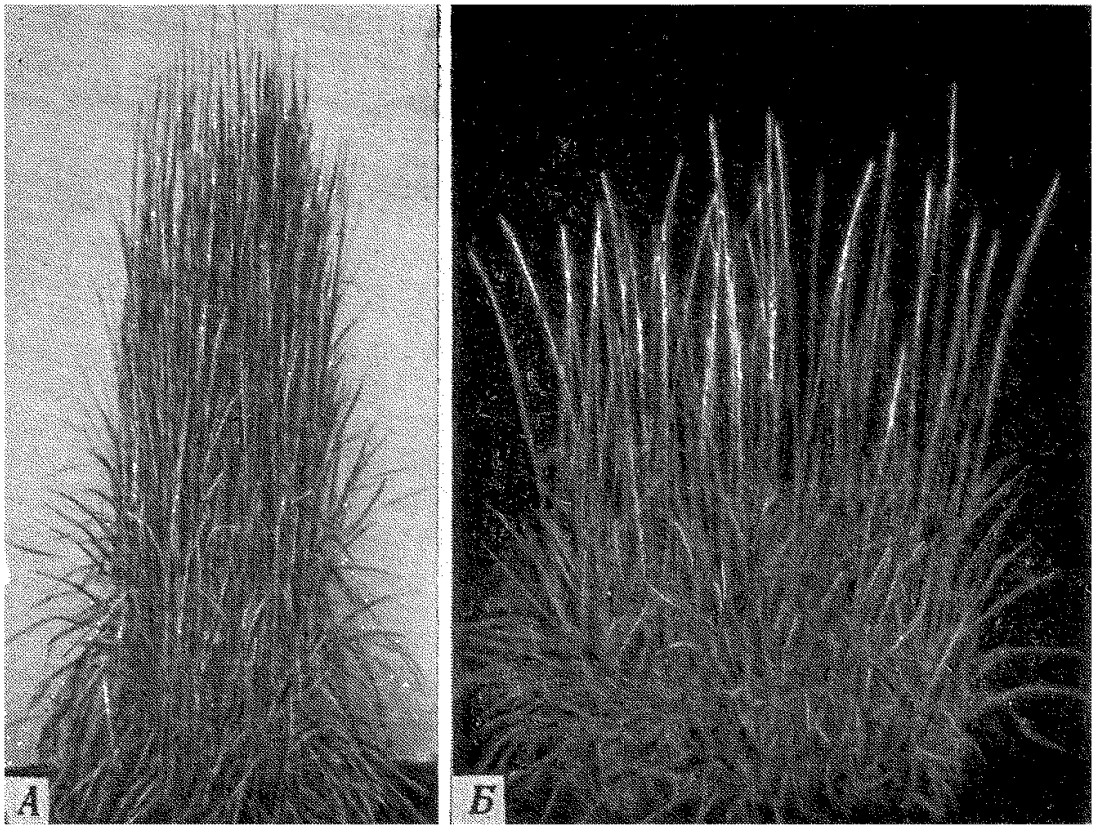
к культурным, и тысячи гектаров продолжают превращаться в бесплодную пустыню из-за чрезмерной эксплуатации (см. обсуждение вопроса об управлении обширными пастбищами в гл. 15, разд. 6, и концепцию «трагедии общин» в гл. 8, разд. 6).

Степи встречаются там, где дождей слишком мало для поддержания жизненной формы леса, но больше, чем там, где возникли жизненные формы пустыни. Это означает, что количество осадков колеблется здесь от 250 до 750 мм; оно зависит от температуры и распределено по сезонам. Однако степи встречаются также в областях с лесным климатом, где эдафические факторы, такие, как высокий уровень грунтовых вод или пожары, благоприятствуют злакам в их конкуренции с деревьями. Теперь в общем принято считать, что исходные прерии Огайо, Индианы и Иллинойса были «пирогенными климаксами» (см. гл. 9). Степи



Фиг. 191. Естественный злаковник умеренной зоны в центральной части Северной Америки с двумя характерными видами травоядных млекопитающих.

А. Злаковник с умеренным выпасом в Национальном резервате Ред-Рок-Лейк (Монтана); видно небольшое стадо вилорогой антилопы. *Б*. Низкотравный злаковник, Национальный парк Уэйнрайт, Альберта, Канада. Видно стадо бизонов; животное в центре «принимает пылевую ванну»; старые «бизоньи ванны» можно найти в злаковниках спустя много лет после истребления бизонов.



Фиг. 192. Два климаксных злака биома злаковников в Северной Америке.
А. Andropogon scoparius — самый важный местный злак восточной части степного биома. *Б. Bouteloua curtipendula* — широко распространенный злак смешанных и низкозлаковых областей на западе.

умеренной зоны расположены обычно в глубине континентов (фиг. 183). Степные почвы весьма характерны; как уже отмечалось, они содержат большое количество гумуса (фиг. 54).

В Северной Америке биом степи подразделяется (с востока на запад) на следующие зоны: высокотравные, смешанные, низкотравные и кустисто-злаковые прерии. Эта зональность определяется градиентом количества осадков, который является одновременно и градиентом уменьшения первичной продуктивности. Ниже приводится перечень некоторых наиболее важных видов многолетников, объединенных в группы по высоте надземных частей.

Высокие злаки (150—240 см) — бородач (*Andropogon gerardi*), просо (*Panicum virgatum*), индейская трава (*Sorghastrum nutans*) и другие.

Средние злаки (60—120 см) — малый бородач (*A. scoparius*), ковыль (*Stipa spartea*), *Sporobolus heterolepis*, пырей (*Agropyron smithii*), тонконог (*Koeleria cristata*), индейский рис (*Oryzopsis*) и многие другие.

Низкие злаки (15—45 см) — бизонова трава (*Buchloe dactyloides*) и различные виды грамовой травы (*Bouteloua*); интродуцированные мятлик (*Poa*) и костер (*Bromus*).

Корни большинства видов углубляются в почву (до 1,5 м) и вес корней климаксных многолетних растений в несколько раз больше веса надземных частей. Уивер и Зинк (1946) установили, что для *Andropogon scoparius* и *Bouteloua* нужно три года (начиная с высева) до достижения максимальной биомассы корней (отношение подземных частей к надземным выше, чем в большинстве лесов), после чего дальнейший прирост не происходит и годовой рост равен годовым потерям. Большое

значение имеет форма роста корней. Одни из перечисленных выше видов, например бородач, бизонова трава и леерсия, имеют подземные корневища и формируют, таким образом, дернину. Другие виды, такие, как веничный бородач, *Koeleria cristata, Stipa spartea,* являются кустовыми злаками и растут группами. Эти жизненные формы могут быть найдены во всех зонах, но кустовые злаки преобладают в более сухих областях, где степи постепенно переходят в пустыню.

Особое экологическое значение имеет географическое происхождение степных видов. Представители родов северного происхождения, таких, как *Stipa, Agropyron* и *Poa,* возобновляют рост ранней весной, достигают максимального развития в конце весны или начале лета (когда семена созрели), а в жаркую погоду как бы впадают в «полусон»; осенью их рост возобновляется и они остаются зелеными, несмотря на мороз. Представители родов южного происхождения, таких, как, *Andropogon, Buchloe* и *Bouteloua,* возобновляют рост в конце весны, растут непрерывно все лето, достигают максимума биомассы к концу лета или осенью и остальное время не растут. С точки зрения годовой продуктивности экосистемы в целом благоприятна смесь северных и южных злаков, особенно потому, что в одни годы дожди могут быть обильными весной или осенью, а в другие годы — в середине лета. Замена таких адаптированных смесей «монокультурами» приводит к колебаниям продуктивности (еще один простой экологический факт, который не понимают даже агрономы!).

Разнотравье (сложноцветные, бобовые и т. д.) в общем составляет лишь малую часть продуцирующей биомассы климаксных степей, но встречается постоянно. Некоторые виды особенно интересны как индикаторы (для них характерна высокая степень «верности»; см. Хенсон, 1950). Чрезмерный выпас, или засуха, или обе эти причины увеличивают процент разнотравья, которое выражено также на ранних стадиях сукцессии. Вторичная сукцессия в степном биоме и ритмические изменения растительности на протяжении влажного и сухого сезонов были описаны ранее (гл. 9, разд. 1 и 3). Те, кто путешествует в автомобиле по континентальным районам США, должны помнить, что эффектные однолетние травы по обочинам дорог, такие, как солянка и подсолнечник, обязаны своим «процветанием» постоянному разрушению почвы человеком.

Высокотравные прерии Северной Америки уступили место посевам зерновых и культурных пастбищ или древесной растительности. Первичную, или девственную, высокотравную прерию найти трудно, и там, где проводятся соответствующие научные исследования (например, в арборетуме Висконсинского университета), стоит приложить усилия, чтобы сохранить ее специфику.

Большую долю степных млекопитающих составляют бегающие или роющие формы. Для них характерно образование колоний или стад; такой образ жизни обеспечивает некоторую защиту в открытом местообитании. В гл. 9 перечислены основные виды исконно степных крупных травоядных животных различных биогеографических областей; о значении миграций, благодаря которым не происходит истощения пастбищ, было упомянуто в предыдущем разделе. Важным компонентом степной фауны являются такие живущие в норах грызуны, как суслики, луговые собачки и мешотчатые крысы. Там, где в результате деятельности человека уменьшается популяция хищников, таких, как койоты, степные лисицы и барсуки, часто возникают вспышки численности грызунов; численность грызунов увеличивается также при чрезмерном выпасе коров или других копытных. Характерные птицы степей Северной Америки — степные тетерева, луговые жаворонки, подорожники, рогатые жаворонки

и поедающие грызунов хищные птицы; экологически эквивалентные виды встречаются в других частях света.

Наряду с климатическими и почвенными условиями в определении флористического состава данного сообщества важную роль играют крупные травоядные млекопитающие, как дикие, так и домашние; дело в том, что одни виды злаков и некоторых других растений более чувствительны к воздействию травоядных, чем другие. В пастбищном хозяйстве пользуются термином «уменьшающиеся» («*decreasers*») для обозначения видов, охотно поедаемых животными. Бредшоу (1957) показал, что на искусственных злаковниках Англии, где веками осуществлялся чрезмерный выпас, возникли экотипы злаков, которые сохраняют свойственную им низкую продуктивность даже при пересадке на экспериментальные участки без выпаса. В условиях сильного стресса со стороны травоядных для растений более выгоден медленный рост (даже если влажность и другие условия способствуют быстрому росту). Растения, которые не приобретают этого свойства, полностью уничтожаются травоядными! Такие же низкопродуктивные экотипы были найдены в альпийских районах, где крайние условия вызывали такой же эффект, как и чрезмерный выпас. В этих районах присущая видам и, вероятно, целой экосистеме продуктивность становится точно такой же адаптивной характеристикой, как любой морфологический признак. При анализе существующих в настоящее время условий следует, кроме того, принимать во внимание влияние пожаров и роль первобытного человека (см. Зауэр, 1950; Малин, 1953). Подробное описание степного биома Северной Америки читатель найдет у Клементса и Шелфорда (1939), Карпентера (1940), Уивера (1954), Уивера и Олбертсона (1956) и у Малина (1956). Степной биом был выбран для первого большого исследования в рамках Международной биологической программы; в этом исследовании примут участие ученые разных специальностей и будет применен системный подход (см. Ван-Дайн, 1969; Купленд и др., 1969; Вигерт и Эванс, 1967). Блоковая модель и крупномасштабная имитационная модель степной экосистемы приведены на фиг. 134 и 135.

Биом тропической саванны

Тропические саванны (степи с редкими деревьями или группами деревьев) расположены в теплых областях, где выпадает большое количество осадков (1000—1500 мм), но имеется длительный сухой сезон, во время которого часто возникают пожары. Самая обширная область этого типа находится в Африке (фиг. 185), но довольно значительные области тропических саванн встречаются также в Южной Америке и Австралии. Так как и деревья и злаки должны быть устойчивы к засухе и пожару, растительность состоит из небольшого числа видов, что составляет резкий контраст примыкающим экваториальным лесам. Доминирующее покрытие составляют злаки, принадлежащие к таким родам, как *Panicum, Pennisetum, Andropogon* и *Imperata;* редкие деревья резко отличаются от видов, растущих в дождевом лесу. В Африке ландшафт украшают живописные акации, баобабы (*Adansonia*), древовидные молочаи и пальмы. Часто на обширных территориях доминирует по одному виду злаков и деревьев.

Африканская саванна не имеет себе равных по численности и разнообразию популяций копытных. Здесь пасутся или объедают молодые побеги многочисленные виды антилоп, буйволы, зебры и жирафы; в тех местах, где эту «крупную дичь» не вытеснил человек со своим домашним скотом, на нее охотятся львы и другие хищники. Насекомые наиболее обильны во время влажного сезона, когда гнездится и большинство



Фиг. 193. Тропическая саванна в Африке.
Для нее характерны редкие деревья живописной формы, пожары в сухой сезон и много видов крупных травоядных млекопитающих.

птиц; рептилии же активнее во время сухого сезона. Таким образом, сезоны определяются осадками, а не температурой, как в степях умеренной зоны.

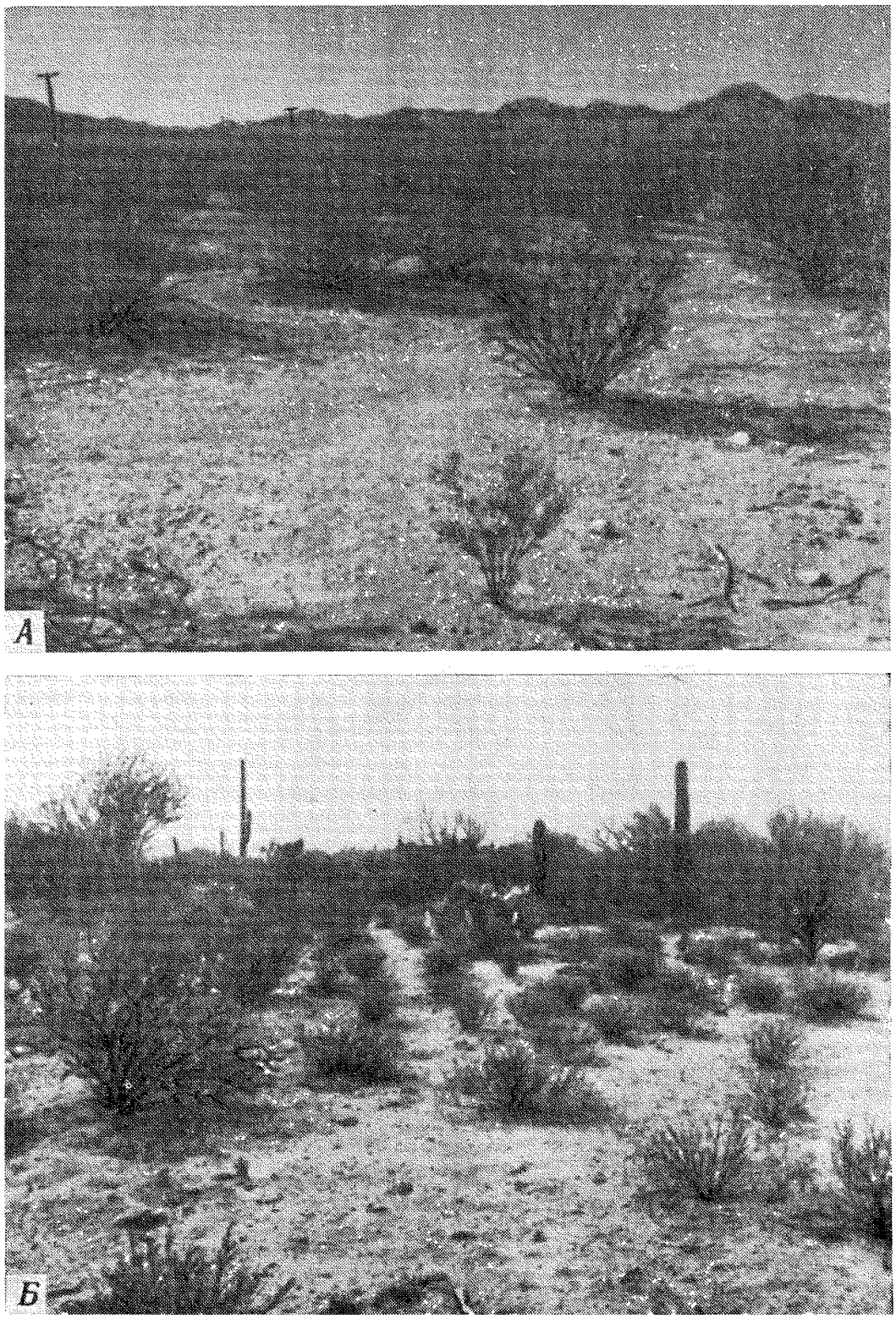
Проблему землепользования в африканской саванне с ее разнообразием травоядных копытных необходимо решить как можно скорее. Многие экологи полагают, что целесообразнее использовать антилоп, гиппопотамов и буйволов, поддерживая их продуктивность или, быть может, превратив их в полудомашних животных, а не истреблять этих животных и заменять их домашним скотом (Питрайдс, 1956; Дарлинг, 1960; Десмен и Моссмен, 1962; Талбот и др., 1965). Это предпочтительнее не только потому, что при этом обеспечивается более полное использование естественной первичной продукции, но и потому, что дикие животные иммунны ко многим тропическим болезням и паразитам, к которым высоковосприимчив домашний скот. Здесь опять уместно вспомнить принципы, о которых шла речь в гл. 3. Продукция, получаемая при интенсивном ведении животноводства, всегда превышает продукцию, которую можно получить от диких популяций, но этот выигрыш в продукции связан с большими дополнительными затратами человеческого труда и энергии на борьбу с болезнями и сорняками и на механизацию. Безусловно, целесообразно предпринять попытку организации охотничьих хозяйств.

На фиг. 193 показан пейзаж африканской саванны, на котором видны три главных ее компонента, а именно злаки, редкие деревья и травоядные млекопитающие. Экологические проблемы тропических степей обсуждаются во многих отчетах ЮНЕСКО, некоторые интересные черты этого биома обрисовали Обер де ла Рю и др. (1957).

Биом пустынь

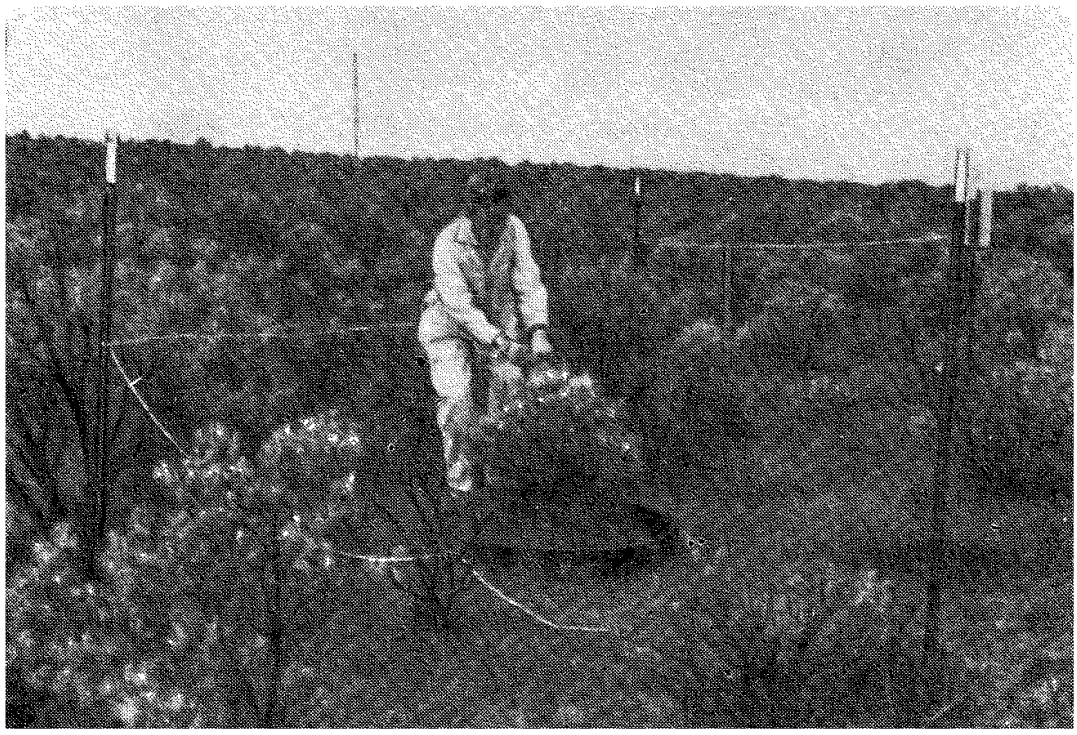
Пустыни (фиг. 194, 195) встречаются в общем в тех областях, где количество осадков составляет 250 мм и менее, а иногда в районах, где осадков больше, но распределены они неравномерно. Скудность осадков может быть вызвана: 1) высоким давлением (Сахара и австралийские

пустыни), 2) географическим положением в районе «дождевой тени» (западные пустыни Северной Америки) или 3) высотой местности (пустыни Тибета, Боливии или Гоби). В большинстве пустынь на протяжении года выпадает некоторое количество дождей и имеется хотя бы редкая растительность, если эдафические условия субстрата не оказываются особенно неблагоприятными. По-видимому, единственные абсолютные

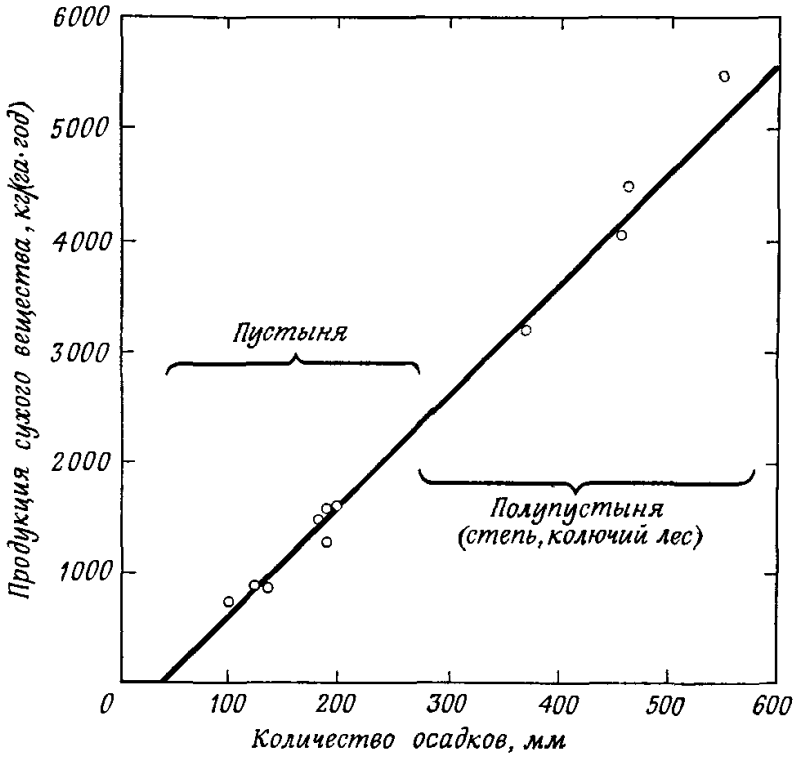


Фиг. 194. *Пустыни на западе Северной Америки*

А Низменная «жаркая» пустыня на юге Аризоны с преобладанием креозотового кустарника; обратите внимание на характерную форму роста этого кустарника (обильное ветвление на уровне почвы) и довольно равномерное распределение по поверхности *Б* Пустыня в Аризоне на большей высоте с несколькими формами кактусов, разнообразными пустынными кустарниками и небольшими деревьями



Фиг. 195. «Холодная» пустыня на востоке штата Вашингтон.
Преобладают кусты полыни (*Artemisia*), фотография сделана весной, во время пика первичной продукции, когда однолетние злаки и травы заполняют пространства между кустами Показан момент эксперимента с введением радиоактивной метки, проводимого для сравнения потребления кустарников и однолетников.



Фиг. 196. Годовая продукция сухого вещества (в килограммах на 1 га) в пустынях и полупустынях, расположенных вдоль градиента количества осадков в Западной Африке (Уолтер, 1954).

пустыни, где совсем мало или вовсе нет дождей,— это Центральная Сахара и пустыня Атакама на севере Чили.

Уолтер (1954) измерил чистую продукцию ряда пустынных и полупустынных сообществ, которые расположены вдоль градиента количества осадков в Африке. Как следует из фиг. 196, годовая продукция является линейной функцией количества осадков, по крайней мере до 600 мм, что иллюстрирует «жесткость» действия влажности как лимитирующего фактора. Заметьте, что чистая годовая первичная продукция настоящих пустынь не превышает 2000 кг/га, а суточная — 0,5 г/м^2 или, 2,5 ккал/м^2.

В условиях орошения пустынь, когда вода перестает быть лимитирующим фактором, первостепенное значение приобретает тип почвы. Там, где структура почвы и содержание в ней биогенных веществ благоприятны, пустыня может быть крайне продуктивной благодаря большому количеству солнечного света (табл. 6). Однако из-за высокой стоимости строительства и эксплуатации ирригационных систем удельная стоимость выращенной продукции может оказаться высокой. Через такую экосистему должны протекать очень большие объемы воды, иначе может начаться аккумуляция солей в почве (как следствие высокой скорости испарения). По мере «старения» обводненной экосистемы повышенная потребность в воде вызывает «спираль инфляции»; возникает необходимость в строительстве новых водоводов, что повышает стоимость продукции и ведет к более интенсивной эксплуатации подземных или горных водных источников. В пустынях Старого Света повсюду легко найти развалины древних ирригационных систем. Во многих случаях никто не знает, почему они пришли в упадок и почему «райские сады» опять превратились в пустыню. Эти руины напоминают нам о том, что обводненная пустыня не может цвести вечно.

Существуют три жизненные формы растений, адаптированные к пустыням: 1) однолетние растения, избегающие засухи тем, что их рост происходит только в периоды достаточной влажности (гл. 5, разд. 5), 2) суккуленты, сохраняющие воду, такие, как кактусы, и 3) пустынные кустарники, многочисленные ветви которых отходят от короткого основного ствола и покрыты мелкими толстыми листьями; эти листья сбрасываются во время продолжительного сухого сезона. Пустынные кустарники всего мира весьма сходны по внешнему виду, хотя могут принадлежать к разным систематическим группам (другой четкий пример экологической эквивалентности). Как уже объяснялось (гл. 5, разд. 5), адаптация к аридным условиям состоит не в повышении эффективности транспирации, а в способности избегать увядания, оставаясь надолго в состоянии покоя.

С экологической точки зрения принято различать два типа пустынь — жаркие и холодные. Пустынная растительность обладает очень характерным распределением: редкие отдельные растения разбросаны далеко друг от друга с обширными пустыми пространствами между ними (фиг. 194). В поддержании дистанции между растениями определенную роль играют антибиотики. В любом случае такое разреживание снижает конкуренцию за скудные ресурсы; интенсивная конкуренция за воду привела бы к гибели или задержке роста всех растений.

В Северной Америке креозотовый кустарник — широко распространенный доминант жаркой юго-западной пустыни (фиг. 194), а полынь — основное растение на обширных пространствах более северных холодных пустынь Большого Бассейна (фиг. 195). Колючий шалфей также широко распространен в южных областях, тогда как на высокогорьях, где влаги немного больше, характерными компонентами являются гигантский кактус (сахуаро) и пало верде (фиг. 194). Восточнее к пустын-

ным кустарникам примешивается значительное количество злаков, и пустыня переходит в полупустыню. Злаки, к несчастью, сильно страдают от чрезмерного выпаса и защиты от пожаров или от того и другого. В холодных пустынях, особенно на щелочных почвах внутренних водосборных бассейнов, обширные зоны заняты солянками сем. Chenopodiaceae, такими, как лебеда, хмельная полынь, эуроия. Маревые не менее широко распространены в аридных районах других частей света. Сообщества лебеды и полыни были уже описаны в гл. 6. Суккулентная жизненная форма, включая кактусы и древовидные юкки и агавы, достигает наибольшего развития в мексиканских пустынях (и в неотропической области). Некоторые виды таких растений проникают в кустарниковые пустыни Аризоны и Калифорнии, однако в холодных пустынях эта жизненная форма не имеет существенного значения. Однолетние травы и злаки во всех пустынях могут очень пышно расти на протяжении коротких влажных периодов. Обширные участки «голого грунта» пустынь не обязательно лишены растений. Здесь могут существовать мхи, водоросли и лишайники; на песчаных и других распыленных почвах они образуют защитную корку. Сине-зеленые водоросли (в составе лишайников) имеют важное значение как фиксаторы азота (Шильдс и др., 1957).

Животные пустыни, подобно растениям, по-разному приспособлены к недостатку воды. Пресмыкающиеся и некоторые насекомые «преадаптированы», так как они обладают относительно непроницаемыми покровами и выделяют сухие экскреты (мочевую кислоту и гуанин). «Водозащитность» пустынных насекомых обеспечивается веществами, которые делают их покровы непроницаемыми при высокой температуре (Эдни, 1957). Полностью устранить испарение с дыхательных поверхностей невозможно, однако оно сводится к минимуму у таких насекомых благодаря особым дыхальцам. Следует отметить, что образование метаболической воды (в результате расщепления углеводов), которое часто бывает единственным доступным ее источником, само по себе не является адаптацией. Адаптация состоит в способности сохранять эту воду или, как бывает у жуков-чернотелок (характерные обитатели пустыни), в способности к усиленному образованию метаболической воды при низкой влажности (Эдни, 1957). Млекопитающих как группу нельзя считать хорошо адаптированными к условиям пустыни (так как они выделяют мочевину, что связано с потерей большого количества воды), все же некоторые виды приобрели удивительные вторичные адаптации. К таким животным относятся грызуны сем. Heteromyidae, в частности кенгуровая крыса и карманчиковая мышь в пустынях Нового Света и тушканчик в пустынях Старого Света. Эти животные могут неопределенно долго питаться сухими семенами и вовсе не нуждаются в воде. Днем они остаются в норах и сохраняют воду, выделяя очень концентрированную мочу и не расходуя воду на температурную регуляцию. Шмидт-Нильсен (1949) установил, что относительная влажность в норе достигает 30—50%, тогда как в пустыне над грунтом в дневное время она составляет 0—15%. Относительная влажность в пустыне ночью, когда животные находятся на поверхности, была примерно такой же, как в норах днем. Следовательно, адаптация этих животных к жизни в пустыне носит не только физиологический, но и поведенческий характер. Другие обитающие в пустыне грызуны, например древесные крысы, не могут существовать только на сухой пище, но выживают в некоторых частях пустыни, поедая суккулентные кактусы и другие запасающие воду растения. В обзоре, посвященном метаболизму пустынных млекопитающих, Шмидт-Нильсен (1964) делит их на две группы — те, которые не используют воду для температурной регуляции, как кенгуровая крыса или

гушканчик, и те, кто, как верблюды, используют ее для этой цели. Верблюд должен пить, хотя и может длительное время обходиться без воды, так как его ткани устойчивы к повышению температуры и к такой степени дегидратации, которая была бы смертельна для большинства животных (верблюды не хранят воду в горбе, как это обычно считают!). Ко второй группе относятся, по-видимому, и птицы пустынь (Бартоломью и Доусон, 1953); они должны хотя бы иногда получать воду (будь то роса или другие источники); птицы, следовательно, в изобилии встречаются там, где доступна вода или питание суккулентами. Физиологическая адаптация человека к условиям пустыни оставляет желать много лучшего.

Растительность пустынь Северной Америки подробно описали Шанц (1942), Биллингс (1951), Шрив (1951) и многие другие. При ознакомлении с обширной литературой о пустынях, приведенной в отчетах ЮНЕСКО, поражаешься тому, что почти все данные носят чисто описательный характер; о том, как на самом деле «работают» пустынные экосистемы, известно очень мало. Микробное разложение, сведенное к минимуму в связи с сухим климатом, по-видимому, компенсируется многочисленной популяцией растительноядных грызунов, которые, подобно зоопланктону в море, играют важную роль в круговороте биогенных веществ. Как во всех экосистемах, адаптированных к экстремальным условиям, относительно много чистой продукции запасается или поступает в репродуктивные органы, что обеспечивает, таким образом, запас пищи для консументов. Из опубликованных недавно работ, посвященных пустыням, функциональный подход доминирует у Шью и Шью, 1965; Ниринга и др., 1963.

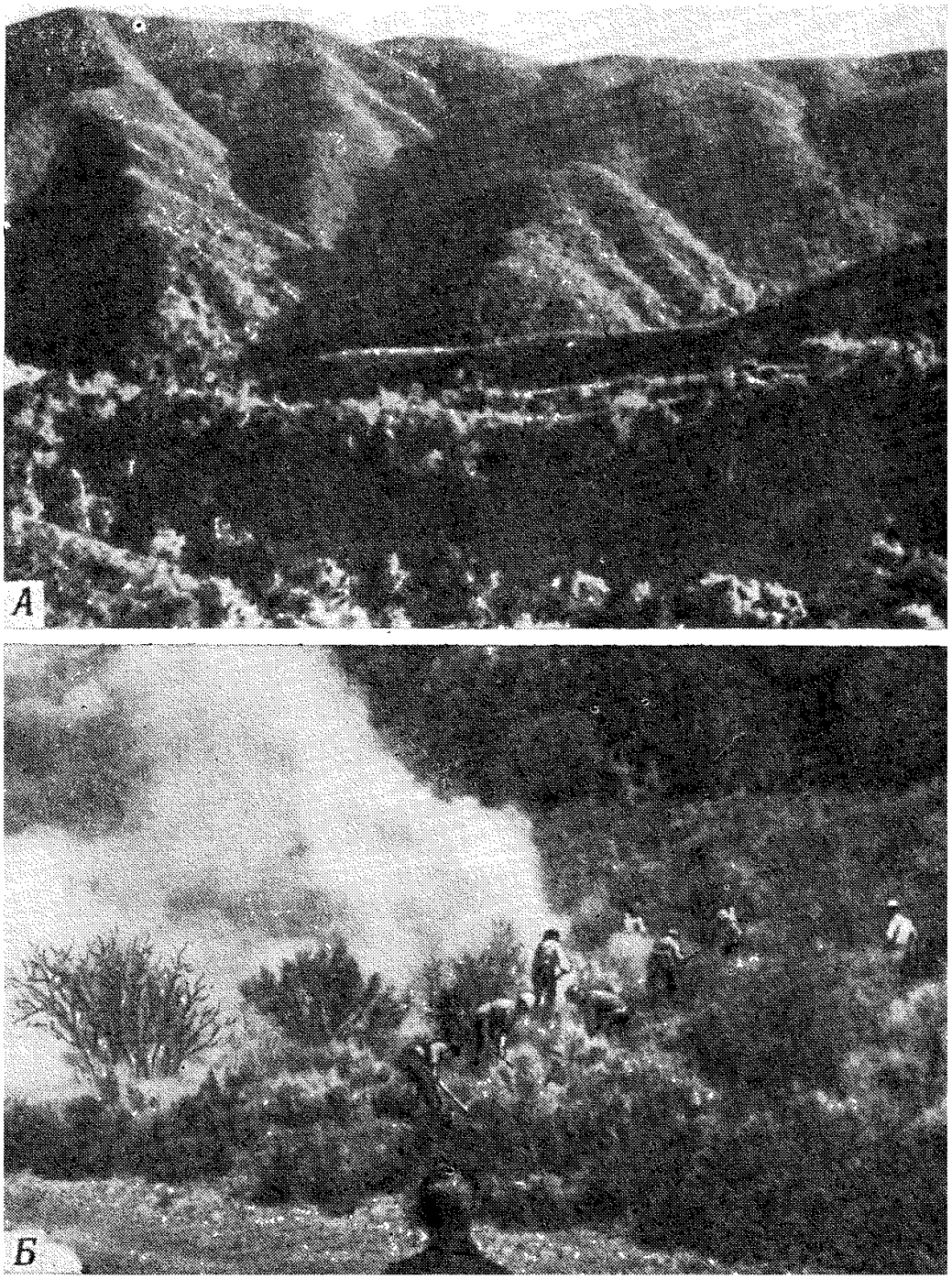
Биом чапарраля

В областях с мягким умеренным климатом, где обильны зимние дожди, но сухо летом, климаксная растительность состоит из деревьев или кустарников с жесткими, толстыми вечнозелеными листьями. В данный раздел мы включили как собственно чапарраль, или «прибрежный чапарраль», в котором преобладает кустарниковая жизненная форма, так и «широколиственно-склерофильный лес», в котором есть редкие деревья. Сообщества чапарраля обширны в Калифорнии и Мексике, по берегам Средиземного моря и вдоль южного берега Австралии (фиг. 197). В зависимости от области и местных условий доминировать могут различные виды растений. Пожар — важный экологический фактор, способствующий доминированию кустарника в ущерб деревьям. Таким образом, чапарраль, по крайней мере частично, может быть «пирогенным дисклимаксом», как лес длиннохвойной сосны в юго-восточных штатах.

В Калифорнии чапарраль покрывает склоны и каньоны на площади 2—3 млн. га. Обычными кустарниками являются чамисо и толокнянка, которые образуют часто густые заросли; характерны также вечнозеленые дубы. Дождливый сезон продолжается обычно с ноября по май. В этот период в чапаррале живут чернохвостый олень и многие птицы; с наступлением жаркого сухого лета они откочевывают к северу или в горные районы. Постоянно живущие в этом низкорослом лесу позвоночные обычно невелики и имеют неяркую окраску; характерны мелкий кролик Бахмана, древесные крысы, бурундуки, ящерицы, мелкие воробьиные и тауи. Когда вегетационный сезон подходит к концу, плотность популяций размножающихся птиц и насекомых бывает довольно высокой; численность популяции уменьшается в конце лета, когда высыхает растительность. Именно в этот сезон часты пожары, которые очи-

щают склоны с невероятной быстротой. После пожара, с первыми дождями в чапарралe начинают усиленно расти кустарники, которые достигают максимальной величины за 15—20 лет. Роли пожаров в калифорнийском чапарралe посвятил свой обзор Суини (1956), который отмечает, что пожар стимулирует прорастание некоторых семян и обеспечивает сохранение в составе флоры некоторых видов травянистых растений. Общую структуру растительности этого биома подробно описал Купер (1922), а краткое описание растений и животных калифорнийского чапарраля опубликовал Когсуэлл (1947) (см. также фиг. 77).

Так как на некоторых из поросших чапарралем склонах морозы относительно редки, их часто используют под фруктовые сады. Однако особая их ценность для человека в том, что они служат защитой водосборных бассейнов. Если специально не поддерживать сообщество ча-



Фиг. 197. Чапарраль.

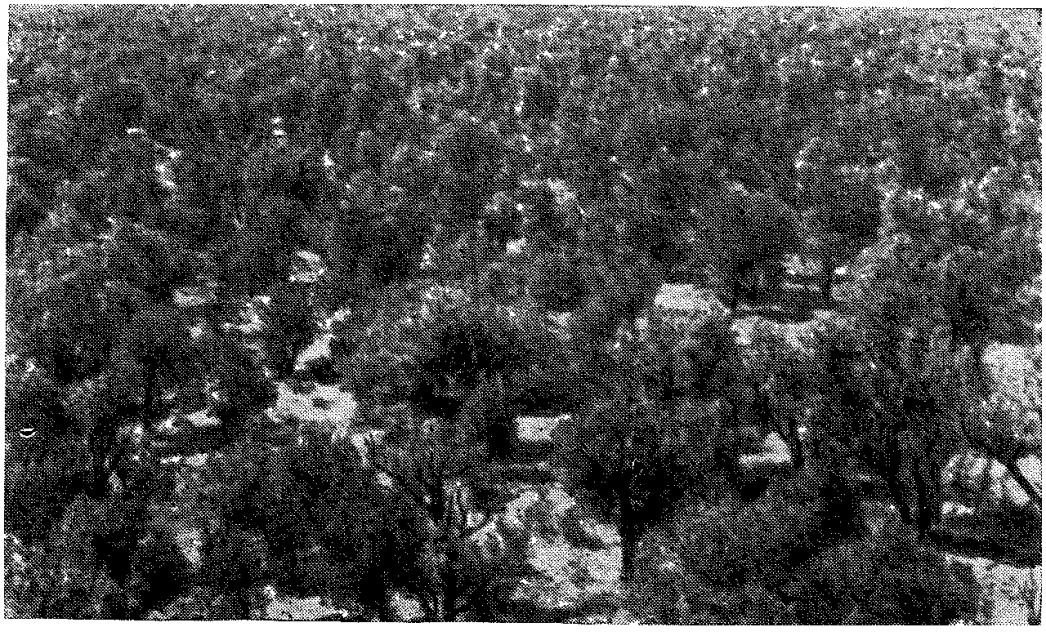
А. Общий вид поросших чапарралем холмов Калифорнии. *Б.* Борьба с небольшим пожаром в условиях «пирогенной» растительности.

парраля в хорошем состоянии, это может иметь серьезные последствия: происходит эрозия крутых, слабо закрепленных склонов; мало того, разрушительные потоки врываются в густонаселенные долины. Хелмерс и др. (1955) показали, что, кроме воды, лимитирующим фактором является также азот; эти авторы утверждают, что густоту чапарраля на склонах, расположенных выше городов, можно увеличить, применяя азотные удобрения.

Чапарраль районов с зимними дождями в Средиземноморье носит местное название «маки»; подобная растительность в Австралии называется «мали-скрэб». В Австралии доминируют деревья и кустарники из рода *Eucalyptus*. Не удивительно, что австралийские эвкалипты хорошо чувствуют себя в калифорнийском чапаррале, куда их активно интродуцировали и где они заменили в городах местные древесные виды.

Биом карликовой сосны и можжевельника

Лес «карликовых хвойных» (фиг. 198) занимает, по-видимому, достаточно обширные области в глубине Большого Бассейна и вдоль реки Колорадо в штатах Колорадо, Юта, Аризона, Нью-Мехико, Невада и на западе центральной Калифорнии и обладает достаточно своеобразной биотой, чтобы его можно было рассматривать как самостоятельный биом. Это сообщество можно, однако, считать и подразделением биома северного хвойного леса. Лимитирующим фактором здесь является влажность; 250—500 мм неравномерно распределенных осадков определяют парковый облик насаждений карликовой сосны (*Pinus edulis*, *P. monophylla*) и можжевельников (несколько видов рода *Juniperus*), как показано на фиг. 198. Это сообщество занимает широкую полосу между пустыней или степью и более мощными хвойными лесами на больших высотах. Сосновые шишки и плоды можжевельника — важный источник пищи для животных. Сойка, большая синица и кустарниковая синица — характерные постоянные виды оседлых птиц; два первых широко распространены в этом биоме. Более подробно о карликовых хвойных см. у Вудбери (1947) и Харди (1945).

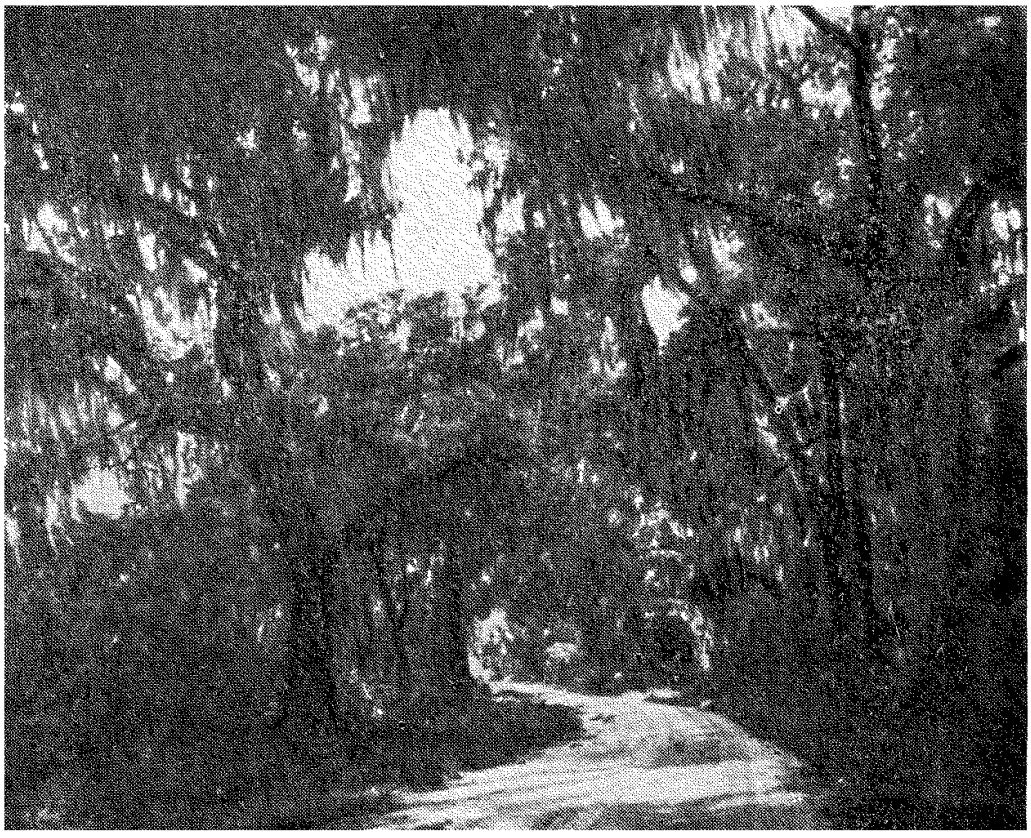


Фиг. 198. Биом карликовой сосны и можжевельника в Аризоне.
Мелкие сосны и можжевельники образуют открытый парковый древостой.

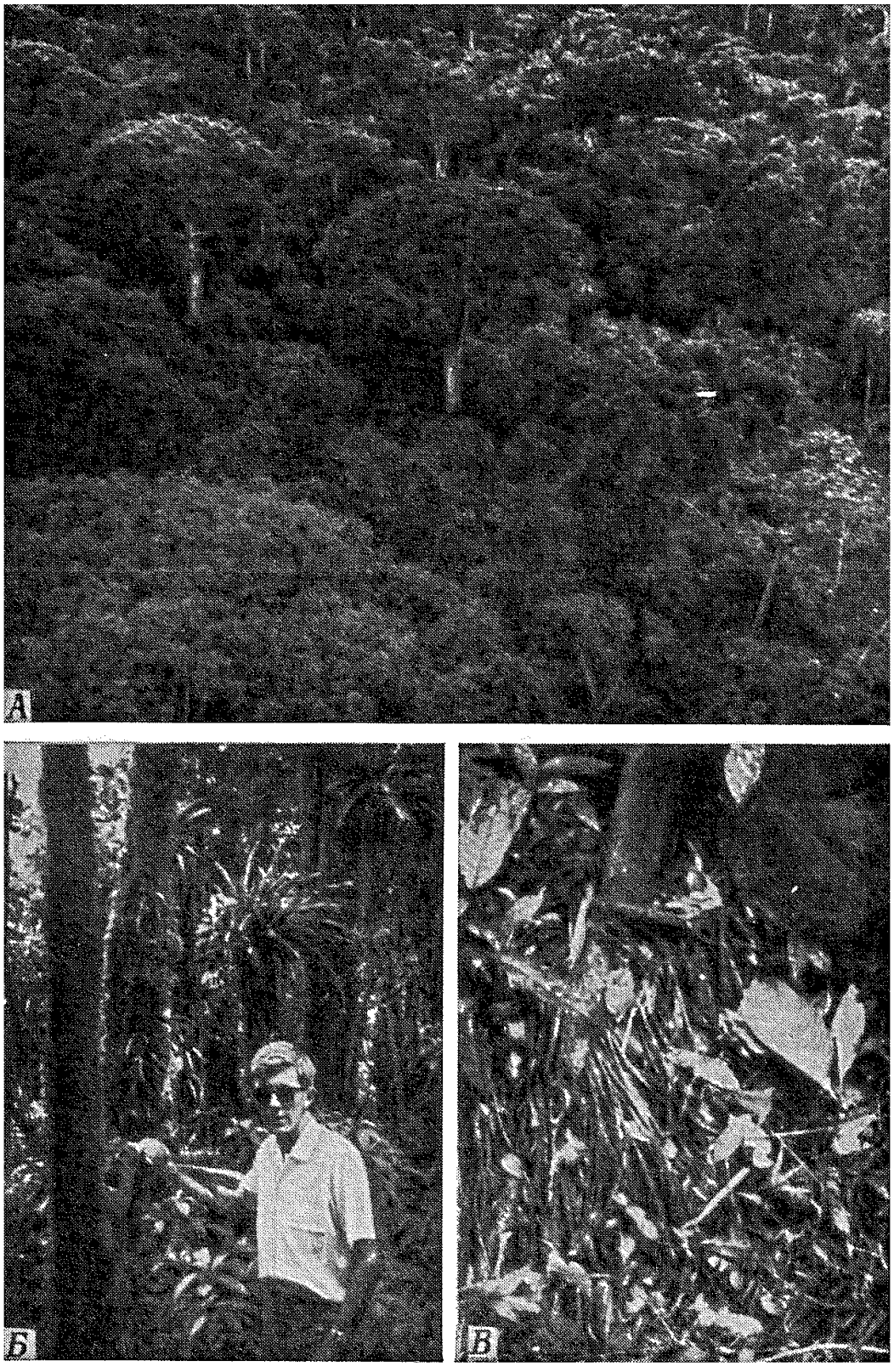
Биом тропического дождевого леса

Разнообразие жизни достигает, по-видимому, кульминации в широколиственных вечнозеленых дождевых тропических лесах (фиг. 199), которые растут в зонах, расположенных на малых высотах вблизи экватора. Дождей выпадает свыше 2000—2250 мм в год; в течение года отмечается один или несколько относительно «сухих» сезонов (125 мм в месяц или меньше). Дождевые леса встречаются в трех главных областях: 1) бассейны Амазонки и Ориноко в Южной Америке (самый большой лесной массив) и центральноамериканский перешеек; 2) бассейны Конго, Нигера и Замбези в центральной и западной Африке и Мадагаскар и 3) области Индии—Малайи—Борнео—Новой Гвинеи. Эти области отличаются друг от друга по видовому составу (так как находятся в разных биогеографических областях), но структура и экология леса сходны. Различие в температуре между зимой и летом выражено не столь сильно, как между ночью и днем. Сезонная периодичность размножения и других функций растений и животных связана преимущественно с колебаниями количества осадков или регулируется внутренними ритмами. Так, некоторые деревья сем. Winteraceae растут непрерывно, тогда как для других видов этого же семейства характерен периодический рост с образованием колец (Стадхалтер, 1955). Птицы дождевого леса также, по-видимому, нуждаются в периодах «покоя»; размножение у некоторых из них происходит периодически, независимо от сезона (Миллер, 1955).

Дождевой лес отличается выраженной ярусностью. Деревья обычно образуют три яруса: 1) редкие, очень высокие деревья, которые обычно возвышаются над общим уровнем; 2) полог, который образует сплошной вечнозеленый ковер высотой 24—30 м, и 3) нижний ярус, который становится густым только там, где имеются просветы в пологе. Как



Фиг. 199. Дубрава (*Quercus virginiana*) с эпифитным *Tillandsia* (испанский мох) в Луизиане.
Пример субтропического широколиственного вечнозеленого леса.



Фиг. 200. Тропический дождевой лес.

А. Вид сверху на низинный дождевой лес в Панаме Выделяются высокие деревья с белыми стволами, теряющие листву в сухой сезон; они выступают над пологом из широколиственных вечнозеленых деревьев и пальм. *Б*. Горный дождевой лес в Пуэрто-Рико; видно обилие эпифитов, что характерно для дождевого леса в горах влажных тропиков. *В* Крупным планом показано утолщенное основание ствола дерева в том же горном лесу Пуэрто-Рико; видна надземная масса мелких корней, которые проникают в подстилку (а не в почву, как в лесах умеренной зоны).

показывает фиг. 200, верхний ярус и полог придают дождевому лесу «кочковатый» вид (при взгляде сверху). Если во время сухого сезона количество осадков не превышает 50 мм в месяц, то выступающие над пологом деревья сбрасывают листву; это так называемый *полувечнозеленый дождевой лес*. Из-за густой тени кустарниковый и травянистый ярусы, часто содержащие много папоротников и пальм, не достигают мощного развития, но они быстро «реагируют» на любой просвет в верхних ярусах. У высоких деревьев неглубокие корни; утолщенная нижняя часть ствола выполняет функцию «контрфорса». Для такого леса характерно изобилие лазящих растений, особенно лиан и эпифитов, которые часто скрывают контуры деревьев. Следует особо упомянуть о «душителях» (*Clusia*) — деревянистых лианах. Резкие различия в распределении жизненных форм между тропическим дождевым лесом и лесом умеренной зоны показаны на фиг. 178. Число видов растений очень велико; на нескольких гектарах часто можно встретить больше видов деревьев, чем во всей флоре Европы.

Как отмечалось в гл. 3, высокая продуктивность нетронутого дождевого леса, по-видимому, обеспечивается высокой скоростью циркуляции скудного количества биогенных веществ. Об особенностях этого процесса в дождевом лесу уже говорилось (гл. 4, разд. 6). Тропический дождевой лес — это, пожалуй, единственный из биомов, для которого пожар не играет роли экологического фактора. В самом деле, дождевой лес — это «лес, который никогда не горит».

В отличие от лесов умеренной зоны, где жизнь приурочена к надпочвенной зоне, в дождевом лесу значительно большая доля животных обитает в верхних ярусах растительности. Так, из 59 видов млекопитающих Гайаны 31 вид — древесные животные, 5 — амфибионты и только 23 живут в надпочвенном слое (Хевиленд, 1927). Кроме древесных млекопитающих, здесь встречаются в изобилии хамелеоны, игуаны, гекконы, древесные змеи, лягушки и птицы. Важную экологическую роль играют муравьи и прямокрылые, а также дневные бабочки и моли. В этом лесу широко распространен симбиоз между животными и эпифитами. Флора и фауна дождевого леса безгранично богаты видами. Так, на 15 км^2 района Барро-Колорадо, хорошо изученного участка дождевого леса в зоне Панамского канала, насчитывается 20 000 видов насекомых, тогда как на территории всей Франции их всего несколько сот. Разнообразные архаичные типы животных и растений выжили в многочисленных нишах неизменяющейся среды. Многие ученые полагают, что для тропического леса характерна высокая скорость эволюционного изменения и видообразования; вполне возможно поэтому, что эти районы послужили местом возникновения многих видов, вошедших в состав более северных сообществ.

Основными продуктами питания животных в тропическом лесу служат плоды и термиты. Обилие птиц в этом лесу объясняется тем, что многие из них растительноядны; это питающиеся плодами попугаи, туканы, птица-носорог, котинги, трогоны и райские птицы. Поскольку «чердаки» джунглей перенаселены, многие птицы вьют себе висячие гнезда, а насекомые строят висячие коконы, что спасает их от армий муравьев и других хищников. Хотя известны несколько видов ярких птиц и насекомых, обитающих в более открытых местах, основная масса животных дождевого леса неприметна, и многие из них ведут ночной образ жизни.

В горных районах тропиков расположен горный дождевой лес, который представляет собой разновидность низинного дождевого леса с некоторыми характерными особенностями. По мере продвижения в горы лес становится все более низкорослым и эпифиты составляют все

большую долю автотрофной биомассы; эта тенденция достигает кульминации в карликовом лесу горной гилеи. Возможные причины этих изменений структуры с высотой рассматривались выше. Функциональная классификация дождевых лесов может быть основана на *дефиците насыщения,* так как он определяет транспирацию, от которой в свою очередь зависят биомасса корней и высота деревьев. На высоте 1800—3000 м лесная растительность тропиков не отличается от хвойных лесов умеренной зоны.

Еще одна разновидность дождевого леса встречается вдоль берегов затапливаемых долин рек; это так называемый *галерейный лес,* или *прибрежный лес.* Голли и др. (1969) и Мак-Джиннис и др. (1969) провели недавно подробное исследование структуры биомассы, минерального и гидрологического бюджета в трех типах дождевых лесов Панамы: в низинном (фиг. 200), горном и галерейном лесу (также мангровые леса; фиг. 167, 168).

На местах, где дождевой лес уничтожен, часто развивается вторичный лес, в состав которого входят хвойные деревья, такие, как *Musanga* (Африка), *Cecropia* (Америка) и *Macoranga* (Малайзия). Вторичный лес выглядит пышным, но сильно отличается от девственного леса как экологически, так и флористически. «Климакс» возвращается обычно очень медленно. Как мы уже указывали, отсутствие способности к регенерации может быть связано с потерей биогенных веществ. Настоятельно необходимо сохранять непрерывные полосы дождевого леса не только как лаборатории для изучения экологии и эволюции, но и как основу для исправления печальных последствий деятельности человека по землепользованию в районах дождевого леса.

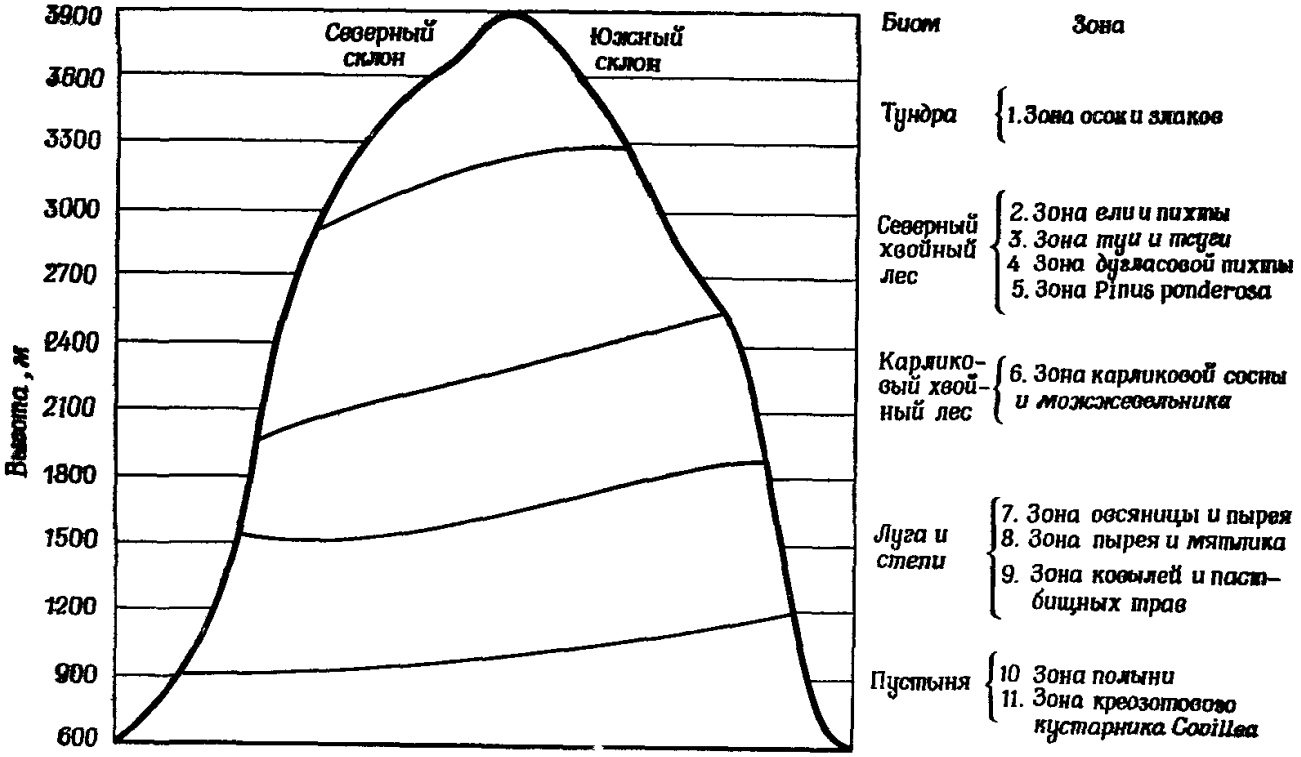
Дополнительные сведения о структуре дождевого леса можно найти у Ричардса (1952) и Бюннинга (1956). Прекрасно иллюстрированное описание экологии растений и животных дождевого леса и других тропических биомов дано в книге Обер де ла Рю, Бурльера и Арруа (1957). Лучший справочник по функциональной экологии дождевого леса — монография Ю. Одума и Пиджина (1970).

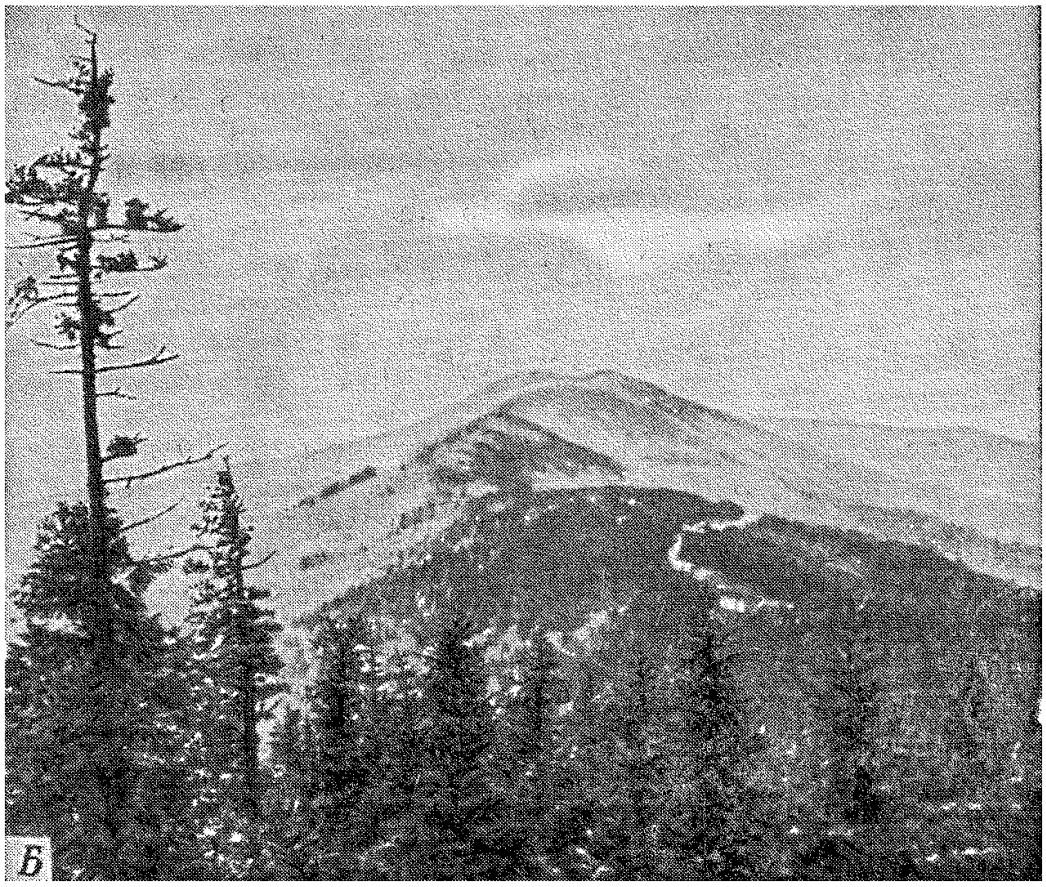
Тропические биомы кустарника (скрэб) и листопадного леса

Там, где условия влажности промежуточны между пустыней и саванной, с одной стороны, и дождевым лесом — с другой, встречаются тропические кустарники или колючие леса и тропические листопадные леса. Как видно из фиг. 183, они занимают обширные пространства. Основной климатический фактор — неблагоприятное распределение осадков, хотя количество их вполне достаточно. Колючие леса, которые в Африке или Австралии часто называют «бушами», а в Бразилии — «каатингами», состоят из мелких лиственных деревьев, которые нередко бывают колючими и причудливо изогнутыми; листья мелкие и опадают в сухие сезоны. Там, где осадков больше или где они выпадают более регулярно, произрастает хорошо развитый листопадный лес; примером могут служить обширные муссонные леса тропической Азии. Сменяющие друг друга влажные и сухие сезоны имеют примерно равную продолжительность, так что «зимний» и «летний» облик сезона выражен так же четко, как и в листопадном лесу умеренной зоны.

Вертикальная зональность

Распределение биотических сообществ в горных районах носит своеобразный характер, как этого и следовало ожидать, учитывая разнообразие физических условий. Основные сообщества расположены обычно





Фит. 201. Вертикальная зональность (горы на западе Северной Америки).

А. Схема не относится к какой-либо определенной горе, а показывает общую картину, характерную для всего центрального (так называемого «межгорного») района Скалистых гор в штате Юта. К северу, югу, востоку или западу этого района зональность может быть несколько иной. Так, к северу и востоку отсутствуют зона креозотового кустарника и зона карликовой сосны и можжевельника. Между степью и северным хвойным лесом на западе располагаются различные зоны биома чапарраля и на востоке — зона дуба и *Cercocarpus montanus*. *Б.* Зональность на восточном склоне хребта Блу-Ридж в Северной Каролине. Темный ельник на гребне контрастирует с расположенным ниже листопадным лесом.

в виде неправильных поясов с очень узкими экотонами (или без них). Мелкомасштабные карты, подобные приведенным на фиг. 183 и 185, не могут передать эту особенность. В горах могут быть представлены 4—5 биомов со многими зональными подразделениями (фиг. 201). Здесь имеется, следовательно, более тесный контакт и более активный обмен биотой между разными биомами, чем в равнинных областях. Вместе с тем сходные сообщества в горах в большей степени изолированы, так как горы редко образуют непрерывную цепь. В общем многие виды, характерные для широких равнинных вариантов биомов, столь же характерны и для вытянутых наподобие ленты горных «фаз». Вследствие изоляции и особенностей рельефа многие другие виды присущи только горным сообществам. (Сравнение альпийской и арктической тундры см. у Блисса, 1956.)

Значение исторического подхода

Следует подчеркнуть, что приведенная выше классификация биомов базируется на условиях, определяемых силами природы, действующими в разных частях земного шара. Такая классификация создает основу для сравнительной оценки воздействия человека на окружающую среду. Лишь тогда, когда мы кое-что знаем о лимитирующих факторах и возможностях природы, мы можем выбрать оптимальный способ ее использования. Новые экосистемы, созданные человеком, — окультуренные степи, обводненные пустыни, водохранилища и сельскохозяйственные угодья в тропиках — просуществуют долго лишь в том случае, если удастся создать равновесие между биотическими и физическими компонентами в отношении веществ и энергии. Важно поэтому сохранять в каждом биоме для сравнения участки естественных сообществ. Как мы убедились в гл. 9, разд. 3, определенную часть ландшафта следует оставлять в естественном состоянии, чтобы обеспечить сохранность сильно преобразованных окультуренных и урбанизированных районов. Столь же важно тщательно изучить историю области. Малин (1953) подчеркивает опасность, которая кроется в «случайных экскурсах в исторический материал с целью найти там данные в подтверждение заранее составленной схемы рекомендаций». Исторические исследования в экологии должны осуществляться непредвзято, без заведомой цели, если мы хотим лучше понять биотические сообщества в их современном виде. То, что при поверхностном исследовании часто кажется нетронутой, «девственной», растительностью, может на самом деле оказаться сильно измененным в прошлом под влиянием человека или домашних животных. Например, то, что выглядит девственными «джунглями» в Панаме, на самом деле вторичный лес, покрывающий некогда густонаселенные и интенсивно культивируемые пространства. Когда человек вновь начинает «осваивать» эти джунгли, то невольно приходится задумываться над тем, извлек ли он какие-нибудь уроки из прошлых злоупотреблений и сколько раз могут сменять друг друга различные цивилизации, прежде чем способность среды к восстановлению окажется полностью исчерпанной.

ЧАСТЬ 3 ПРИКЛАДНЫЕ И ТЕХНОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ЭКОЛОГИИ

Со времени выхода в свет второго издания этой книги (1959 г.) в прикладной экологии произошло резкое смещение центра тяжести с популяционного уровня на экосистемный, или, если пользоваться старой терминологией, — с аутэкологии на синэкологию (гл. 1, разд. 2). Хотя уже в первом издании (1953 г.) подчеркивалось значение экосистемного и целостного подхода, до 1960 г. практические приложения экологических принципов в большинстве случаев сводились к использованию отдельных ресурсов или отдельных видов организмов (например, воды, почвы, строевого леса, охотничьих объектов, рыбы, сельскохозяйственных культур и т. д.) или к управлению ими. Теперь к ним добавились прикладные аспекты, связанные с экосистемой: круговороты воды и воздуха в целом, продуктивность сообществ, пищевые цепи, глобальное загрязнение среды, системный анализ и управление не только природой, но и деятельностью человека. Практика стала быстро догонять теорию. В экологическом плане основные причины такого смещения центра тяжести обсуждались в гл. 9, разд. 3. Впервые за свою короткую историю человечество столкнулось с общими, а не частными ограничениями. Предостережение Т. Мальтуса (первое издание его знаменитого «Опыта о народонаселении» было опубликовано в 1798 г.) о том, что население увеличивается быстрее, чем источники питания, принимает новую и более зловещую форму по мере того, как мы видим, что рост населения и загрязнения обгоняет производство и восстановление всех ресурсов, а не только пищи. Как следствие этого и широкая публика, и специалисты, которых раньше интересовала лишь очень небольшая часть окружающей среды, стали ревностно изучать основные принципы экосистем, очерченные в первой и второй частях книги.

Всеобщее осознание того, что возможности окружающей среды в отношении ресурсов и «жизненного пространства» взаимосвязаны, взаимозависимы и ограничены, произвело революционный переворот в наших умонастроениях (Ю. Одум, 1969b, 1970a); это позволяет надеяться, что человек окажется готовым применять в широком масштабе принципы экологической регуляции. Как очень хорошо сформулировал Мамфорд (1967): «Качество, регулирующее количество, — великий урок биологической эволюции» и «Ложные идеологические концепции побудили нас содействовать количественной экспансии знания, силы, производительности, не изобретая при этом никаких адекватных систем регуляции». Итак начиная с настоящего момента главная задача прикладной экологии заключается в построении необходимой отрицательной обратной связи для регуляции, как обсуждалось в нашем введении в кибернетику (гл. 2, разд. 4).

В потоке риторики, отметившем конец 60-х годов, есть пять произведений, которые мы рекомендовали бы прочитать каждому. О трех из них мы уже говорили; это «Исторические корни нашего экологического

кризиса» Л. Уайта (гл. 2, разд. 4), «Трагедия общин» Г. Хардина (гл. 8, разд. 5) и «Популяционная бомба» П. Эрлиха (гл. 3, разд. 3). Две другие были написаны думающими экономистами: «Экономика грядущего космического корабля Земля» Боулдинга (1966) и «Рост жизни против ее качества» Дж. А. Веджера (1970). Сущность этих и других аналогичных работ можно сформулировать следующим образом: одна лишь технология не в силах разрешить дилемму роста населения и загрязнения среды; необходимо привести также в действие моральные, правовые и экономические ограничения, порождаемые глубоким и полным осознанием общественностью того факта, что человек и ландшафт составляют единое целое. Таким образом, в основе прикладной экологии будущего должны лежать не только естественные, но частично и общественные науки. Иными словами, две культуры по Ч. Сноу (1959) — культура «научного» общества и культура «гуманистического» общества,— которые слишком долго оставались разобщенными (особенно в академических кругах, где они чересчур рьяно обвиняли друг друга во всех бедах, существующих в обществе), должны теперь слиться воедино. (Здесь уместна аналогия с дифференциальными уравнениями (гл. 7 и 10), которые нельзя использовать до тех пор, пока они не будут проинтегрированы.) Соответственно успех или неудача в использовании экологических принципов на благо человека будет зависеть, по крайней мере в ближайшее десятилетие, не столько от технологии и науки об окружающей среде, сколько от экономики, права, политики, планирования и других гуманитарных наук, которые до настоящего времени очень мало соприкасались с экологией. Например, для охраны моря отражение в соответствующем законодательстве основных представлений о среде обитания и экологических концепций сейчас более важно, чем океанографические исследования. Точно так же планирование городов с учетом экологических аспектов, как это описано в прекрасно иллюстрированной книге Макхарга (1969) «Проектирование с природой», — задача, гораздо более важная, чем применение принципов популяционной экологии в охотоведении.

Поскольку о частных приложениях мы многократно говорили при рассмотрении экологических принципов (часть первая) и окружающей среды (часть вторая), в третьей части будет дан общий обзор прикладной экологии, а также некоторые примеры тех видов передовой технологии, которые понадобятся в ближайшем будущем. Мы начнем с рассмотрения положительных (т. е. «ресурсы») и отрицательных (т. е. «загрязнение») аспектов, а затем дадим обзор основных технических достижений. Эти главы вместе с гл. 10 («Системная экология») дают представление о некоторых способах, позволяющих изучать экосистемы в целом, наблюдать за ними и контролировать их так, чтобы установились ограничения, задаваемые отрицательными обратными связями. Как уже подчеркивалось, причины, побуждающие нас к этому, лежат вне технологии и науки; они порождаются социальным поведением, образованием и политикой. Поэтому-то последняя глава книги называется «На пути к прикладной экологии человека». Именно «экология человека», по крайней мере на мой взгляд, в большей или меньшей мере посвящена вся книга. Концептуально новыми и не разработанными еще даже теоретически являются способы применения законов экологии к управлению популяцией человека как частью самоподдерживающейся системы — биосферы.

В этом введении уместно, по-видимому, сказать несколько слов о подготовке кадров, так как совершенно очевидно, что потребность в прикладных экологах в ближайшее время резко увеличится. Возросший интерес к экологии побуждает учебные заведения создавать специальные кафедры и учебные программы. Такие специальные программы

должны быть очень хорошо разработаны, так как в противном случае они сыграют отрицательную роль: большинство университетов и без того перенасыщено кафедрами, их и так слишком много, причем нередко на разных кафедрах студентов учат одному и тому же. Создание просто еще одной кафедры или специальности может принести в конечном счете больше вреда, чем пользы. Исключительность и великая сила экологии состоит в том, что эта наука синтетическая, способная объединить, как мы уже отмечали, естественные и гуманитарные науки. Поэтому подготовка должна быть междисциплинарной, однако эколог должен, кроме того, быть хорошо подготовлен и в какой-либо специальной области. Следовательно, специальные курсы экологии и прикладной экологии необходимы на всех уровнях обучения, однако подготовка профессиональных ученых должна проводиться по такой системе, чтобы студенты сами выбирали себе учебные курсы. Можно дать заинтересованным студентам следующие советы: 1) получить хорошую общую подготовку с упором на точные науки; 2) выбрать узкую специальность в соответствии со своими интересами и способностями, но так, чтобы она имела отношение к проблемам взаимоотношения человека и окружающей среды, — это могут быть биологические, химические или общественные науки или более специализированные области, такие, как лесоведение, какая-либо отрасль техники или право; 3) выбрать междисциплинарную программу и одновременно посещать лекции и семинары по экологии и другим предметам, что поможет применять в дальнейшем полученные специальные знания и навыки на уровне экологической системы; 4) выбрать экологически направленную тему дипломной работы, привлекательность которой определялась бы не только тем, что она представляет собой вклад в благополучие человечества, но и тем, что она способствует дальнейшему развитию способностей к синтезу. Надо помнить, что миру нужно много специалистов, и притом хороших, обладающих знаниями об экологическом целом.

Глава 15 Ресурсы

1. ОБ ОХРАНЕ ПРИРОДНЫХ РЕСУРСОВ ВООБЩЕ

Охрана природы в самом широком смысле всегда представляла собой одно из наиболее важных приложений экологии. К сожалению, в глазах широкой публики специалист по охране природы нередко выглядит некой антиобщественной личностью, которая всегда выступает против любых начинаний. На самом же деле он выступает только против бесплановых начинаний, которые нарушают равным образом и экологические, и человеческие законы. Истинная цель охраны природы, таким образом, двояка: 1) обеспечить сохранность таких качеств окружающей среды, чтобы она удовлетворяла наряду с материальными потребностями также потребности эстетики и отдыха; 2) обеспечить непрерывный урожай полезных растений, животных и различных материалов путем установления сбалансированного цикла изъятия и возобновления Таким образом, табличку «Рыбная ловля запрещена» на пруду нельзя считать признаком хорошо поставленной охраны, если при правильном хозяйствовании здесь можно из года в год брать по нескольку сот килограммов рыбы с гектара. Если же пруд используется для водоснабжения, то может оказаться желательным некоторое ограничение рыбной ловли. Недостатки широко пропагандируемой тактики «многоцелевого использования» и успехи плана «расчленения» в достижении желательного равновесия между эксплуатацией и сохранением ресурсов уже обсуждались в гл. 9 (разд. 3).

Природные ресурсы принято делить на две категории: восстанавливаемые и невосстанавливаемые. Конечно, запасы угля, железа и нефти не восстанавливаются так, как восстанавливаются запасы леса или рыбы, однако запасы азота, железа и энергии столь же возобновляемы, как и живые ресурсы. Человек никогда не испытывал бы недостатка в жизненно важных веществах, если бы он сумел сбалансировать численность населения и его потребности в ресурсах так, чтобы биогеохимические круговороты не нарушались и скорость продуцирования органических веществ уравновешивала скорость их разложения и изъятия (гл. 4, разд. 1).

Хотя «огораживание» нельзя считать длительным способом хорошей охраны, в некоторых случаях полное ограничение использования представляется целесообразным. Примером служат заповедные районы, используемые для научных исследований и отдыха. По мере роста населения становится все более важным сохранить участки всех главных природных сообществ в их первозданном виде как в научных, так и в эстетических целях. С тех пор как, изменив природные экосистемы (и не создав новых систем), человек упрочил свою цивилизацию и свои пищевые цепи, стало очень важно иметь возможность изучать образцы неизмененных сообществ; только располагая таким «контролем», мы мо-

жем в полной мере судить о последствиях произведенных человеком изменений и избегать неразумных действий. Ни один работающий в лаборатории ученый не ставит экспериментов без адекватного контроля; между тем полевые экологи еще нередко призывают оценивать влияние экспериментов человека, не располагая при этом контролем.

Как уже указывалось, переходу от «охраны по специальным интересам» к «общей охране экосистем» помогло осознание того факта, что человек — лишь часть сложной среды обитания, которую нужно изучать, изменять и к которой нужно подходить как к единому целому, а не на основе изолированных «проектов». Это можно подчеркнуть еще раз, процитировав покойного Олдо Леопольда — одного из выдающихся пионеров прикладной экологии. В приводимом ниже отрывке, написанном более 30 лет назад (Леопольд, 1941), очень хорошо выражена необходимость здравого и глубокого понимания принципа экосистемы:

«Вооруженный техникой человек, перестроив сушу, принялся за перестройку воды. Здравомыслящий гражданин, который никогда не доверит любителю ремонт своих часов и автомашины, с легкостью обрекает озера на осушение, заполнение, углубление, загрязнение, стабилизацию, допускает борьбу с комарами, регулирование роста водорослей, борьбу с кожными заболеваниями купальщиков и разведение любой рыбы, лишь бы она умела плавать. Так же обстоит дело и с реками. Мы ограждаем их дамбами и плотинами, а затем выливаем в них сточные воды, загрязняем их илом и наносами, порождаемыми плохо поставленным сельским хозяйством.

Готовность, с какой публика принимает и оплачивает эти противоречащие одно другому вмешательства в естественный ход вещей, связана, я думаю, по меньшей мере с тремя ошибочными представлениями. Во-первых, каждое из таких вмешательств рассматривается по отдельности, так как оно проводится специальным учреждением или ведомством, а выполняющие его люди являются экспертами каждый в своей узкой области. Публике остается неизвестным, что разные ведомства и специалисты часто высказывают исключающие друг друга суждения и что именно их высокий профессиональный уровень мешает им охватить проблему в целом. Во-вторых, принято считать, что любой созданный человеком механизм лучше природного из стали и бетона сделано так много хорошего, что любая конструкция из них должна быть хороша. В-третьих, мы считаемся с комплексным поведением только тех систем, которые мы создали сами Мы знаем, что машины и правительства — сложные системы и что неумелое обращение с их отдельными частями может повлиять на целое. Мы еще не знаем, что это относится также к почве и воде».

Леопольда не удивило бы то, что стало теперь известно как *экологические просчеты* или *экологический бумеранг*. Экологический просчет — это непредвиденное вредное последствие изменения окружающей среды, которое сводит на нет планировавшуюся выгоду или, как это случается слишком часто, порождает больше проблем, чем решает. Это оборачивается двойной трагедией, так как приходится изыскивать средства не только на приведение в порядок пострадавшего ландшафта, но и для решения всех возникших в связи с этим новых проблем. «Непредвиденность» пагубных последствий обусловлена как неправильными представлениями общественности, что так хорошо выражено в приведенной выше цитате, так и недостаточными предварительными исследованиями и недооценкой силы ударов, которые наносит окружающей среде и людям развитие техники и которые в общем нарушают их жизнь. Фарвар и Милтон (1969) и Кан (1968) описывают много тяжелых экологических просчетов международного масштаба. Хорошим примером может служить строительство огромных плотин в слаборазвитых тропических странах. Одна из них — плотина на реке Замбези в Африке. Построенная для производства электроэнергии, она создала ряд «непредвиденных» проблем. Рыболовство не компенсирует потери пастбищ и сельскохозяйственных угодий, как это «предсказывали» приверженцы проекта (но не гидробиологи, мнения которых не спросили; см. гл. 11, разд. 5). Удлинение береговой линии озера увеличило местообитания мухи це-це, что повлекло за собой тяжелую эпизоотию среди

крупного рогатого скота. Перемещение населения и сельского хозяйства вызвало эрозию почвы и серьезные социальные сдвиги, так как люди перебрались на менее пригодные земли или в города, где их не ждали. Зарегулирование реки ниже плотины оказалось более опасным, чем обычные наводнения, которые без затрат удобряли земли, лежащие ниже по течению (гл. 9, разд. 3). По мере снижения плодородия этих земель возникла необходимость импортировать дорогостоящие искусственные удобрения, что оказалось не по карману населению. Пройдет еще много лет, прежде чем это воздействие будет полностью изучено. Вредные последствия применения пестицидов и вообще индустриализованного сельского хозяйства рассматриваются в разд. 3 этой главы и в гл. 16.

Хотя наиболее заметные экологические просчеты были допущены в развивающихся странах при участии технократов из развитых стран, положение в самих развитых странах также внушает все большую тревогу. В США, например, необходимо разрушить порочную практику поощрения строительства, видимо, бесконечного ряда ирригационных систем, каналов и дамб без реальной необходимости. Слишком часто ландшафты, которые находятся уже в хорошем состоянии и эффективно используются человеком, начинают «перестраивать». Примеры этого — «контроль за наводнениями» там, где он совсем не нужен, или строительство судоходных каналов при наличии железнодорожного и шоссейного транспорта. Настало время, когда даже богатые нации должны понять, что они больше не могут позволить себе тратить средства на перестройки в сельской местности, которая и так находится в хорошем состоянии, когда эти средства позарез нужны для перестройки городов, находящихся в ужасном состоянии. Это не означает, что человек должен перестать заниматься переделкой природы; это лишь значит, что планированию переделок должны предшествовать тщательное изучение и детальная подготовка, чтобы переделки эти принесли длительные полезные результаты, а не временный доход на вложенный капитал.

2. МИНЕРАЛЬНЫЕ РЕСУРСЫ

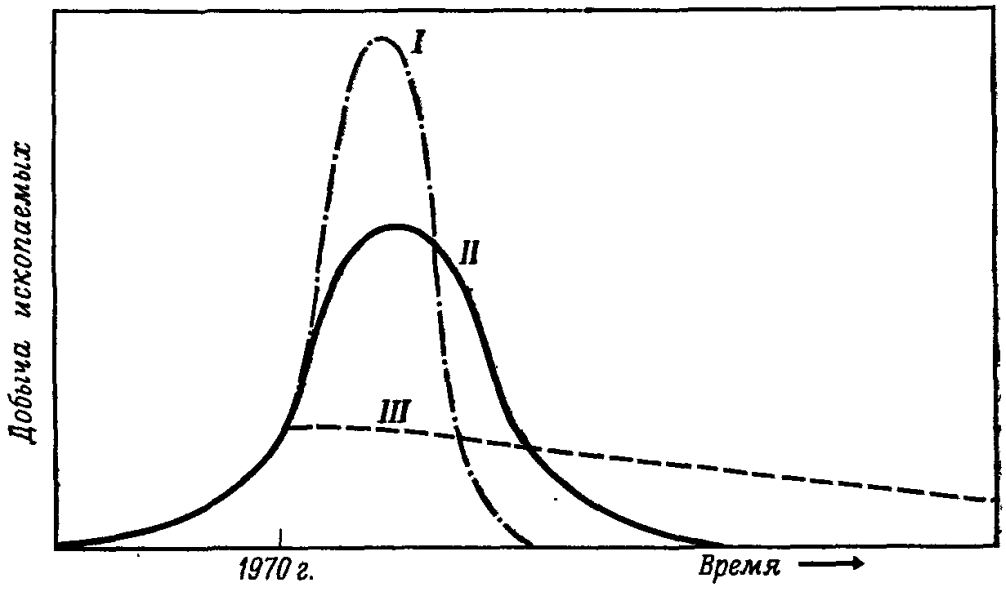
До последнего времени охране полезных ископаемых уделялось мало внимания. Считалось, что их с избытком хватит на много веков, а кроме того, все равно ничего нельзя предпринять для их сохранения. В настоящее время ясно, что оба эти предположения совершенно ошибочны! Клауд (1968—1970) провел инвентаризацию запасов полезных ископаемых и наметил перспективы. Он ввел два полезных для оценки положения понятия (в работе 1969 г.). Первое понятие — демографический коэффициент, который мы обозначим через Q:

$$Q = \frac{\text{Совокупность доступных ресурсов}}{\text{Плотность населения} \times \text{Потребление на душу населения}}.$$

При снижении этого коэффициента понижается уровень жизни; так как доступные запасы (в конечном итоге) с ростом потребления неизбежно сокращаются, то этот коэффициент снижается с ошеломляющей быстротой. Если бы существующие ресурсы даже можно было удерживать на постоянном уровне путем многократного использования или другими способами, положение все равно будет ухудшаться до тех пор, пока будет продолжаться быстрый рост населения и особенно потребления на душу. Так, в США экономический и технологический рост, основанный на эксплуатации природных ресурсов, составляет 10% в год (время удвоения — около 7 лет!), рост городов составляет 6 % в год, тогда как прирост населения — только около 1%. Если бы в слабо-

развитых странах с их громадным населением потребление минералов (и минерального горючего, нужного для извлечения и использования минеральных ресурсов) возросло до уровня, хоть сколько-нибудь близкого к уровню США, то уже завтра возникла бы острая нехватка этих ресурсов. Предполагается, что потребление на душу населения в развитых странах сравнительно редких металлов, таких, как медь, к 2000-му году утроится! Алюминий приводится Клаудом как пример общей ситуации, потому что это не такой уж редкий металл. До 1945 г. в США добывали больше алюминиевой руды (бокситов), чем потребляли, но уже в 1960 г. эта страна ввозила втрое больше бокситов, чем добывала на своей территории. Совершенно очевидно, что мы не можем себе позволить продолжать бездумно расходовать алюминий на консервные банки (или расходовать его сходным «безвозвратным» образом); мы должны найти либо какой-то заменитель, либо какой-то способ восстановления, либо использовать оба эти пути. Развитые страны уже не могут в общем обеспечить сами себя минеральным сырьем и ископаемым топливом; они все больше и больше зависят от добычи сырья в развивающихся странах, где его запасы также ограничены, не могут быть увеличены и сократятся, как только эти страны сами начнут использовать собственные богатства.

Другое понятие, введенное Клаудом, — это графическая модель кривых истощения запасов (фиг. 202). При современной тенденции «добывать, использовать и выбрасывать» ожидается громадный бум и спад (кривая *I*). Шкала времени не градуирована из-за отсутствия данных, но «спад» может начаться уже в нынешнем столетии, так как запасы некоторых важнейших металлов, например цинка, олова, свинца (необходимого для долгожданного автомобиля с электрическим двигателем!), меди и других, могут быть полностью истощены в течение 20 лет, поскольку речь идет о легко эксплуатируемых запасах. Примерно в это же время могут исчерпаться запасы таких горючих, как уран-235 и природный газ. Если бы уже сейчас начать проводить какую-либо программу охраны минеральных ресурсов, состоящую в ограничении, замене (использовании, где это возможно, менее редких металлов) и частичном восстановлении, то кривая истощения запасов могла бы стать более



Фиг. 202. Альтернативные схемы истощения запасов полезных ископаемых.

I. Быстрое изъятие, приводящее к истощению полезных ископаемых (или другого невосстанавливаемого сырья). *II.* Сроки истощения можно растянуть при частичном восстановлении и менее расточительном использовании. *III* Эффективное восстановление в сочетании со строгой экономией и использованием заменителей позволило бы бесконечно удлинить кривые истощения запасов.

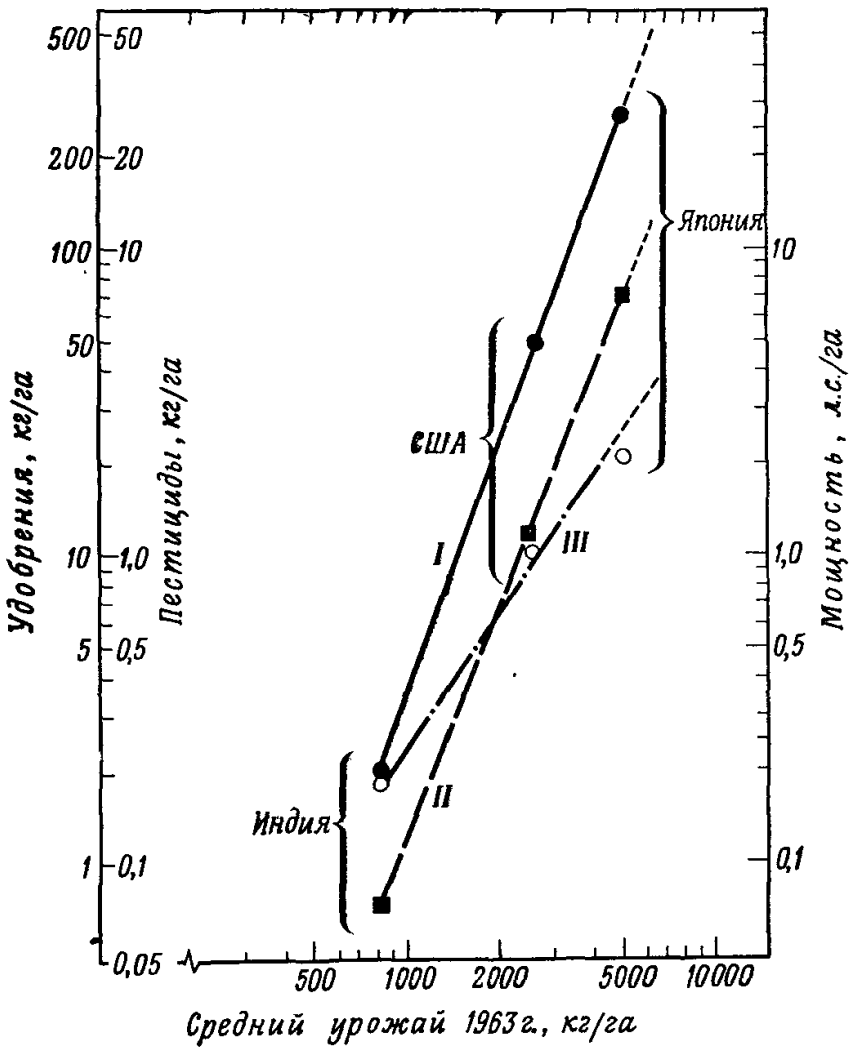
плоской, как кривая *II* на фиг. 202. Эффективное восстановление, многократное использование в сочетании со строгой экономией и снижением потребления на душу населения (снижение потребления энергии в развитых странах) позволили бы растянуть уменьшение запасов на длительное время (кривая *III*). Следует заметить, что даже при самой совершенной системе многократного использования полностью приостановить истощение запасов мы не можем. Если бы ежегодно возобновляли 60 млн. т железа, потребовалось бы еще около 500 000 т железа в год для восполнения неизбежных потерь на трение, окисление и т. д.

Оценки запасов минерального горючего и разного рода проекты относительно его использования и экономии довольно определенны и в общем согласуются друг с другом. Как будет отмечено в гл. 16, не запасы, а скорее загрязнение станет лимитирующим фактором для обеспечения энергией промышленности. Хотя запасы природного газа и урана будут скоро исчерпаны, нефти и угля должно хватить на большие сроки. Тем временем реакторы-размножители и, возможно, развитие термоядерных реакторов позволят заполнить энергетическую брешь. Таким образом, во всяком случае на сегодняшний день, биотические и минеральные ресурсы — более узкое место, чем энергетика. Можно надеяться. что эти ограничения уже сейчас позволят пресечь попытки повысить использование энергии до такого уровня, при котором нашему миру грозит опасность быть сожженным в буквальном смысле слова. В 1969 г. комитет Национальной Академии наук США опубликовал отчет, озаглавленный «Ресурсы и человек», который призывает с осторожностью относиться к таким оптимистическим проектам, как, например: 1) море — неисчерпаемый источник запасов или 2) извлечение металлов из бедных руд с использованием огромных количеств дешевой атомной энергии. Как уже отмечалось в гл. 12 (разд. 1), наибольшее количество металлов (и доступной пищи) сосредоточено у берегов, и, несмотря на самую богатую фантазию, они были и будут всего лишь добавкой к запасам на материках. Использование огромных количеств атомной энергии для обогащения бедных руд превратило бы весь мир в огромный опустошенный рудник и создало бы опасные и дорогостоящие проблемы удаления отходов и загрязнений.

3. СЕЛЬСКОЕ И ЛЕСНОЕ ХОЗЯЙСТВО

В прошлом приложение экологии к сельскому и лесному хозяйству ограничивалось главным образом принципами, касающимися лимитирующих факторов (гл. 5) и продуктивности (гл. 3), но по указанным уже причинам лесоводы и агрономы должны теперь понять, что с точки зрения всей экосистемы человека продукция «их» полей и лесов — это не только продукты питания и волокно. Экология сельскохозяйственных культур подробно рассматривалась в гл. 3 (разд. 3). Применительно к умеренной зоне основные лимитирующие факторы в производстве пищи были преодолены в результате технических достижений в производстве удобрений, ирригации, борьбе с вредителями и создания посредством генетики и селекции новых сортов зерновых культур (гл. 8, разд. 5). Однако, как это усиленно подчеркивалось в гл. 4, разд. 6, и в гл. 14 (разд. 7), агротехнические приемы для умеренной зоны нельзя переносить в тропики; методы ведения сельского хозяйства, применяемые в тропиках, совершенно неудовлетворительны, и здесь необходимы совсем новые подходы, основанные на экологических принципах (см. также гл. 7, разд. 19).

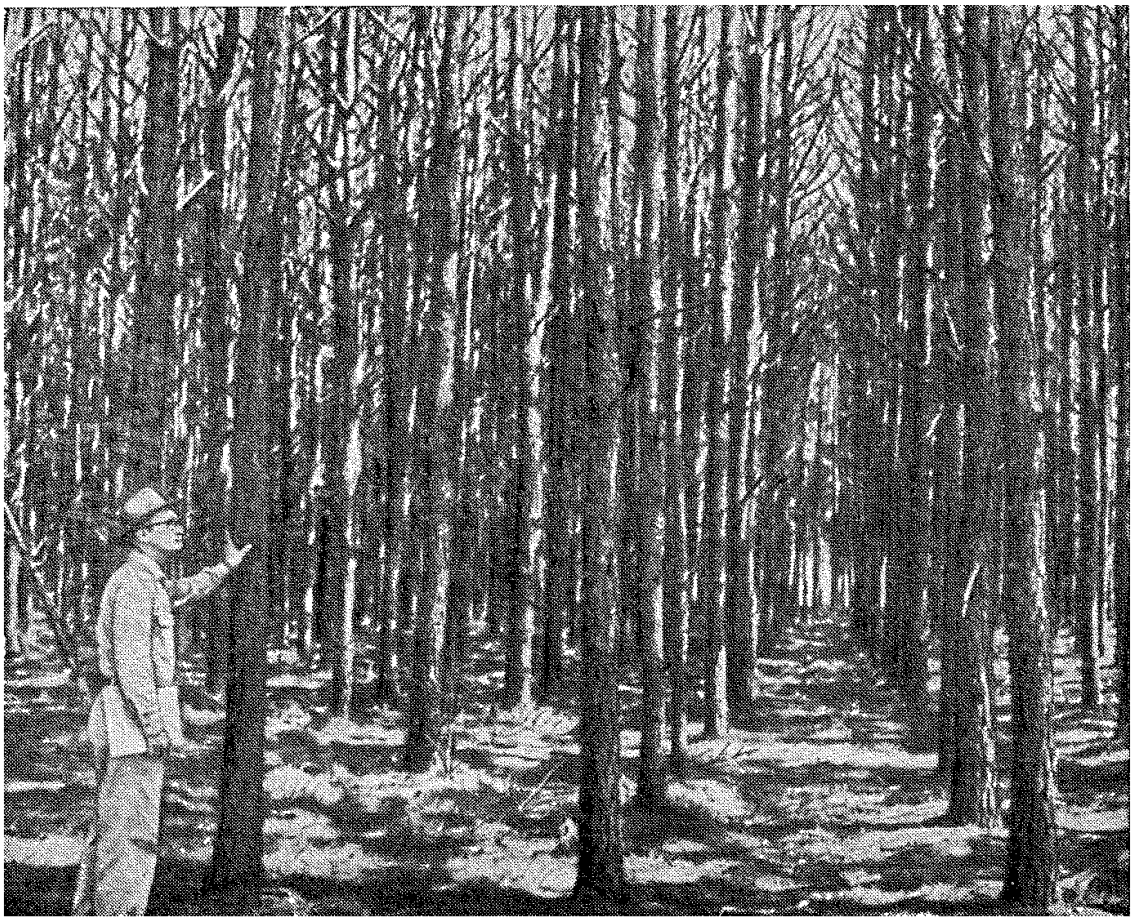
Как было показано в гл. 3 (разд. 3), увеличение производства сельскохозяйственных продуктов (так называемая «зеленая революция»)



Фиг. 203. Зависимость урожая пищевых культур от применения удобрений (*I*), пестицидов (*II*) и затраты мощностей (*III*) при выращивании и сборе урожая.

Значения регрессии основаны на данных для трех стран (США, Индия и Япония). Заметьте, что для удвоения урожая необходимо десятикратное увеличение количества удобрений, пестицидов и затраты мощности (животных или машин).

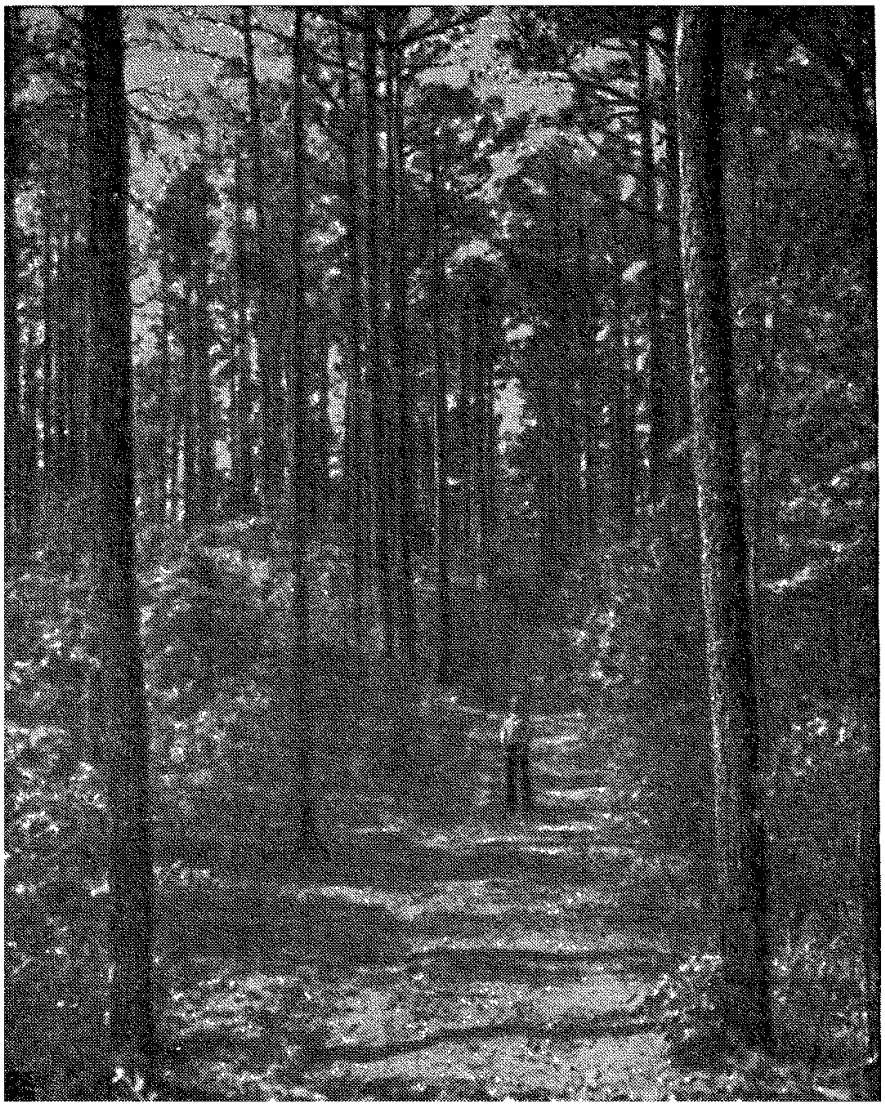
произошло главным образом за счет высокой механизации сельского хозяйства, связанной с внесением значительных количеств энергии в виде топлива, применения изощренных химических средств борьбы с вредителями и создания высокоинбредных сортов растений. Системные модели, подчеркивающие различие между индустриальным и неиндустриальным сельским хозяйством, обсуждались в гл. 10 (см. фиг. 139, *В* и *Г*). Максимизация урожая без учета прочих последствий порождает очень серьезные промахи, как экологические, так и социальные (см. разд. 1 этой главы). Первые из них иллюстрирует фиг. 203, где показано, что для удвоения урожая зерновых требуется в 10 раз увеличить затраты удобрений, пестицидов и мощности. Таким образом, индустриализованное (использующее энергию горючих ископаемых) сельское хозяйство (как, например, практикуемое в Японии) может дать в 4 раза более высокий урожай с гектара, чем сельское хозяйство, в котором всю работу выполняют люди и домашние животные (как в Индии), но оно требует в 10 раз больших затрат разного рода ресурсов и энергии. Поэтому нетрудно понять, почему «агроиндустрия» — одна из главных причин загрязнения воздуха и воды. Агроинженер будущего должен уделять больше внимания качеству сельского ландшафта, который должен служить источником не только пищи, но и чистой воды и чистого воздуха (не говоря уже об отдыхе и других потребностях).



Фиг. 204. Саженый сосновый лес.

В отличие от сельского хозяйства в лесном хозяйстве значительная часть продукции состоит в потреблении приростов прошлых лет. Когда этот природный источник будет, так сказать, «выработан», лесному хозяйству придется привести свою продукцию в соответствие с годовым приростом. На западе США вырубка лесов все еще значительно превышает годовой прирост, но на юге и на востоке, где старые леса давно вырублены, вырубка больше соответствует годовому приросту.

Перед лесным хозяйством стоит дилемма: искусственный лес, т. е. монокультура (фиг. 204), или естественный лес (фиг. 205)? Одна школа лесоводов придерживается мнения, что к лесам следует относиться как к «древесным посевам», т. е. выращивать их, как кукурузу или другие зерновые культуры. Под это подводится теория, что повышение потребления на душу населения и рост численности населения приведут к повышению спроса на древесину и что единственый путь удовлетворить этот спрос — организация древесных «ферм». Как уже многократно отмечалось, максимизация по *количеству урожая* означает: 1) снабжение энергией (т. е. индустриализацию лесного хозяйства); 2) монокультура с коротким временем оборота (так как молодой лес растет быстрее старого, см. фиг. 122); 3) искусственный отбор сортов на высокую продукцию древесины (а эти сорта требуют применения больших количеств удобрений и пестицидов, которые в свою очередь увеличивают глобальное загрязнение и опасность эпифитотий); 4) вероятность снижения качества. Многие лесоводы утверждают, что с лесом нельзя обращаться как с обычной сельскохозяйственной культурой, потому что он имеет и другие существенные функции — как место отдыха для человека, местообитание диких животных, защита воздуха и воды и т. д. Всем этим це-



Фиг. 205. Естественный сосновый бор.

лям лучше удовлетворяют многовидовые разновозрастные древостои, которые дают непрерывные, хотя и низкие, урожаи продукции (т. е. «леса многоцелевого пользования» — концепция, принятая сейчас в заповедниках США).

Самое важное — это понять, что лесные фермы и естественные леса многоцелевого назначения представляют собой совершенно различные экосистемы в отношении как затрат, необходимых для их поддержания, так и их роли в удовлетворении других требований, предъявляемых человеком к окружающей среде. Как и в случае других ресурсов, многократное использование бумаги и иных продуктов леса плюс строгая охрана могут понизить расход годового прироста на душу населения без снижения фактического потребления. Если следовать такой разумной стратегии (а рано или поздно это придется сделать), то не возникнет необходимости покрывать ландшафт саженым лесом, что связано с опасностью тяжелых промахов, подобных обсуждавшимся выше. Было бы желательно сажать леса на плодородных равнинах с почвами, пригодными для сельского хозяйства. Нет сомнения, что естественно адаптированный разнообразный лес представляет собой лучший и наиболее надежный тип покрытия для степных и многих других обширных областей, где условия почвы и влажности непригодны для интенсивной культуры искусственного типа в течение длительного времени.

4. УПРАВЛЕНИЕ ДИКОЙ ПРИРОДОЙ

Хотя термин «дикая природа» кажется расплывчатым и, казалось бы, относится к любым недомашним и некультивируемым животным и растениям, в недавнем прошлом его употребляли преимущественно в отношении охотничьих и пушных зверей и непосредственно связанных с ними растений и мелких животных. Даже рыб, которые часто бывают «дикими», изъяли из «дикой природы» и стали называть иначе. В 1970 г. возникла тенденция вернуться к широкой концепции «дикой природы», так как все большее число людей начинает интересоваться неохотничьими видами (например, певчими птицами) и так как защита мест отдыха «на природе» все в большей степени зависит от охраны «дикой» экосистемы в целом.

Управление дикой природой — это та область прикладной экологии, к которой широкая общественность стала проявлять большой интерес. В частности, в США за последние годы это стало весьма «престижной» специальностью, привлекающей много молодых людей, которые любят природу. Множество «специалистов по дикой природе» готовят местные колледжи, где созданы специальные отделения. Как и в других областях прикладной экологии, такая специализация и отрыв от основного русла естественных и гуманитарных наук приводят к чрезмерно узкой подготовке — к тому, что Леопольд назвал «знанием без понимания» (гл. 15, разд. 1). Тем не менее интенсивное изучение отдельных промысловых видов внесло большой вклад в популяционную экологию, о чем свидетельствует большое количество примеров по промысловым видам, приводившееся в гл. 7.

Управление дикой природой не сводится к одной лишь продукции промысловых животных на землях, которые ни на что другое не пригодны; оно должно заниматься их продукцией и на тех территориях, которые используются для сельского или лесного хозяйства. При интенсивном развитии земледелия и урбанизации на долю дикой природы остаются в основном «опушки» (концепция «краевого эффекта», гл. 6, разд. 6). Хокинс (1940) сравнил ландшафт Висконсина, каким он предстал перед первыми европейскими поселенцами в 1838 г., с его обликом после интенсивного ведения сельского хозяйства в течение 100 лет: обширные массивы лесов и прерий раздроблены на многочисленные мелкие участки, перемежающиеся полями, дорогами и поселками; местные охотничьи птицы — луговой тетерев и перепел — целиком вытеснены интродуцированными видами — фазаном и серой куропаткой, которые уже были адаптированы к существованию в различных областях европейского континента с интенсивным сельским хозяйством. Таким образом, по мере «одомашнивания» ландшафта то же самое происходит и с дикими популяциями. В этих условиях пища перестает быть главным лимитирующим фактором и на первый план выступают пригодное для жизни пространство, болезни и враги. Принципы взаимодействий хищник — жертва и концепции оптимального урожая широко обсуждались в гл. 7.

На основании всего этого вырисовываются четыре главных направления в охране и увеличении численности диких животных: 1) охрана размножающегося стада посредством законов, ограничивающих отстрел, и другие доходные мероприятия; 2) искусственное разведение; 3) улучшение местообитаний; 4) охотничьи хозяйства. Когда численность промысловых животных падает, люди обычно начинают действовать в перечисленной здесь последовательности. Это не всегда удачно, так как третий пункт часто важнее, чем два первых. Охрана и разведение бесполезны, если отсутствуют пригодные местообитания. По мере увеличения

плотности населения охотничье и рыболовное хозяйства столкнулись с той же дилеммой, что и лесное, а именно в какой мере можно удовлетворить запросы охотников и рыболовов путем одного лишь бережного отношения к природе и в какой степени необходимы звероводческие и рыборазводные хозяйства. Предельный вариант таких хозяйств — искусственное разведение и выпуск на волю животных, после чего в течение нескольких дней или недель разрешается отстрел и отлов, а охотники и рыболовы платят крупные суммы за право охоты или рыбной ловли; это практически равнозначно одомашниванию дикой популяции (гл. 8, разд. 5). Такие хозяйства сталкиваются с «непредвиденными» проблемами — хищники, болезни, проблема питания, искусственный отбор и т. д. — и требуют затрат энергии в форме дополнительных кормов, труда и т. д.

Этот краткий обзор можно заключить упоминанием об интродукции экзотических, т. е. не свойственных данному району, видов. Так как виды, интродуцируемые в новую среду, часто либо совсем не приживаются, либо так преуспевают, что становятся вредителями (например, кролики в Австралии), интродукцию всегда следует рассматривать как крайнюю меру. В общем если в данном районе существуют подходящие местные виды, то лучше сосредоточить усилия на них, а не пытаться заменить их новыми. Если же окружающая среда настолько изменена человеком, что местные виды не могут в ней жить, то следует подумать об интродукции видов, адаптированных к такой среде. Интродукциям должны предшествовать соответствующие научные исследования (Киль, 1968).

Дальнейшие сведения об управлении дикой природой можно найти в классической работе Леопольда (1933), учебнике Десмена (1964) и в методическом руководстве Общества любителей диких животных под редакцией Джайлса (1969).

5. АКВАКУЛЬТУРА

Связь между первичной продукцией и урожаем пищевых или других биотических продуктов в водных экосистемах рассматривалась в гл. 3 (табл. 9 и 13) и вновь в гл. 11 (разд. 6 и 7), а также в гл. 12 (разд. 5) и гл. 13 (разд. 3). Запоздалые попытки человека стать «благоразумным хищником» и трудности, связанные с применением теоретической модели оптимального урожая к эксплуатации диких популяций рыб и моллюсков, обсуждались в гл. 7 (разд. 18). Когда популяции диких животных эксплуатируются до предела и уменьшаются вследствие перелова, внимание, естественно, обращают к рыборазводным хозяйствам, или аквакультуре, в частности и потому, что это может быть очень эффективным способом производства белковой пищи.

Ихтиология в США имела дело преимущественно с дикими популяциями промысловых рыб, и особенно с объектами спортивной рыбной ловли, так как, судя по числу людей, которые занимаются спортивной ловлей, — это отдых и спорт номер один. Лучшим объектом спорта являются хищные рыбы, которые в экосистеме находятся в конце длинной пищевой цепи, что сильно ограничивает урожай с единицы площади (ср. цифры «Запасы хищников» и «Запасы растительноядных» в табл. 13). Как показано на фиг. 24 и 25, необходима по меньшей мере четырехзвенная пищевая цепь: фитопланктон, мелкие ракообразные и насекомые (его потребители), мелкие хищники или потребители детрита (часто называемые кормовыми рыбами) и крупные хищники или промысловые рыбы. Разведение культуры пресноводных видов — объектов спортивного рыболовства — в таких местообитаниях, как небольшие

форелевые речки, состоит в ежегодном пополнении популяции выведенными в инкубаторе мальками, которых затем быстро вылавливают рыболовы. Но в прудах и озерах предпринимаются реальные попытки к поддержанию сбалансированной популяции, которая будет обеспечивать человеку устойчивый урожай при регулярном внесении неорганических удобрений, но без добавления пищи или рыб (т. е. саморепродуцирующаяся система). Создание таких прудов ставит себе целью упростить экосистему, т. е. ограничить ее теми компонентами, которые непосредственно входят в линейную пищевую цепь, ведущую к желаемому продукту. Этого можно достигнуть, регулируя размер и глубину водоема, количество вносимых удобрений, видовой состав и соотношение размеров в популяции (см. Беннет, 1962). Особенно важно отношение кормовых рыб (F) к хищникам высшего уровня (C). Согласно Суинглу (1950), отношение F/C, выраженное через величины биомассы, должно составлять около 4 (с колебаниями от 3 до 6). Больше похоже на то, что популяции спортивных рыб в прудах и озерах становятся «несбалансированными» в результате увеличения отношения F/C (что происходит от перенаселения и уменьшения средних размеров рыб), а не в результате перелова удочками, которыми в отличие от сетей вылавливаются только крупные экземпляры. Лучший способ поддержания высоких урожаев как спортивных, так и промысловых рыб — периодическое осушение или спуск водоема, что позволяет поддерживать систему в молодой фазе быстрого роста (гл. 9. разд. 3). Оставлять пруды «под паром» — древнее искусство, веками практикуемое в Азии и Европе (Нисс, 1946; Хиклинг, 1961) и представляющее собой пример применения экологических концепций об «экосистеме с колеблющимся уровнем воды» и «импульсной стабильности» (гл. 9, разд. 3).

Продуктивность озер, как уже подчеркивалось, обратно пропорциональна их глубине (табл. 41); поэтому по продукции рыбы с единицы пространства большие глубокие озера не могут сравниться с маленькими и мелководными (Роусон, 1952). Крупные водохранилища (искусственные озера) хороши для рыбной ловли в течение первых нескольких лет после их создания (пока эксплуатируется накопленная водосбором энергия), но обычно, как уже отмечалось, их продуктивность быстро снижается (гл. 9, разд. 1). Большим и дорогостоящим водохранилищам на основной реке отдавалось предпочтение, тогда как несколько небольших водоемов обошлись бы дешевле и могли бы оказаться более эффективными. В табл. 55 сравниваются два разных проекта строительства водохранилищ, разработанных для одного и того же района независимо разными учреждениями. Стоимость проекта, предусматривающего сооружение нескольких водохранилищ, втрое ниже стоимости проекта с постройкой одной большой плотины. Площадь зеркала, запасы воды и возможность регулирования паводков в обоих случаях одинаковы, но для спортивного рыболовства и для многих других целей, за исключением производства электроэнергии, следует предпочесть небольшие водохранилища. Поскольку в будущем получение энергии будет, вероятно, происходить за счет горючих ископаемых или в атомных реакторах, потребность в новых гидроэлектростанциях уменьшится.

Пищевая аквакультура, подобная практикуемой сейчас в Японии, опирается на экосистему, совершенно отличную от экосистемы, лежащей в основе создания объектов для спортивного рыболовства. Пищевая аквакультура основана на короткой пищевой цепи, которая поддерживается вводом больших количеств энергии, удобрений, корма, пополнением искусственно разводимыми мальками и т. п.

Одна из наиболее многообещающих возможностей для аквакультуры в богатых странах связана с переработкой отходов. Подогретая во-

ТАБЛИЦА 55

Сравнение проектов создания одного крупного водохранилища на основной реке и многих мелких водохранилищ в одном и том же водосборном бассейне (Петерсон, 1952)

	Одно водохранилище	Много водохранилищ		Одно водохранилище	Много водохранилищ
Число водохранилищ	1	34	Паводковый резерв, га	1 470	245
Дренируемая площадь, км²	500	490	Площадь водохранилища, затапливаемая паводковыми водами, га	70	640
Аккумуляция паводка, м³	64 100	72 900	Защищенное дно, га	1 348	3 520
Рекреационная зона поверхности водохранилища, га	780	840	Общая стоимость, доллары	6 000 000	1 983 000

да от электростанций и некоторые типы разбавленных или частично обработанных бытовых и промышленных органических отходов могут, протекая через ряд прудов, предоставить дополнительную энергию для адаптированных видов рыб, моллюсков, ракообразных и других организмов, которые могут служить пищей человеку или животным или использоваться каким-либо иным образом. Это часть концепции «зоны переработки отходов», которая обсуждается в гл. 16 (см. также фиг. 207). Так организованная аквакультура может помочь превратить загрязнение в ресурсы.

Годовой улов морской рыбы во всем мире возрос с 18 млн. т (живой вес) в 1938 г. до 55 млн. т в 1967 г. Около 80% улова получено в трех районах, а именно в северной части Атлантического океана, в западном и северном секторах Тихого океана и у западного побережья Южной Америки. Промысел перуанского анчоуса, вероятно самый продуктивный из всех рыболовных промыслов земного шара (гл. 3, разд. 4), обеспечивает значительную долю возрастания урожая рыбы в последние годы. Основная масса этого урожая состоит из относительно небольшого числа видов (гл. 12, разд. 5). Как это ни странно, только половина улова используется в качестве пищи для людей; другая половина идет на корм домашней птице и скоту. Подобное удлинение пищевой цепи с экологической точки зрения нерационально и экономически оправдано только до тех пор, пока рыба остается «бесплатным» даром природы, который можно брать без расходов на удобрения, борьбу с болезнями и хищниками или на разведение. Таким образом, хотя урожай пищи с единицы площади океана и невелик по сравнению с обычным животноводством на суше, он представляет собой эффективный путь использования самовозобновляемого природного ресурса. Мнения относительно того, до каких пределов можно увеличить сбор естественно продуцируемой в море пищи, противоречивы. Некоторые ихтиологи, работающие в рыбном хозяйстве, считают, что этот сбор уже достиг пика, тогда как по мнению других его можно увеличить, но не более чем в 3—4 раза (см. Холт, 1969; Риккер, 1969). Марикультура (аквакультура в морях или лиманах) к настоящему времени представляет собой важный источник пищи только в немногих районах, таких, как Япония, Индонезия и Австралия (Бардач, 1969). И возможности, и ограничения использования лиманов для разведения креветок, устриц и рыб обсуждались в гл. 13 (разд. 3). Пища морского происхождения будет служить все более важной белковой добавкой к пище, производимой на суше, но бо́льшая часть океанов сама по себе непригодна для интенсивного «возделывания»; экологических причин этого мы уже касались (см. гл. 3, разд. 3, и гл. 12, разд. 1).

6. ПАСТБИЩНОЕ ХОЗЯЙСТВО

Как было указано при обсуждении степных биомов (гл. 14, разд. 7), человек проявил поистине фантастическую способность к злоупотреблению ресурсами степи. Немым свидетельством этого остался ряд разрушившихся цивилизаций в степных областях земного шара. Когда человек ценой тяжелого труда и с трудом добытых денег создает искусственное пастбище, ему не придет в голову эксплуатировать его до полного разрушения, точно так же как не придет в голову спалить собственный дом. Однако, как это хорошо выразил Леопольд (см. разд. 1 этой главы), человеку очень трудно понять причинно-следственные зависимости естественных пастбищ, которые создавал не он.

Для определения емкости пастбищ особенно большое значение имеют два параметра: 1) первичная продуктивность и 2) доля чистой продукции, которую можно ежегодно изымать, так чтобы оставалось еще достаточно растительности для обеспечения продуктивности в будущем и особенно чтобы выдержать стресс в периоды неблагоприятной погоды (засуха и т. п.). Зная, что первичная продуктивность более или менее линейно зависит от количества осадков (фиг. 196), и зная, что крупный рогатый скот должен съедать меньше половины годовой чистой продукции, можно, казалось бы, оценить (используя экологические переводные коэффициенты, см. стр. 101), сколько килограммов мяса можно получить при данном количестве осадков, и привести число животных в соответствие с этой оценкой. Однако на самом деле такой расчет выполнить вовсе не просто, потому что сезонное распределение осадков, качество корма (особенно соотношение белков и углеводов), его поедаемость, сезон роста и т. п. усложняют картину. Исследования с применением фистулы пищевода и методов микропереваривания (см. Кук, 1964; ван Дайн и Мейер, 1964) показывают, что корова проявляет избирательность к корму. Для определения того, эксплуатируется ли пастбище должным образом, наиболее практичным представляется использование видов-индикаторов (Хемфри, 1949; см. гл. 6, разд. 6). Особенно полезны для этого так называемые «исчезающие» растения, уменьшение числа которых на пастбище служит первым сигналом опасности перевыпаса (гл. 14, разд. 7). Если не обратить внимания на этот сигнал, то пастбище могут захватить несъедобные «сорняки» (однолетники) и такие характерные для пустыни кустарники, как полынь, мескит и т. п. Если продолжать чрезмерный выпас, то его результатом будет пустыня, созданная человеком. После того как пустынная растительность утвердилась, искоренить ее очень трудно. Перевыпас приводит также к повышению численности грызунов и саранчовых. Излишняя борьба с хищниками еще более осложняет проблему грызунов. Попытки восстановить пастбище путем одной лишь борьбы с грызунами или насекомыми представляют собой хороший пример того, что Леопольд назвал «осуществлением изолированного проекта», игнорирующего главную причину возникновения проблемы.

Роль пожаров в пастбищном хозяйстве обсуждалась в гл. 5 (разд. 5); взаимодействие пожара и выпаса понято еще далеко не до конца. Возможность повышения разнообразия травоядных и организации охотничьих хозяйств в африканских злаковниках обсуждалась в гл. 14 (разд. 7).

Длительное изучение выпаса — главный экспериментальный подход к проблеме пастбищного хозяйства. К несчастью, большинство исследований, проводимых на экспериментальных станциях, не продолжается достаточно долго, чтобы охватить многолетние циклы погоды. В табл. 56 сведены данные довольно длительного сравнительного изучения трех

ТАБЛИЦА 56

Модель интенсивности выпаса по данным 9-летнего изучения в Коттонвуде, Южная Дакота (Джонсон и др., 1951)

Показатели	Интенсивность выпаса		
	низкая (1 корова на 8,5 га)	умеренная (1 корова на 6 га)	высокая (1 корова на 3,6 га)
Средняя биомасса скота в конце сезона роста, кг/га	300	363	590
Средний вес 1 коровы в конце сезона роста, кг	455	388	374
Средний вес 1 теленка при переходе к самостоятельному питанию, кг	172	164	150
Использование корма; процент надземной растительности, съеденной за сезон роста	37	46	63
Состояние пастбища к концу 9-летнего периода[1]	Улучшилось	Без изменений	Ухудшилось

[1] Оценка основана на относительном обилии «исчезающих» растений, т. е. привлекательных для коров видов, которые уменьшаются в обилии при усилении выпаса.

различных интенсивностей выпаса. Они показывают, что, хотя содержание очень большого стада дает кратковременную выгоду (больше мяса), качество и коров и пастбища ухудшается. Таким образом: 1) максимальная численность популяции коров не оптимальна для сохранения качества коров и пастбища; 2) за кратковременную выгоду, которую дает перенасыщение пастбища скотом, приходится расплачиваться длительным ущербом, который наносится при этом окружающей среде. На самом деле оптимальным является выпас невысокой интенсивности, с использованием примерно трети чистой продукции, так как при этом улучшается качество как пастбища, так и животных и сильно уменьшается вероятность тяжелого ущерба в случае засухи.

Важным фактором может оказаться также уплотнение почвы под влиянием утаптывания травоядными животными. Когда слишком много животных слишком долго находится в ограниченном пространстве, почва может стать чрезмерно уплотненной, ее продуктивность понизится и может не восстановиться даже после удаления животных. Существенно, что при этом часть экосистемы, состоящая из консументов и организмов, регенерирующих биогенные вещества, подавляется вследствие плохой аэрации почвы, что в свою очередь тормозит механизм продукции. Вспашка или рыхление эффективны лишь на небольших пастбищах, а на обширных пространствах они обходятся слишком дорого. Приходится повторить еще раз: при любом мероприятии надо учитывать его последствия для экосистемы в целом, а не только для продуцентов. Связь между естественным миграционным поведением диких копытных и хозяйственным использованием пастбищ была отмечена в гл. 14, разд. 6.

Природные степи развивались на протяжении длительных периодов времени, в течение которых их разными способами эксплуатировали животные и человек; поэтому большое значение имеет история пастбищ. Неблагоприятные условия не всегда бывают результатом выпаса в недавнее время. Следует выяснить, не было ли в прошлом пожаров и всякие другие обстоятельства (Малин, 1953; Зауер, 1950). Дальнейшее обсуждения различных аспектов пастбищного хозяйства см. Стоддарт и Смит (1955), Хемфри (1962), Труды симпозиума под редакцией Криспа (1964) и обзоры Костелло (1957), Дикстеруиса (1958), Уильямса (1966) и Льюиса (1969).

7. ОПРЕСНЕНИЕ ВОДЫ И ВОЗДЕЙСТВИЯ НА ПОГОДУ

Искусственное получение пресной воды из моря и управление получением влаги из кучевых облаков, если они проводятся в больших масштабах, могут принести человеку не только фантастические блага, но и обернуться тяжелейшими бедствиями. Здесь имеется масса весьма реальных возможностей для чудовищных экологических просчетов! Зная очень тяжелые последствия куда менее значительных вмешательств в окружающую среду (уже отмечавшиеся в этой и в других главах), экологи склоняются к мнению, что человек еще не готов к тому, чтобы как-то регулировать планетарный гидрологический круговорот (грубый набросок его дан на фиг. 39, *Б*), потому что он: 1) еще не в состоянии управлять такими изменениями в глобальном масштабе и 2) еще не знает во всех подробностях взаимодействия биогеохимического круговорота и потока энергии, а без этого точные предсказания невозможны.

Опреснение небольших объемов морской воды для снабжения питьевой водой густонаселенных прибрежных городских местностей практически безопасно. Однако имеются более простые и дешевые способы получения пресной воды (например, восстановление сточных вод путем полной трехстепенной обработки; см. гл. 16). Опреснение же больших количеств воды для нужд промышленности и сельского хозяйства — дело совсем иное. Оно требует больших затрат энергии и сопровождается накоплением соли, что влечет за собой другую серьезную проблему — загрязнение. Результаты анализа расходов и доходов (см., например, Клосон, Ландсберг и Александер, 1969) всегда показывают, что стоимость опресненной воды даже при использовании так называемой дешевой атомной энергии на целый порядок выше, чем ценность этой воды в сельском хозяйстве. Ценность такой опресненной воды для промышленных нужд также сомнительна, поскольку при многократном использовании воды в производственном цикле потребности в ее притоке извне можно уменьшить.

И снова все официальные отчеты, подготовленные междисциплинарными группами квалифицированных специалистов (см., например, отчет Экологического общества, 1966; Купер и Голли, 1969), а также многие озабоченные писатели (Веггонер, 1966; Сарджент, 1967; Макдональд, 1968) настаивают на *крайней осторожности* при проведении любых экспериментов по изменению погоды, какие бы выгоды в настоящее время они ни сулили. Необходимо провести сначала многочисленные научные исследования, анализы и эксперименты. Во многих случаях получаются результаты, противоположные тем, которых ожидали. Например, хотя «засев» облаков иногда позволяет увеличить количество осадков, Ловасич и др. (1969) сообщают, что в одной серии экспериментов количество летних осадков не увеличилось, а уменьшилось. По-видимому, «засев» вызвал увеличение облачности и переохлаждение, которое препятствовало возникновению грозовых облаков и гроз, являющихся обычно главным источником летних осадков.

Поскольку человек уже изменил, хотя и неумышленно, климат как в локальном, так и в глобальном масштабе (см. гл. 2, разд. 3, и гл. 4, разд. 2), контролируемые эксперименты по изменению погоды следует, вероятно, проводить прежде всего для того, чтобы суметь предотвратить вредные последствия тех изменений погоды, которые уже происходят!

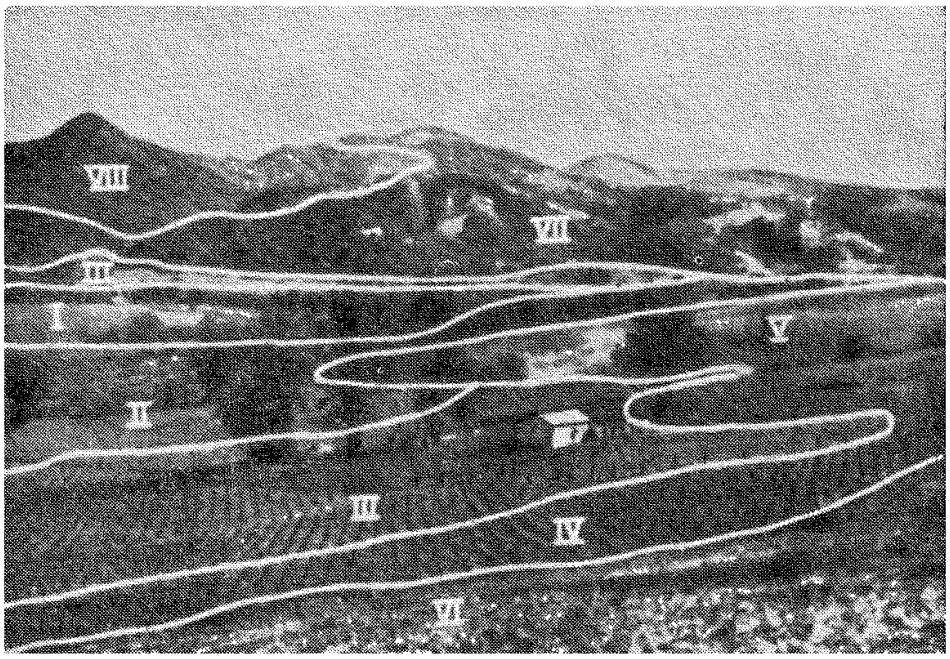
Так как большинство людей живет сейчас в городах, важно указать, что города не только загрязняют воздух, но и изменяют климат. Со-

гласно Лоури (1967), города представляют собой «тепловые ловушки», которые, во-первых, способны поглощать солнечное тепло на вертикальных поверхностях, а во-вторых, производят избыточное тепло за счет большого количества разнообразных машин. В средних широтах температура воздуха в городах на 1—2 °С выше, а влажность на 6% ниже, чем в окружающей сельской местности. Так как в городе содержание пыли в воздухе на 10% выше, то частота туманов также выше на 30—100% (наибольшая разница — зимой), осадков больше на 10%, солнечная инсоляция ниже на 15%, а ультрафиолетовая радиация — на 5—30%.

8. ЗЕМЛЕПОЛЬЗОВАНИЕ

При низкой плотности населения данной области плохое землепользование скажется только на тех людях, которые в этом повинны. Однако с увеличением плотности населения недостатки в использовании земли оборачиваются потерями для всех и каждого, так как за ее восстановление приходится в конечном счете расплачиваться всем или, как это теперь наблюдается слишком часто, каждый страдает от нехватки тех или иных ресурсов. Если, например, в областях с низким количеством осадков распахать степь и выращивать на ней пшеницу, то рано или поздно это приведет к образованию «пыльных ям» или временной пустыни. Восстановление обходится дорого, а платить приходится каждому из нас. Если поддерживать травяной покров и регулировать выпас, то пыльной ямы не образуется. Точно так же если отсутствует локальное разделение на зоны и начинается строительство жилых домов и предприятий на затопляемых равнинах, то ущерб от паводков неизбежен (его можно предотвратить только при помощи дорогостоящих сооружений для регулирования паводков). Если, с другой стороны, такие равнины использовать для отдыха, лесного и сельского хозяйства, то это оказывается выгодным. Таким образом, правильное землепользование — дело каждого, и в настояще время планирование использования земли на основании экологических принципов, несомненно, самое важное практическое приложение науки об окружающей среде.

Разумное планирование использования земли началось только после того, как человек впервые столкнулся с произведенными им самим тяжелыми повреждениями ландшафта. Как выразился Леопольд, человек, по-видимому, не способен понять систему, которую он не строил, поэтому он, очевидно, должен ее частично разрушить и восстановить, прежде чем он поймет, как ею надо пользоваться. В США, например, первому успешному планированию использования земель предшествовала эра разрушения почвы на обширных площадях — результат плохого хозяйствования (монокультуры) и эксплуатации земли, неподходящей для пропашных культур. Для осуществления программы планирования использования земли разрабатывают карты, подобные показанной в упрощенном виде на фиг. 206. Классификация угодий основана на природных экологических признаках, таких, как характер почвы, наклон местности и природные биотические сообщества. Для восьми типов земель, выделенных на карте, точно указаны формы использования, гарантирующие сохранение продуктивности. Так, земли типов *I* и *II* — это равнинные участки с хорошей плодородной почвой, которую можно непрерывно возделывать, принимая лишь простые предосторожности (севообороты, ленточные посевы), тогда как земли типов *III* и *IV* (более крутые склоны) тербуют, если их обрабатывать, больших ограничений, например периодического оставления под паром, выращивания много-



Фиг. 206. Классификация земельных угодий (объяснения в тексте).

летних культур или пастбищного оборота. Земли типов *V—VII* непригодны для возделывания, и их следует использовать как постоянные пастбища, засадить деревьями или же оставить в естественном состоянии (например, для естественно произрастающего леса и диких животных). Тип *VIII* (крутые склоны, тощая почва) продуктивен только в естественном состоянии, как местообитание охотничьих или пушных зверей; такие участки могут давать лесные продукты, использоваться для отдыха, для создания красивого пейзажа, как защита водосборного бассейна или для других целей (последние часто оказываются более важными, чем любой «урожай», который можно получить на этих землях). Болота в большинстве случаев следует теперь относить, вероятно, к землям типа *VIII*; их гораздо выгоднее использовать в качестве хранилищ воды и местообитаний диких животных, чем пытаться использовать для сельского хозяйства. Обзор по планированию землепользования в сельской местности см. Грэхем, 1944.

Несмотря на успехи, достигнутые в прошлом, в охране почв наблюдается тенденция «почивания на лаврах», и она отстает от времени. Например, сейчас прилагается слишком много усилий для увеличения площади пахотной земли; расходуются огромные деньги на зарегулирование, осушение болот и т. п. и в то же время ничего не предпринимается для спасения превосходных земель от разрушения, связанного с плохо планируемым развитием городов. Программы обучения землеустроителей во многом устарели; их следует расширить, повысив в них роль точных и общественных наук, введя курсы экологии загрязнения и экологии человека. Иными словами, проблема охраны почв, в частности и наука о землепользовании в целом, должны ориентироваться не только на сельское и лесное хозяйство, но и заниматься сельско-городским ландшафтным комплексом, где существуют сейчас самые неотложные проблемы (см. Ю. Одум, 1969а).

Чрезвычайно остро стоит в настоящее время проблема планирования городских районов. Составление и претворение в жизнь хороших планов использования земли для городских районов бесконечно сложнее, чем для сельской местности, потому что оно связано с гораздо более сложными социальными проблемами.

В табл. 57 сравниваются последствия планового и бесплановогo использования земли на площади в 18 000 га вблизи крупного города на востоке США. В нем живет сейчас приблизительно 20 000 человек, но предполагается, что к 2000 году его население возрастет до 110 000 или даже до 150 000 жителей. Как показано в третьем столбце, при разумном планировании развития жилой и прочей застройки треть занимаемой городом площади можно сохранить в виде свободного пространства. Сюда входит достаточное пространство для недорогой и эффективной системы трехстепенной полубиологической очистки бытовых и промышленных сточных вод в прудах и на хорошо спланированных земляных насыпах, расположенных в обширной зоне обработки отходов (более детально концепция зоны обработки отходов рассмотрена в гл. 16).

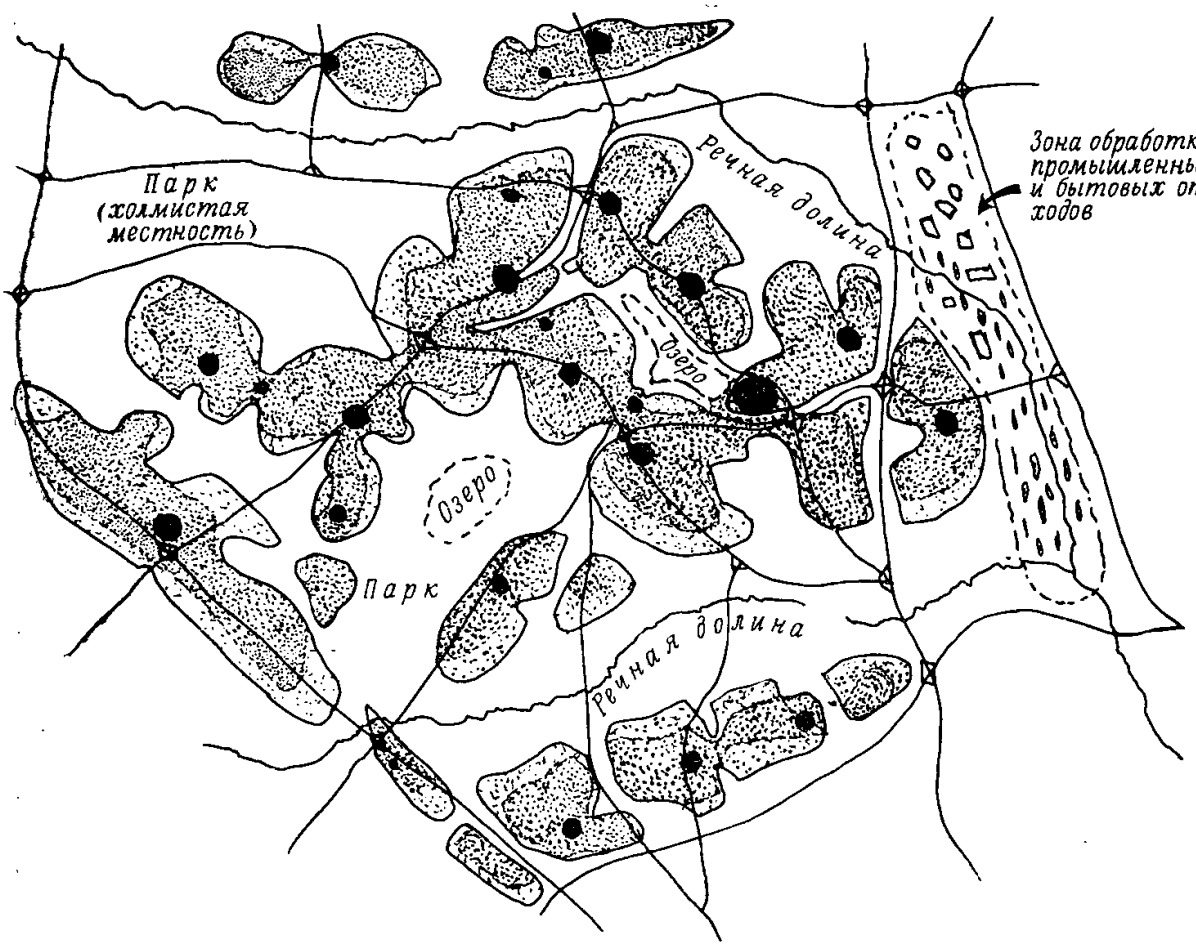
ТАБЛИЦА 57

Сравнение бесплановогo (бесконтрольного) и планового (оптимальное землепользование) развития быстро растущего района города с пригородами[1])

	1970 г., 20 000 жителей	2000 г., 110 000 жителей	
		бесплановое развитие	оптимальное использование земель
Застроенный район	4 200 га	14 400 га	12 000 га
Жилые дома	3 000 »	1 040 »	8 520 »
Торговые предприятия	200 »	280 »	252 »
Промышленные предприятия	20 »	120 »	28 »
Общественные учреждения	1 000 »	2 200 »	1 200 »
Дороги	1 000 »	2 200 »	2 000 »
Свободное пространство («незастроенный район»)	1 280 »	2 800[2]) »	6 000 »
Зоны обработки отходов	0 »	0 »	400[3]) »
Парки и скверы	200 »	800 »	2 000 »
Сельское и лесное хозяйство	4 600 »	0 »	800 »
Нетронутая природа	8 000 »	2 000 »	2 800[4]) »
Общая площадь	18 000 »	18 000 »	18 000 »
Свободное пространство	71%	16%	33%

1) Данные из плана развития одного из городских районов Мэрилэнда, разработанного фирмой Уоллес — Макхарг; дополнено новыми концепциями Ю. Одума о свободном пространстве.
2) При бесплановом развитии и при населении в 150 000 чел. свободное пространство свелось бы к нулю!
3) Земли, примыкающие к промышленным и городским очистным станциям, на которых размещены обширные пруды для обработки отходов и другие установки для эффективной и дешевой трехстепенной переработки всех отходов.
4) Все крутые склоны, лощины, поймы, болота и озера (по состоянию на 1963 г.), а также участки зрелого леса и окраинные сельскохозяйственные угодья, восстанавливаемые до первоначального естественного состояния.

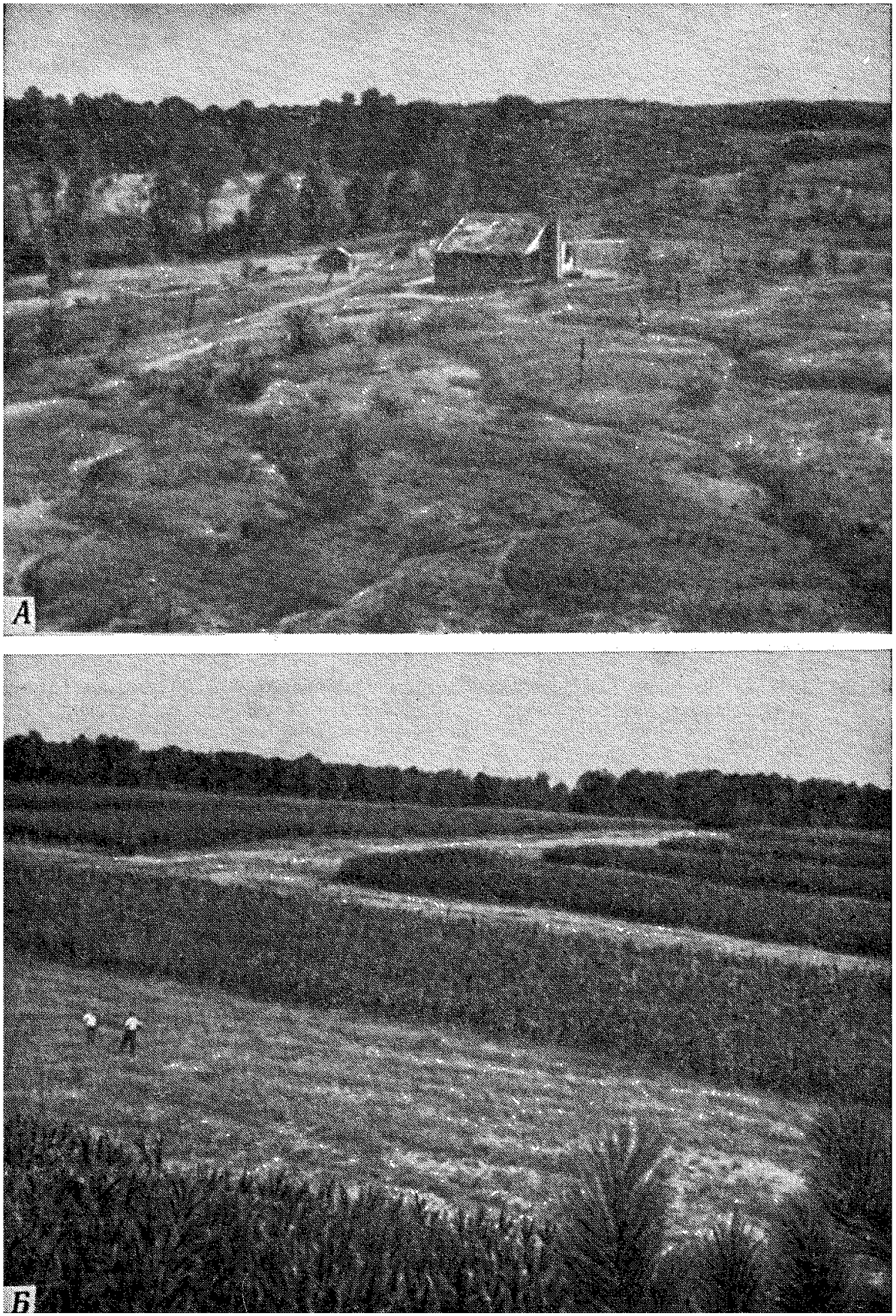
Как показано на фиг. 207, такое плановое развитие может быть достигнуто путем 1) концентрации жилой застройки вокруг центров отдельных районов, которые отделены друг от друга широкими зелеными поясами; 2) оставления речных долин, крутых склонов, озер, болот, заболоченных участков и зон обработки отходов незастроенными. Весьма велика вероятность того, что без планирования развития к 2000-му году в этом районе вообще не осталось бы свободного пространства и город был бы обречен на такое же хроническое загрязнение и терпел бы все те неудобства, какие наблюдаются сейчас в старых, стихийно слагавшихся городах. Таким образом, в настоящее время планирование городов — такая же насущная необходимость, как и планирование сельского хозяйства. При этом проектирование городов должны осуществлять люди, сочетающие в себе эколога и инженера. «Сиюминутные» выгоды, которые можно извлечь из эксплуатации городской земли, так громадны, что людям трудно предвидеть все те просчеты и перегибы, к которым



Фиг. 207. План развития городского района с населением в 110 000 чел. на площади 18 000 га, обеспечивающий сохранение качества окружающей среды и красот природы и предусматривающий достаточно места для отдыха и удаления загрязнений.
Крупные черные точки — городские и сельские центры; мелкие точки — жилые массивы (две плотности застройки); белые участки — свободное пространство.

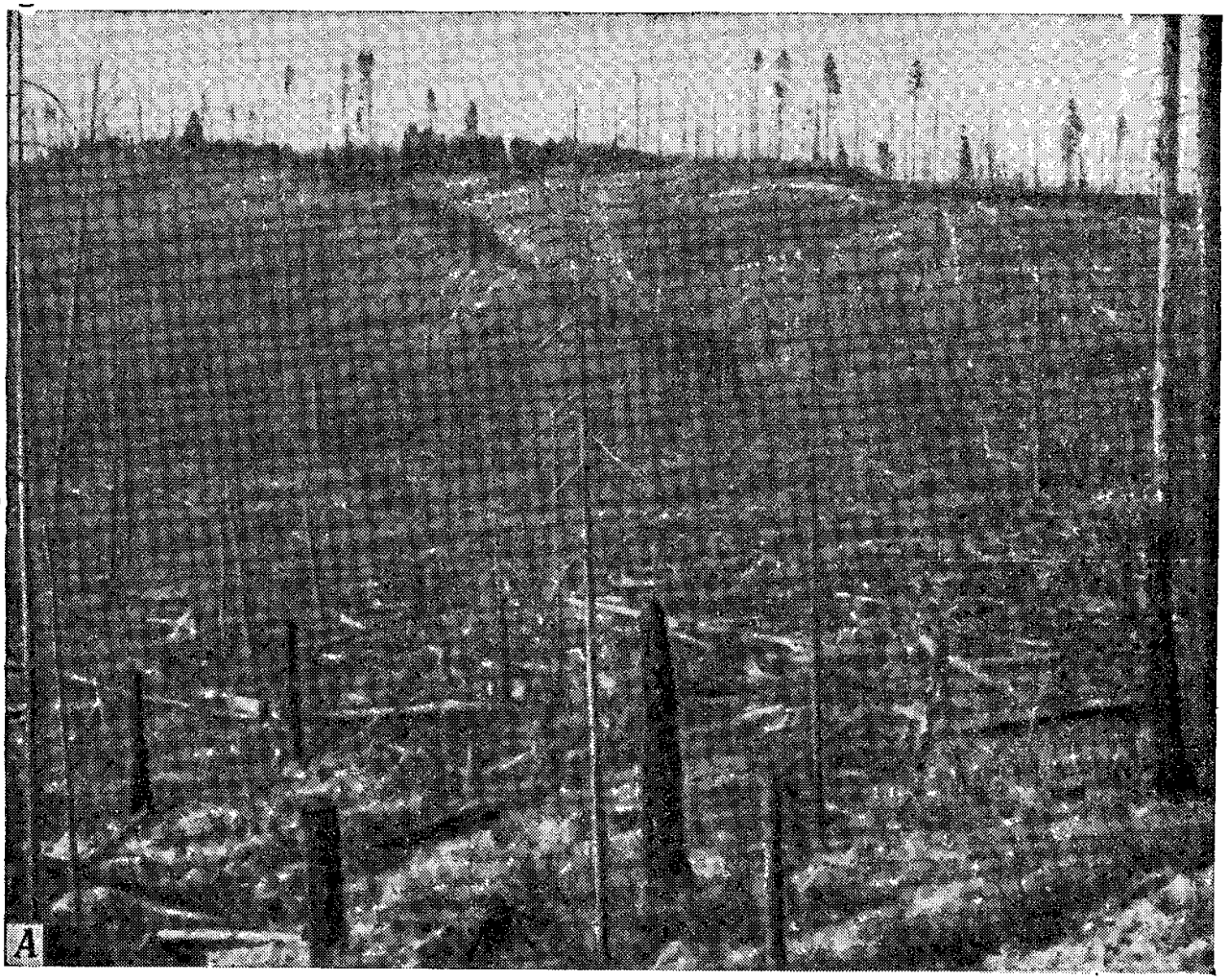
может привести неуправляемый рост (гл. 9, разд. 3). Общество должно как можно скорее найти способы приложения принципов кибернетики к городскому механизму. В прекрасно иллюстрированной книге «Проектирование с природой» Макхарга (1969) показано, как можно использовать ландшафт в качестве руководящей линии при развитии города.

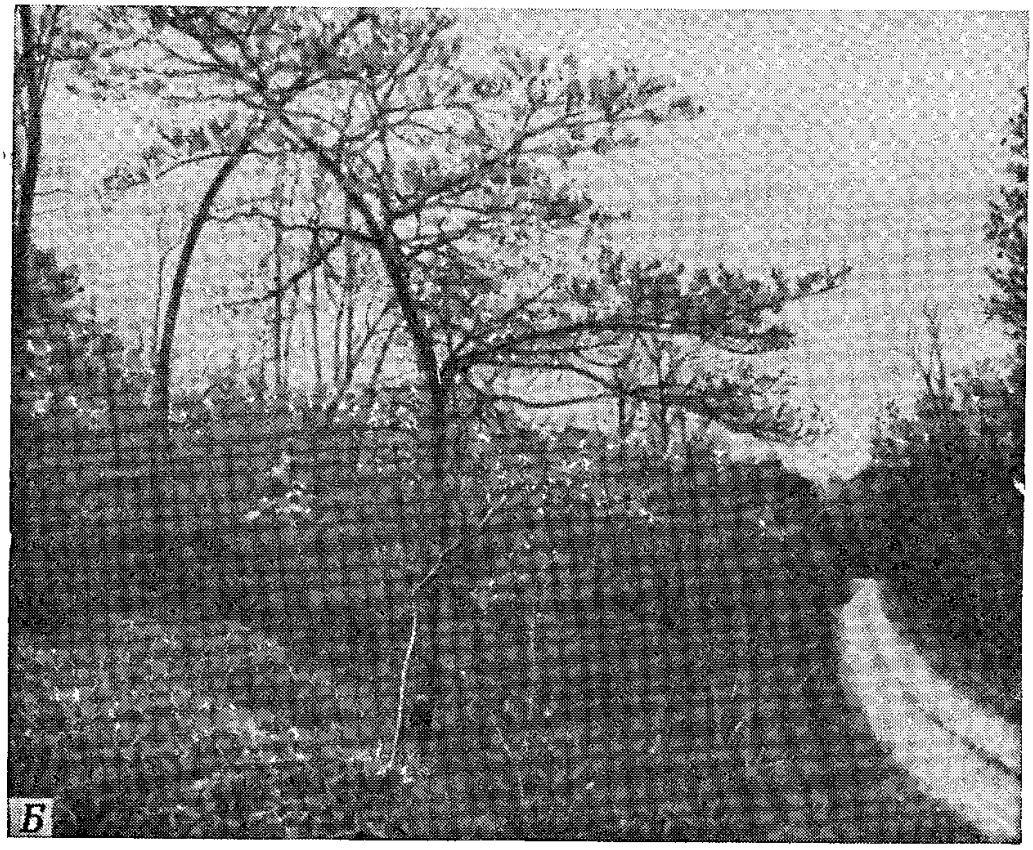
При рассмотрении проблемы городского и сельского (культурного) ландшафта в целом становится ясно, что 1) нетронутые участки природы представляют собой необходимую часть среды обитания человека и 2) планирование землепользования может быть самым эффективным средством предотвращения «перенаселения», так как это предполагает нечто подобное «территориальной» регуляции (гл. 7, разд. 15). В 1970 г. средняя плотность населения в США составляла 1 чел. примерно на 5 га свободной ото льда поверхности суши. Даже если считать, что рождаемость в стране понизится, все равно в ближайшие 30—50 лет ее население удвоится и на каждого человека будет приходиться лишь около 2 га. Хотя с площади всего лишь 0,12 га можно получить достаточно калорий, чтобы поддержать существование одного человека, для полноценного питания с большим количеством мяса, фруктов и зелени необходимо около 0,6 га на человека. Кроме того, нужно еще около 0,4 га для производства разного рода волокна (бумага, древесина, хлопок) и еще 0,2 га для дорог, аэропортов, зданий и т. п. При этом для всего того, благодаря чему люди отличаются от просто «органической машины», осталось бы только по 0,8 га на человека.



Фиг. 208. Плохое и хорошее использование земель в сельской местности.

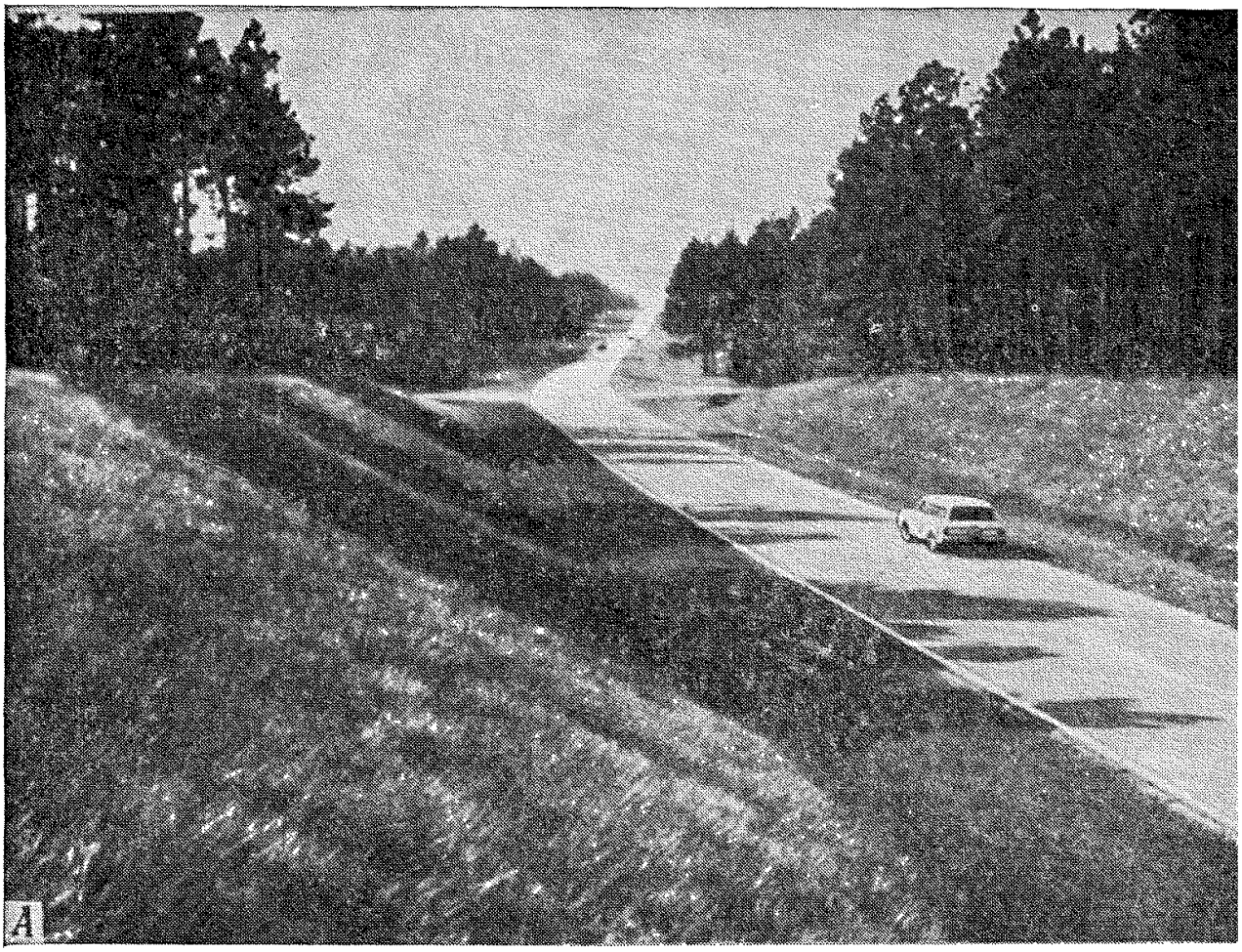
А. Плохое использование приводит к массивной эрозии, покинутым домам, нищете. *Б* Хорошее сельскохозяйственное землепользование· полосы посевов кукурузы и трав на земле типа *II*.





Фиг. 209. Плохое и хорошее ведение лесного хозяйства.

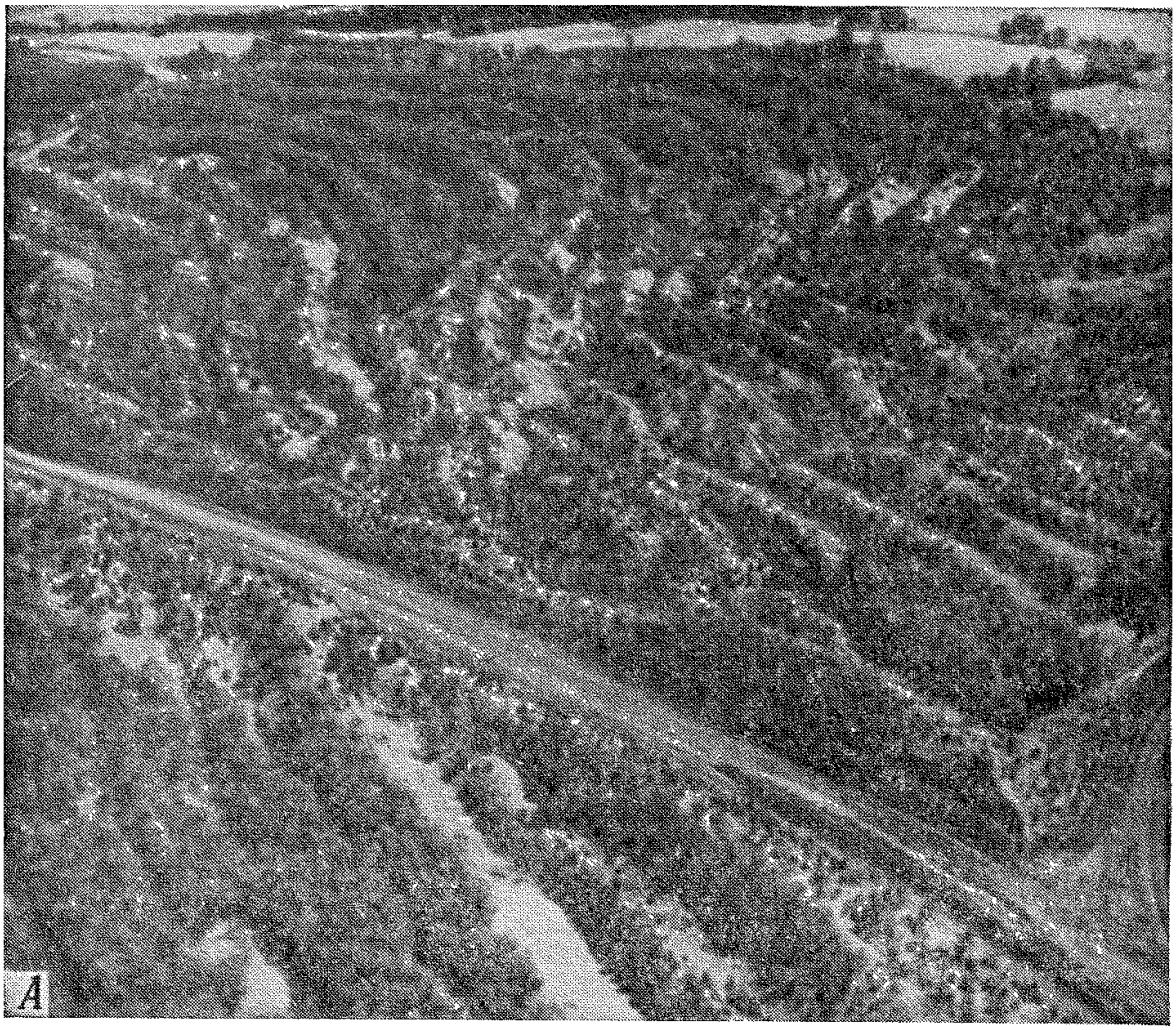
А. Разрушение и опустошение леса при лесозаготовках. *Б.* Хорошо организованные лесоразработки сохраняют неповрежденные деревья нижнего яруса, кусты, почву, естественную красоту леса и способность задерживать воду.

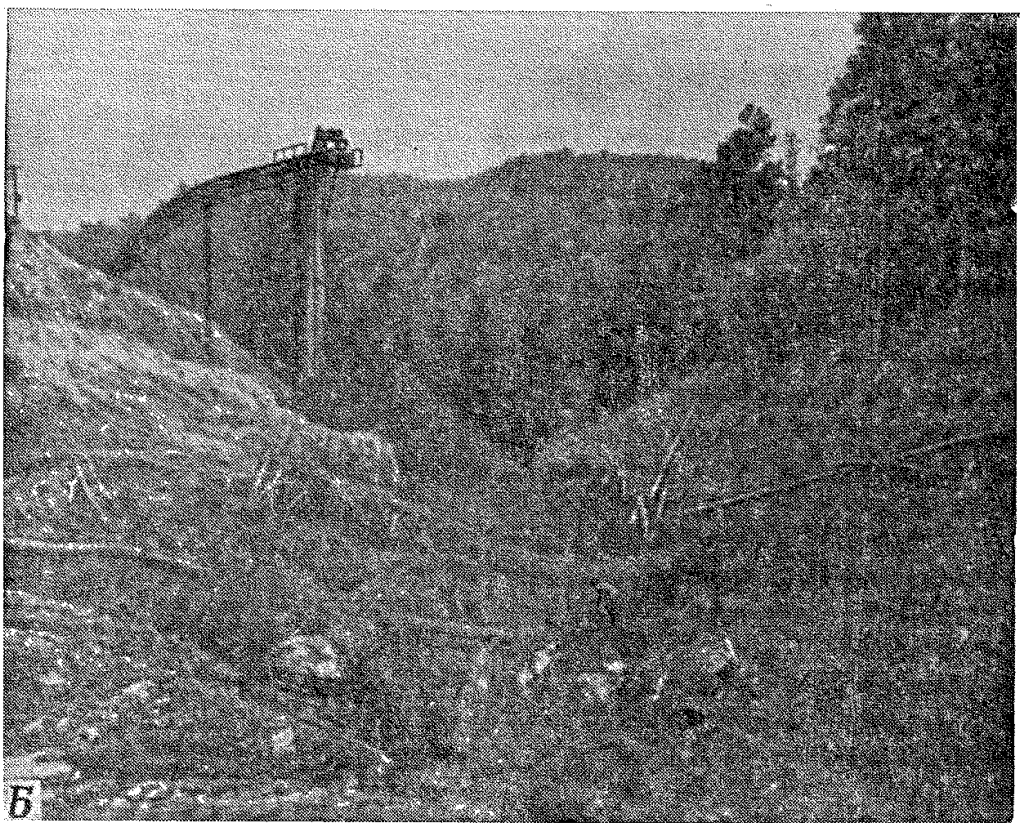




Фиг. 210.

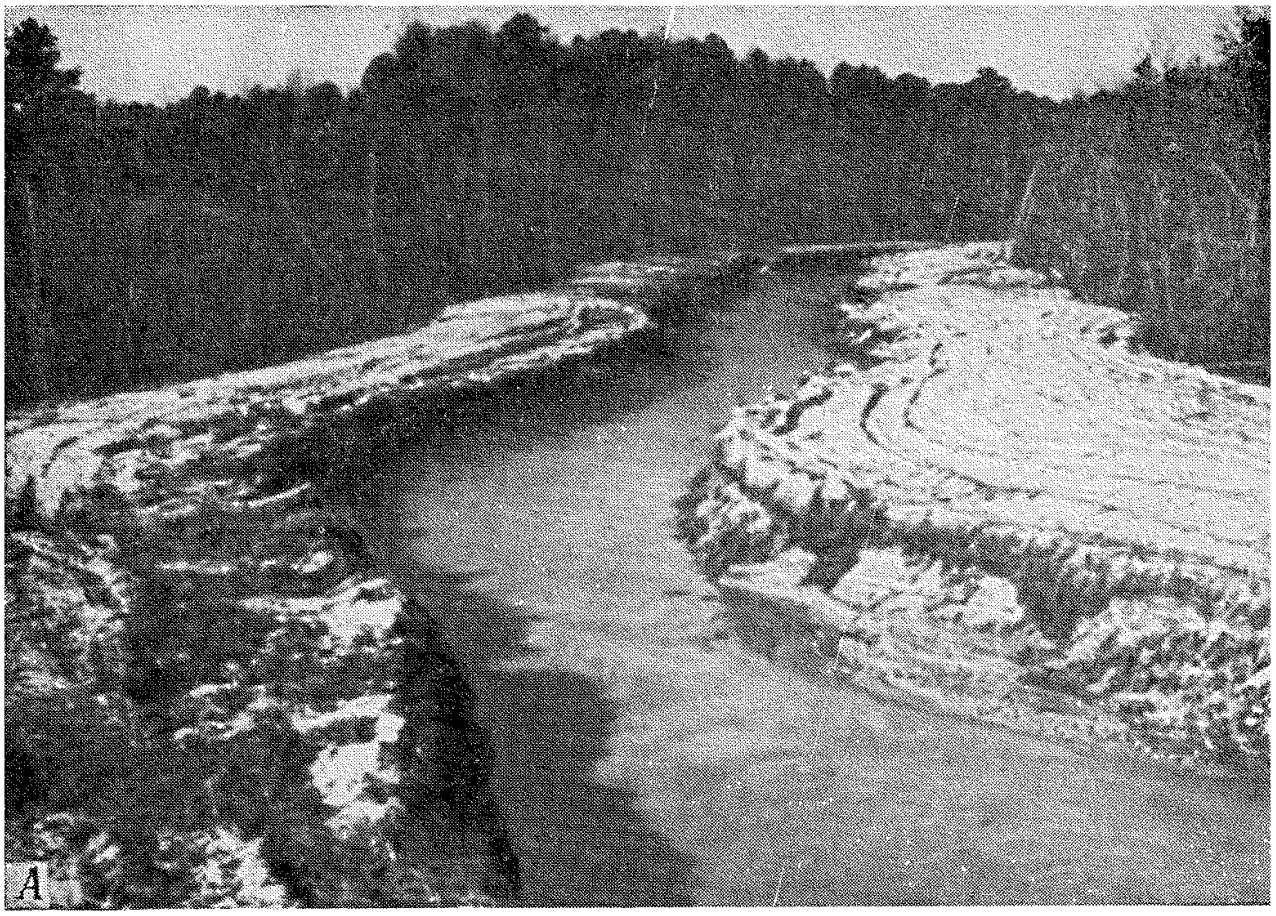
А. Хорошо спроектированная обочина дороги выглядит как «полуестественное» сообщество; оно состоит из двух видов злаков и одного вида клевера и требует только умеренного удобрения и ухода. *Б.* Восстановление на месте лесовозных дорог и следов буксировки транспорта при помощи злако-клеверной смеси. Лесовозные дороги без покрытия ответственны за большую часть эрозии, наступающей после вывоза лесоматериалов.

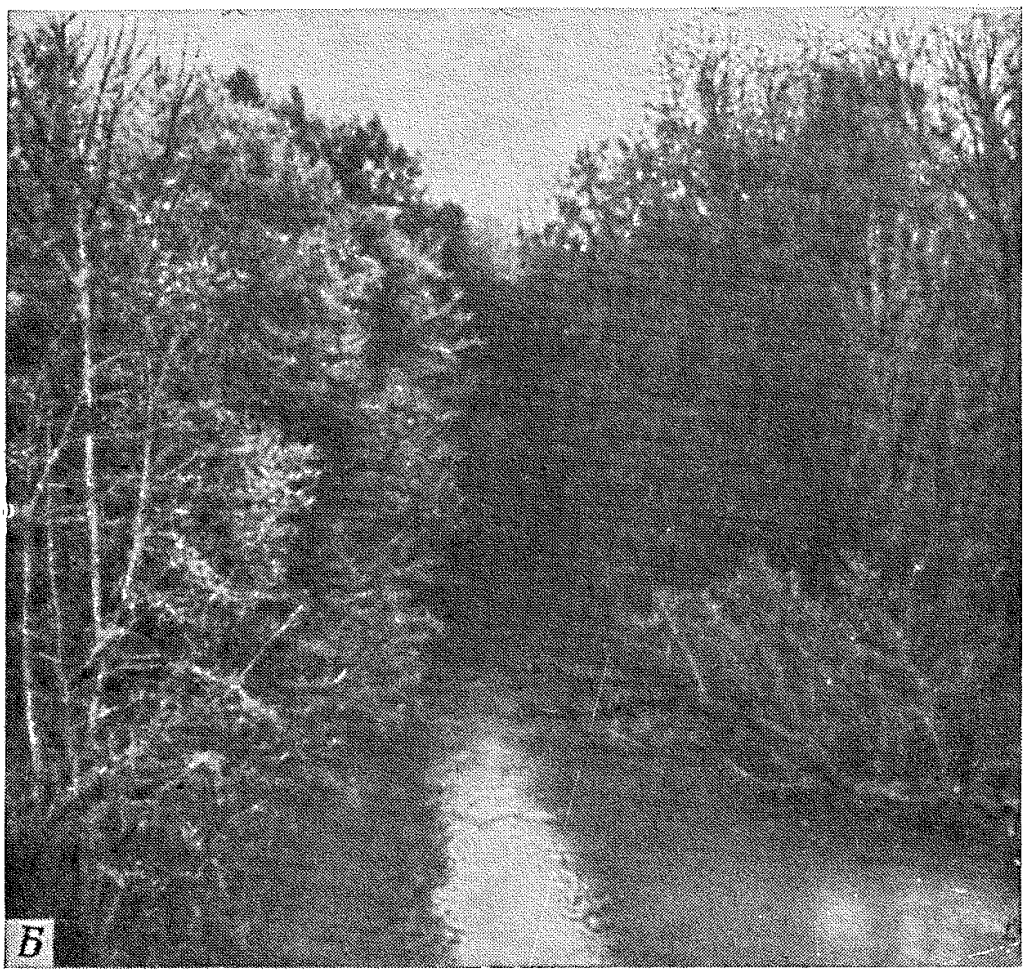




Фиг. 211.

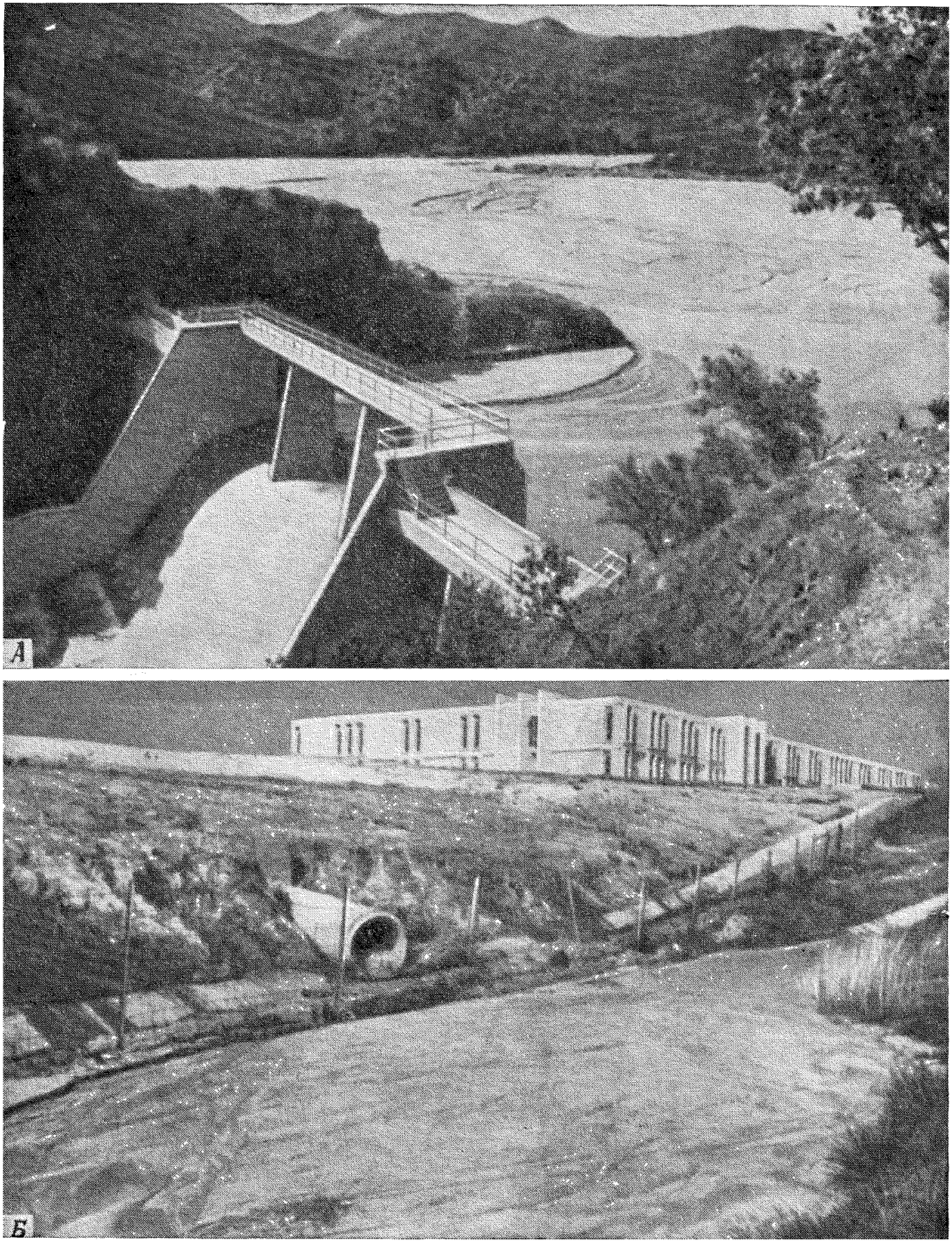
А. Восстановление леса на старых карьерах — в данном случае медленный и трудный процесс, так как почва не была восстановлена перед посадкой деревьев. Сейчас многие штаты требуют от горняков восстановления почвы и растительности сразу же после разработки. *Б*. Бесконтрольный выпуск кислых шахтных вод — обычная и в общем запущенная проблема угледобывающих районов.





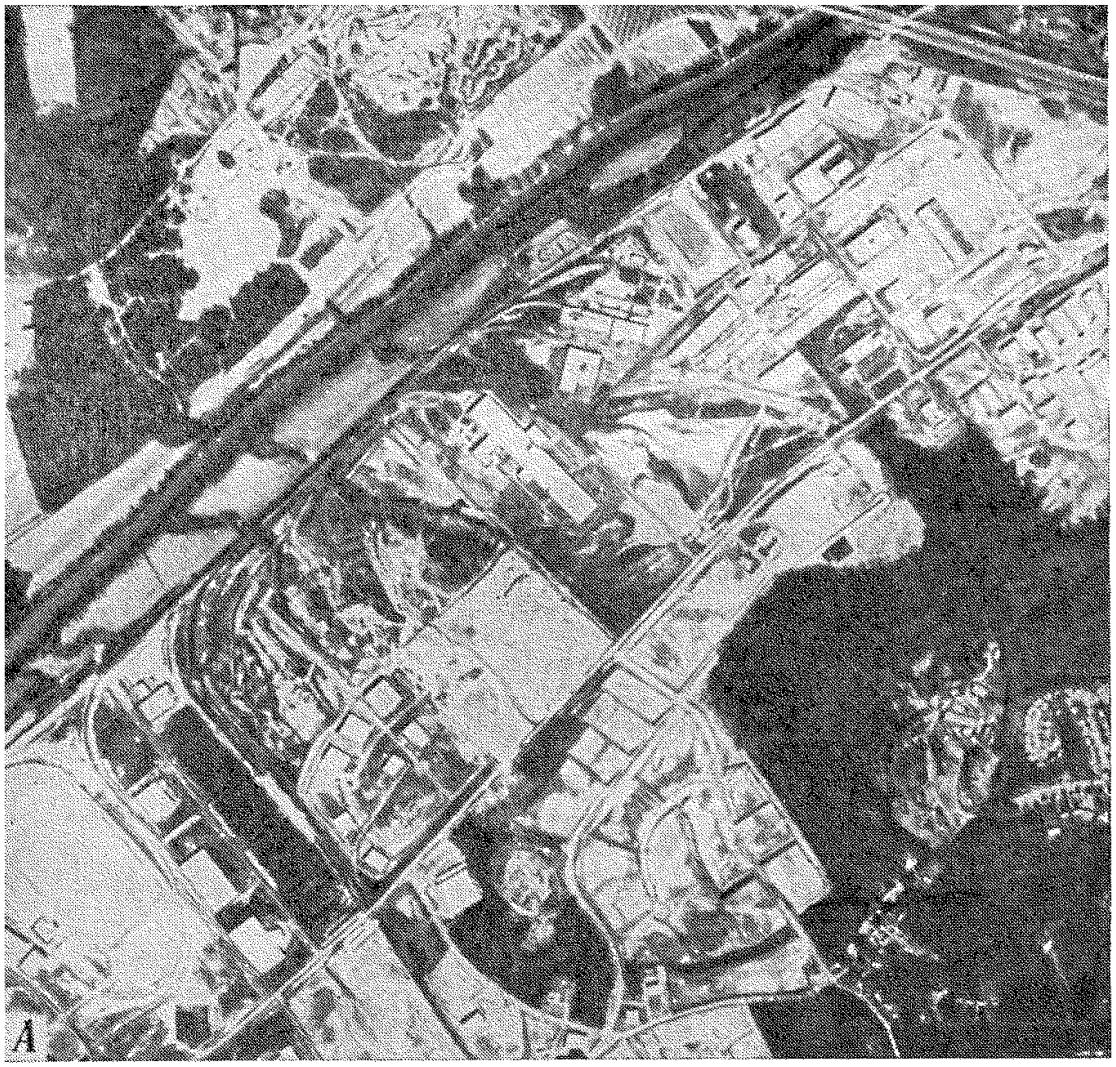
Фиг. 212.

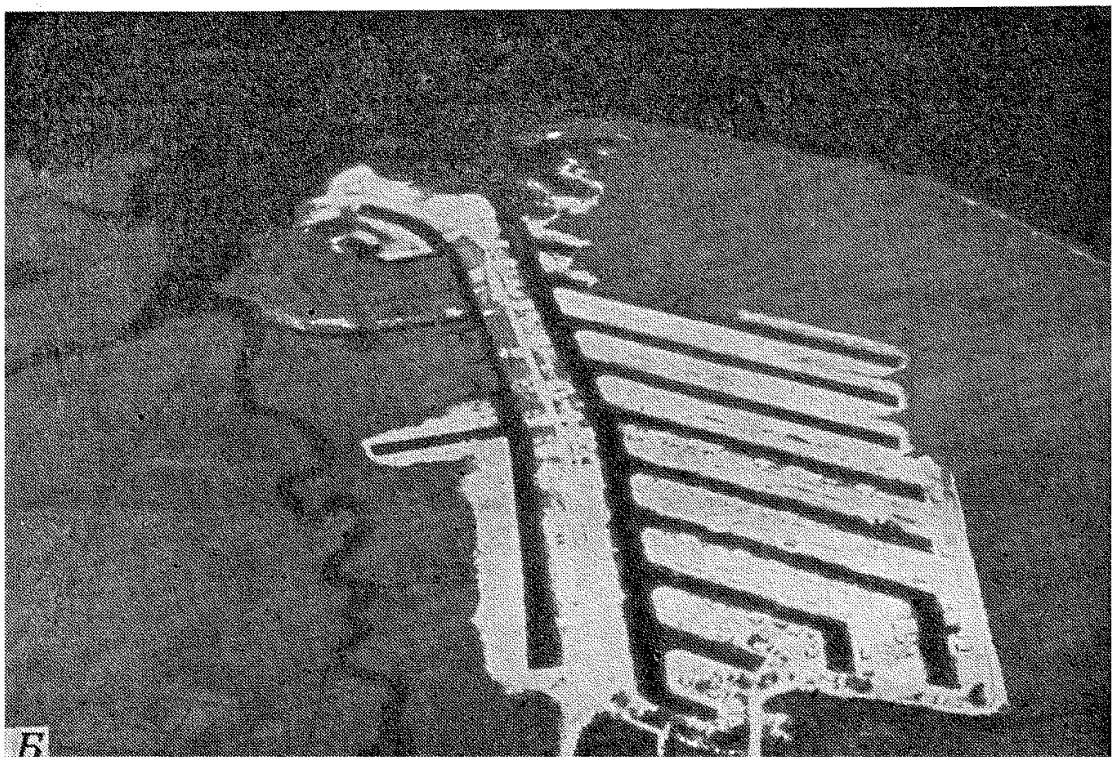
А. Зарегулирование рек в целях осушения заболоченной местности и более быстрого сброса паводковых вод. Но это связано с риском понизить уровень грунтовых вод, уменьшить количество рыбы и диких животных и заилить или затопить нижнюю часть долины. *Б* Естественная река с заросшей растительностью долиной, что обеспечивает высокое качество воды ниже по течению и не требует никаких расходов.



Фиг. 213.

А. Водохранилище в незащищенном водосборном бассейне, занесенное илом менее чем за 6 лет. *Б* Непростительное пренебрежение структурой окружающей среды при строительстве промышленного комплекса.





Фиг. 214.

А. Бесплановое и бесконтрольное развитие города, при котором не учитывается необходимость охраны реки, долины, почвы, не принимается мер для уменьшения загрязнений, создания поясов, мест отдыха или сохранения красот природы. *Б.* Нежелательное развитие жилищного строительства в эстуарии не только нарушает зону произрастания морских пищевых организмов, но и подвергает во время сильных штормов опасности жилые районы.

Мы можем теперь прочно обосновать предложение считать главным фактором при определении оптимальной плотности населения не пищу, а достаточное свободное от загрязнения жизненное пространство. Иными словами, лимитирующие факторы — это размеры и качество «ойкоса», или нашей «природной обители», а не число калорий, которое мы можем выжать из земли. Следует стремиться к тому, чтобы сохранить по меньшей мере треть всей суши в качестве охраняемого открытого пространства. Это означает, что треть всей нашей среды обитания должны составлять национальные или местные парки, заповедники, зеленые зоны, уголки дикой природы и т. п.

На фиг. 208—214 показаны примеры хорошего и плохого использования земель; эти фотографии говорят сами за себя.

Глава 16

Загрязнение и здоровье окружающей среды

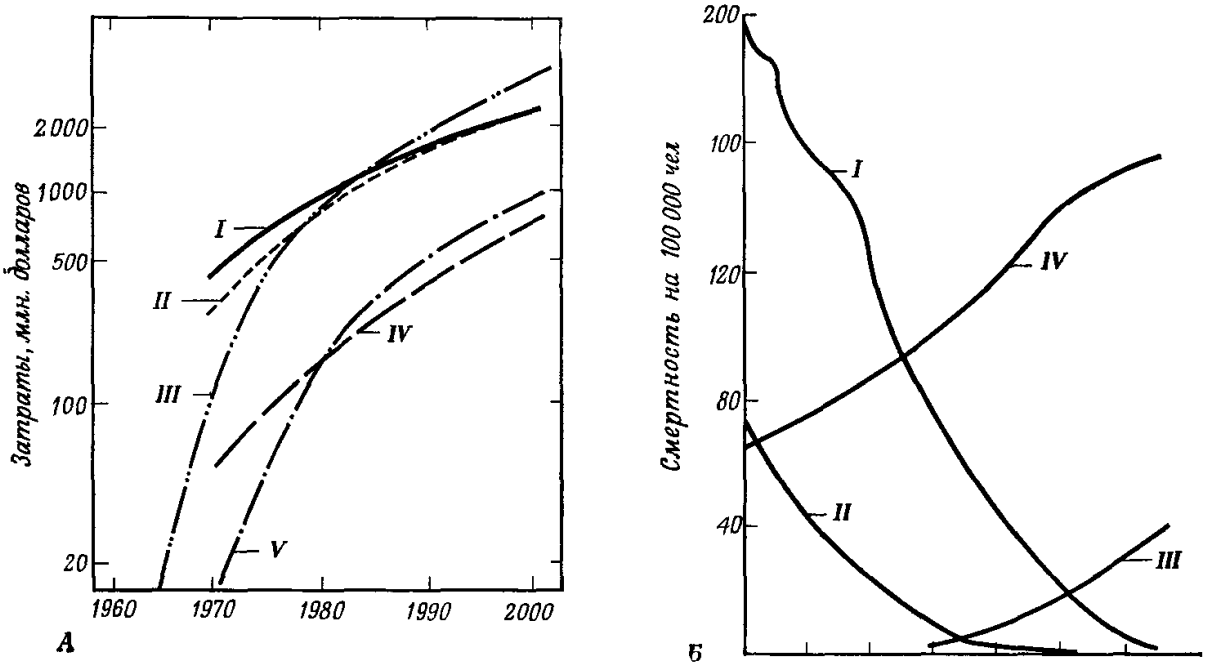
Загрязнение — это нежелательное изменение физических, химических или биологических характеристик нашего воздуха, земли и воды, которое может сейчас или в будущем оказывать неблагоприятное влияние на жизнь самого человека, нужных ему растений и животных, на разного рода производственные процессы, условия жизни и культурное достояние, истощать или портить его сырьевые ресурсы. Загрязнители — это остатки того, что мы производим, используем и выбрасываем прочь. Загрязнение увеличивается не только от того, что с ростом населения уменьшается доступное для каждого человека пространство, но и от того, что потребности на душу населения непрерывно увеличиваются, так что из года в год каждый из нас выбрасывает все больше и больше. Земля стала более населенной, на ней нет больше места для свалки мусора. То, что служит мусорной корзинкой для одного человека, является жизненным пространством другого. (К «выбрасываемым прочь» загрязнениям следует добавить те, которые представляют собой неизбежные побочные продукты транспорта, промышленности и сельского хозяйства; по мере расширения этих областей деятельности людей возрастает и загрязнение.)

Мы уже приводили веские основания для утверждения, что в настоящее время загрязнение — один из важнейших лимитирующих факторов для человека (см., в частности, стр. 51, 519 и 547). Усилия, которые сейчас приходится прилагать для уменьшения и предупреждения загрязнения, могут послужить хорошей отрицательной обратной связью, которая предотвратила бы полное разграбление человеком ресурсов Земли и тем самым самоуничтожение. Эта проблема существует во всем мире, различаясь лишь в одном аспекте: в развивающихся странах (70% населения земного шара) хронические загрязнения и болезни связаны с испражнениями человека и животных, тогда как в богатых развитых странах (30% населения земного шара) агро-индустриальное химическое загрязнение сейчас выступило на первый план по сравнению с органическим. В дополнение к этому глобальное загрязнение воды и воздуха, порождаемое преимущественно развитыми странами, угрожает сейчас каждому (см. Зингер, 1969). Во всех главах первой части мы все время отмечали значение экологических принципов для понимания причин и для устранения последствий разных форм загрязнения. Чтобы справиться с загрязнением в локальном и глобальном масштабе, необходим экосистемный (целостный) подход; поэтому здесь мы попытаемся дать общий очерк проблемы и кратко изложить те ее разделы, которые особенно привлекают внимание широкой общественности. Реформы и решения в этих особенно критических областях могли бы указать путь к решению проблемы в целом.

Лучшими учебными пособиями по проблеме загрязнения могут служить официальные отчеты, подготовленные Национальной академией наук или Консультативным комитетом по вопросам науки при президенте (см. Тьюки, 1965; Спильхаус, 1966; Даддарио, 1966; Миллер, 1967). Введением в изучение загрязнения воды могут служить книги Хайнеса (1960), Хокса (1963) и Уоррена (1971).

1. ЦЕНА ЗАГРЯЗНЕНИЯ

Цена загрязнения слагается из трех компонентов, каждый из которых ложится ужасным и все более тяжелым бременем на человеческое общество: 1) потеря ресурсов в результате эксплуатации с неоправданно большим количеством отходов, потому, что, как утверждает отчет Национальной академии, «загрязнение — это часто ресурсы, оказавшиеся не на своем месте»; 2) стоимость ликвидации загрязнения и контроля над ним (фиг. 215, *А*); обратите внимание, что сейчас дороже всего обходится очистка сточных вод и твердых отходов (отбросов), тогда как в ближайшие 30 лет борьба с гораздо более вредоносными загрязнениями от автомобильных двигателей и энергетических установок должна стать в 100 раз дороже, если будет продолжаться безудержный рост городов; (см. гл. 15, разд. 8); 3) цена здоровья людей — этот аспект цены загрязнения — встревожит, вероятно, эгоцентричного по своей природе человека больше, чем другие аспекты, которые легко замаскировать на локальном уровне разного рода рассуждениями «цена — выгода». Фиг. 215, *Б* дает драматическую картину того, что происходит в США в настоящее время: смертность от инфекционных заболеваний круто снижается (кривые *I* и *II*), а смертность от связанных с качеством окружающей среды респираторных болезней и рака так же круто идет вверх (кривые *III* и *IV*). В недавнем обзоре Лейва и Сескина (1970) о цене здравоохранения в связи с загрязнением воздуха показано, что



Фиг. 215. Цена загрязнений.

А. Предполагаемая стоимость борьбы с первичными загрязнителями в бассейне реки Делавер. Обратите внимание, что основные расходы в 1970 г. связаны с обработкой сточных вод (*I*) и твердых отходов (*II*), но к 2000 году затраты на борьбу с загрязнениями, порождаемыми автомашинами (*III*), промышленностью (*IV*) и производством электроэнергии (*V*), возрастут в 10—100 раз, если только не будут приняты соответствующие меры (Спильхауз, 1966). *Б.* Резкое снижение смертности от инфекционных болезней — туберкулеза (*I*), тифа и дифтерии (*II*), сопровождаемое столь же резким увеличением заболеваний, связанных с загрязнением, — рака легких (*III*) и других злокачественных новообразований (*IV*) за период с 1900 по 1960 г. (Гроув и Хетцель, 1968).

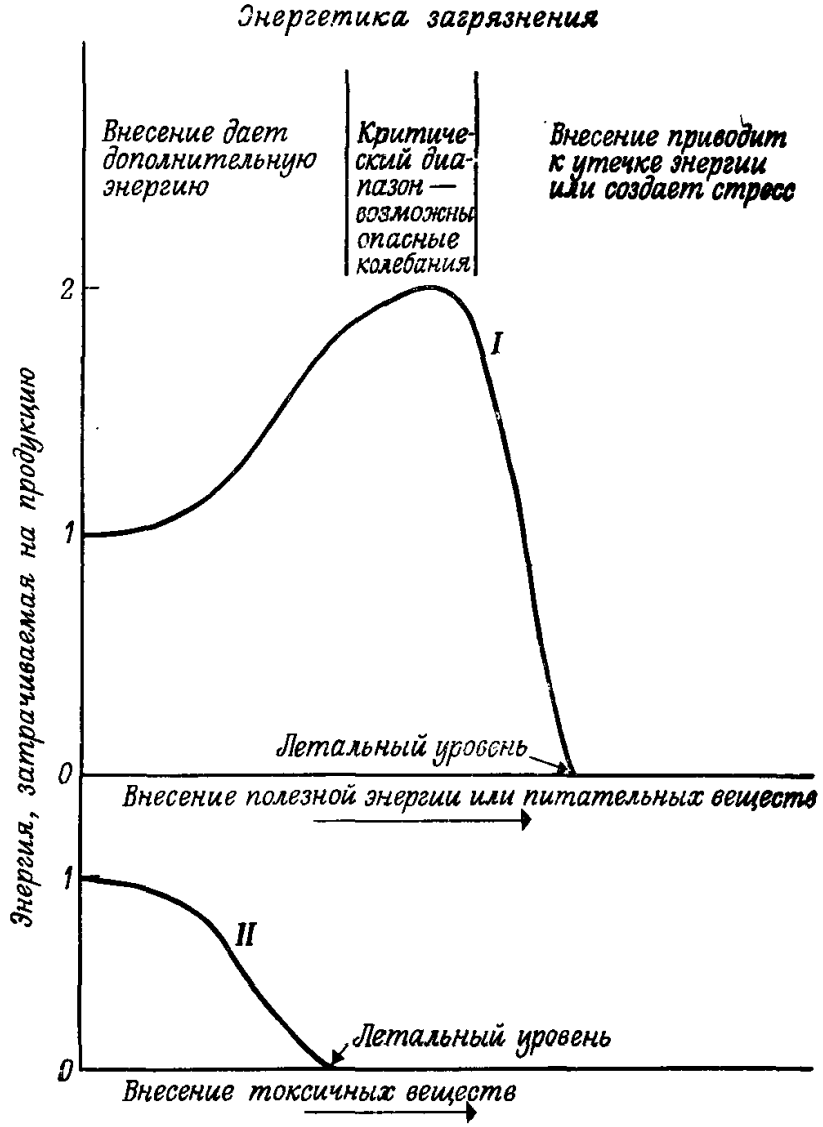
одно лишь снижение на 50% загрязнения воздуха в городских районах позволило бы сэкономить 2 млрд. долл. в год. Это только стоимость медицинского обслуживания и потерянного по болезни рабочего времени; сюда не входит «цена» человеческих страданий или смерти и инвалидности от автодорожных происшествий и несчастных случаев в промышленности. Эти авторы строго обосновали зависимость всех респираторных заболеваний от загрязнения воздуха; они даже высказали предположение, что многие данные свидетельствуют о связи с загрязнением всей смертности от раковых заболеваний. Многие медики опасаются, что по мере увеличения стрессов окружающей среды на организм человека возникнут «неурядицы» с инфекционными болезнями, и не только вследствие понижения сопротивляемости организма, но и потому, что вирусы (которые, по мнению многих, участвуют в возникновении раковых заболеваний) и другие болезнетворные организмы становятся все более устойчивыми к процессам обработки воды и пищевых продуктов. Обработку воды и переработку отходов (которые до сих пор рассматривали порознь) следует объединить в единую восстановительную систему (см. разд. 3 этой главы и гл. 4, разд. 1).

2. ВИДЫ ЗАГРЯЗНЕНИЯ

Классификация загрязнений не менее сложна и запутана, чем классификация озер или других природных явлений (гл. 11, разд. 5). Широко распространены классификации по типам среды (воздух, вода, почва и т. п.) и по загрязняющим факторам (свинец, углекислый газ, твердые отходы и т. д.). О каждом из этих компонентов загрязнения могут быть и будут написаны толстые книги. Однако с точки зрения уменьшения загрязнения в целом (т. е. с экосистемной точки зрения) важно различать прежде всего два основных типа загрязнения.

К первому относятся стойкие (неразлагающиеся) загрязнения — вещества и яды, такие, как алюминиевые банки, соли ртути, фенольные соединения с длинной цепью, ДДТ, которые в естественной среде либо не разрушаются вовсе, либо разрушаются очень медленно. Иными словами, для этих веществ не существует природных процессов, которые могли бы их разлагать с такой же скоростью, с какой они вводятся в экосистему. Такие неразрушающиеся загрязнители не только накапливаются, но часто «биологически усиливаются» по мере прохождения в биогеохимических циклах и по пищевым цепям (концепция «биологического усиления» разъясняется в гл. 3, разд. 4). Кроме того, они могут образовать другие ядовитые вещества, соединяясь с другими веществами окружающей среды. Единственный возможный способ «очистки» от таких загрязнителей — это их изъятие или экстракция из системы жизнеобеспечения окружающей среды, что сопряжено с большими расходами. Подобное изъятие возможно в космических кораблях (см. гл. 20), но удаление многих таких загрязнителей из биосферы практически невозможно. Очевидное и разумное решение (которое, однако, легче сформулировать, чем выполнить) состоит в том, чтобы запретить выброс в окружающую среду таких веществ (или хотя бы контролировать его так, чтобы избежать токсичного уровня) или даже совершенно прекратить производство таких веществ (т. е. найти легко деградирующие заменители).

Второй тип — это загрязнители, разрушаемые биологическими процессами, такие, как бытовые сточные воды, которые легко разлагаются естественным образом или на городских станциях по очистке сточных вод, где естественные процессы разложения и восстановления усиливаются. Иными словами, к этой категории относятся вещества, для ко-



Фиг. 216. Влияние на экосистему загрязнений двух типов — нестойких органических (*I*) и стойких токсичных (*II*).
Объяснения — в тексте.

торых существуют естественные механизмы переработки. К ней же можно отнести тепло или термальное загрязнение, так как оно рассеивается естественным путем, во всяком случае в пределах, установленных общим тепловым бюджетом биосферы (гл. 3, разд. 1).

Проблемы с разрушающимися загрязнениями возникают тогда, когда их поступление в окружающую среду превышает ее способность разлагать или рассеивать их. Современные затруднения с обработкой сточных вод обусловлены в значительной степени тем, что города растут гораздо быстрее, чем очистные устройства. В отличие от загрязнения токсичными стойкими веществами проблема очистки загрязнений, поддающихся разложению, технически разрешима посредством сочетания механической и биологической обработки в полуестественных зонах переработки отходов (см. разд. 4 этой главы). Опять-таки существуют известные пределы общего количества органического вещества, которое может быть разложено на данной площади, а также всеобщее предельное ограничение для количества CO_2, освобождаемого в атмосферу (см. гл. 2, разд. 3, и гл. 4, разд. 2). Если мы не хотим перешагнуть за предельные возможности биосферы, то мы должны сохранить для каждого человека примерно 2 га биологически продуктивного пространства суши и пресных вод (плюс океаны), как было предложено в разд. 8 гл. 15.

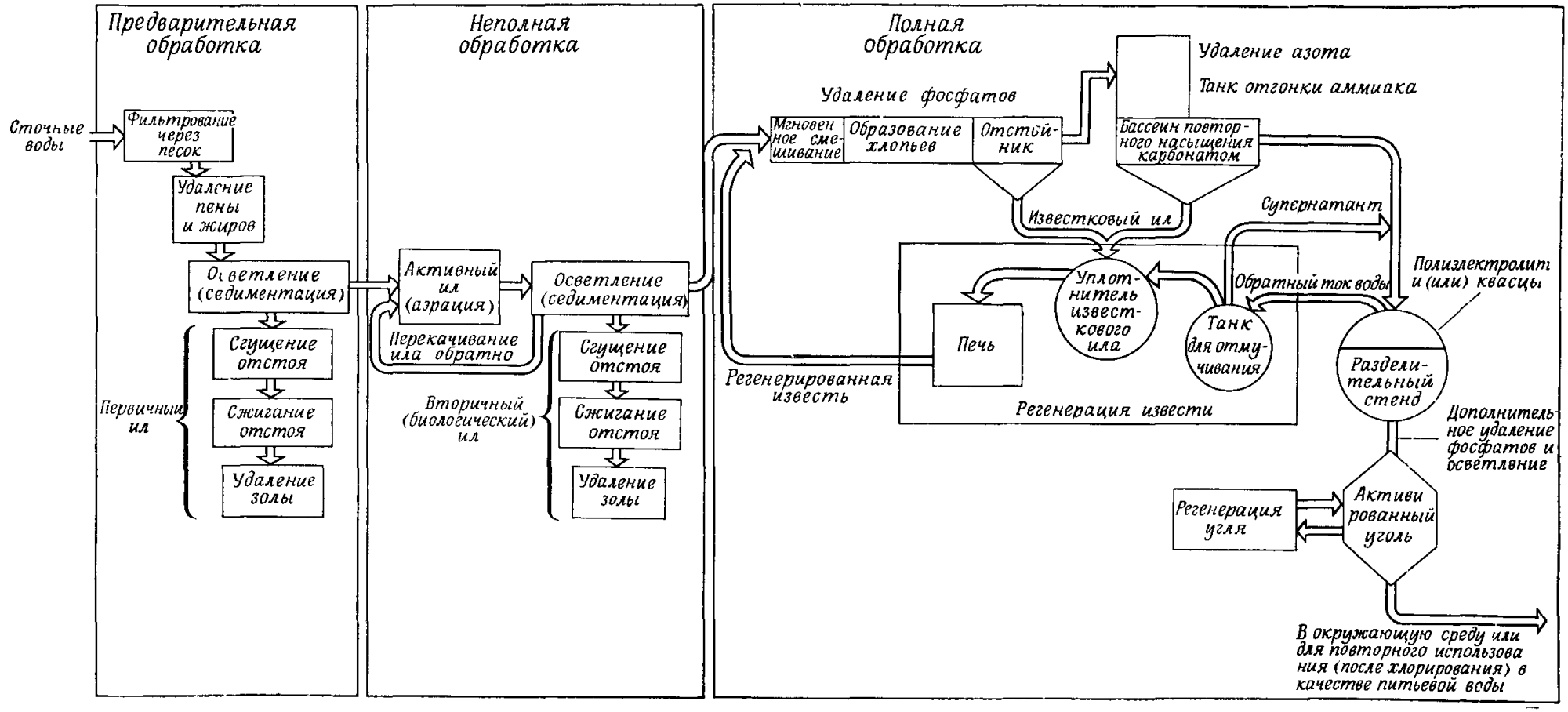
Различие в воздействии двух основных типов загрязнения на энергетику системы показано на фиг. 216. Нестойкие загрязнители, несущие энергию (органическое вещество), или питательные вещества (фосфаты, карбонаты и т. п.), повышают продуктивность экосистемы (см. гл. 3, разд. 3, и гл. 10, разд. 6), если поступают в умеренном количестве (кривая *I*). При повышении поступления до критического уровня часто возникают резкие колебания (например, в цветении водорослей), а дальнейшее увеличение поступления этих загрязнений приводит к стрессу — система в сущности оказывается отравленной «избытком благ». Быстрота, с какой в отсутствие должного контроля может произойти переход от хорошего к плохому, вносит дополнительные трудности в распознавание загрязнения и воздействие на него (это видно по тому, как круто кривая *I* идет вниз). В каких пределах эта модель применима, мы покажем в гл. 21. Кривая *II* на фиг. 216 показывает, что токсичные вещества с самого начала вызывают стресс и по мере увеличения их количества продуктивность подавляется все больше, однако и в этом случае при постоянном низком уровне их поступления в среду эффект будет трудно обнаружить.

3. ЭТАПЫ ПЕРЕРАБОТКИ ОТХОДОВ

Обычно принято делить обработку нестойких отходов на три стадии: 1) *предварительная (первичная) обработка* — механическое отсеивание и осаждение твердых веществ (которые сжигают или закапывают); 2) *неполная (вторичная) обработка* — биологическое восстановление органического вещества; 3) *полная,* или *окончательная (третичная) обработка,* которая состоит в химическом удалении фосфатов, нитратов, биогенных и других веществ. Полная трехстепенная обработка жидких отходов показана на фиг. 217. Как уже отмечалось (гл. 2, разд. 3), неполная обработка осуществляется в биологической системе, в которой микроорганизмы разлагают биологическое вещество таким же образом, как они делают это в почвах и донных осадках. Наиболее распространенная установка представляет собой систему с активным илом, которая при помощи насоса, обычно электрического, производит аэрацию и перемешивание. Другая система — это система с капельным фильтром, в которой жидкость после предварительной обработки течет под действием силы тяжести по камням или сочится по поверхности пластмассового лотка, образующего аэрируемый слой и напоминающего перекат естественной реки. Роль детритоядных беспозвоночных в таких системах микробного разложения обсуждалось на стр. 44. Систему вторичной обработки весьма полезно изучить на практике по экологии; в качестве руководства можно рекомендовать книгу Хокса (1963).

Предварительная и неполная обработка были недавно скомбинированы в очень компактной установке, которая особенно удобна для пригородов и небольших городков. Следует напомнить, что переработка в меньшем пространстве требует увеличения подводимой мощности (энергии) и более высокой квалификации обслуживающего персонала; любая неполадка сопровождается поступлением необработанных сточных вод в окружающую среду. Это вновь служит иллюстрацией принципа, согласно которому повышение сложности и эффективности в использовании пространства требует увеличения затрат энергии на «откачивание неупорядоченности» (гл. 3, разд. 1).

По стоимости сооружения и эксплуатации самыми дешевыми являются окислительные пруды. Это неглубокие водоемы (1—1,5 м глубины), устроенные так, чтобы поверхность соприкосновения с воздухом была максимальна. Отходы закачиваются на дно пруда, и водоросли, бурно



Фиг. 217. Три стадии обработки сточных вод и других органических отходов.

Многне крупные и мелкие города уже нмеют установки для предварнтельной (первнчной) обработкн; **большинство предполагает начать производить неполную** (вторнчную) обработку в блнжайшие годы. Полную (третичную) обработку необходимо ввестн как можно скорее, иначе крупные город захлебнутся своими собственнымн отбросамн.

растущие в верхней освещенной зоне, обеспечивают аэрацию. Эти пруды действуют как аэробно-анаэробные системы, подобно естественно плодородным лагунам (см. фиг. 166). Применение таких полуестественных устройств требует много места (около 0,5 га на обработку бытовых отходов 100 чел.) и разумного обращения. Производительность их можно повысить при помощи дополнительных устройств для механической аэрации. Такие пруды сейчас широко применяют для обработки бытовых сточных вод в пригородных районах, особенно в теплом климате. Эффективны они также для частичной обработки отходов бумажных и текстильных фабрик, фабрик, выпускающих пищевые продукты, и т. д. Несомненно, что такие пруды будут шире использоваться в будущем для переработки отходов с птицеферм и скотных дворов. В настоящее время эти отходы животноводства почти не обрабатываются, что является причиной очень серьезного загрязнения водных путей (вспомните, что на земле примерно в пять раз больше домашних животных, чем людей, если, так сказать, привести их к одному знаменателю; см. стр. 75). Следует подчеркнуть, что окислительные пруды производят не полную обработку, а превращение: органическое вещество-загрязнитель превращается в вещество водорослей и биогенные вещества, которые выносятся в естественную среду, где для них должно иметься адекватное пространство и возможность включения в пищевые цепи. Здесь напрашиваются такие решения, как сбор урожая водорослей на корм скоту или использование прудовых стоков для аквакультуры, ирригации и других полезных целей, но все это требует дальнейших исследований.

Даже после относительно полной вторичной обработки, сток еще, конечно, сильно загрязнен биогенными веществами (эвтрофицирован; см. гл. 5, разд. 1) и непригоден для прямого использования человеком. В то время как технология вторичной обработки достаточно развита, третичная обработка находится еще главным образом на стадии экспериментальных установок. Большинство городов все еще стремится к достижению адекватной вторичной обработки, тогда как им следовало бы добиваться полного восстановления путем третичной обработки. Тысячи мелких городов и пригородных районов не производят вообще никакой обработки или в лучшем случае производят только грубую первичную обработку. Как указывалось выше, отходы индустриализованного сельского хозяйства почти не обрабатываются (обзор сельскохозяйственного загрязнения см. Бреди, 1967). Человек рассчитывает, что третичную обработку произведет природа, и она могла бы делать это очень эффективно, если предоставить ей достаточно места. Осложнения начинаются после того, как пространство, необходимое для естественной обработки отходов, человек застроит городами, сельскохозяйственными и промышленными предприятиями, которые производят дополнительные загрязнения. В результате ему приходится прибегнуть к искусственной третичной обработке, которая в несколько раз дороже обычной вторичной обработки. Стефенс и Вайнбергер (1968) приводят сравнительную стоимость разных стадий обработки отходов:

Предварительная обработка	3—5 центов на 1000[1] галлонов
Неполная обработка	8—11 » » 1000 »
Полная обработка, удаление биогенных веществ	17—23 » » 1000 »
Полная обработка, получение питьевой воды	30—50 » » 1000 »

[1] 1000 галлонов равна 3785 л.

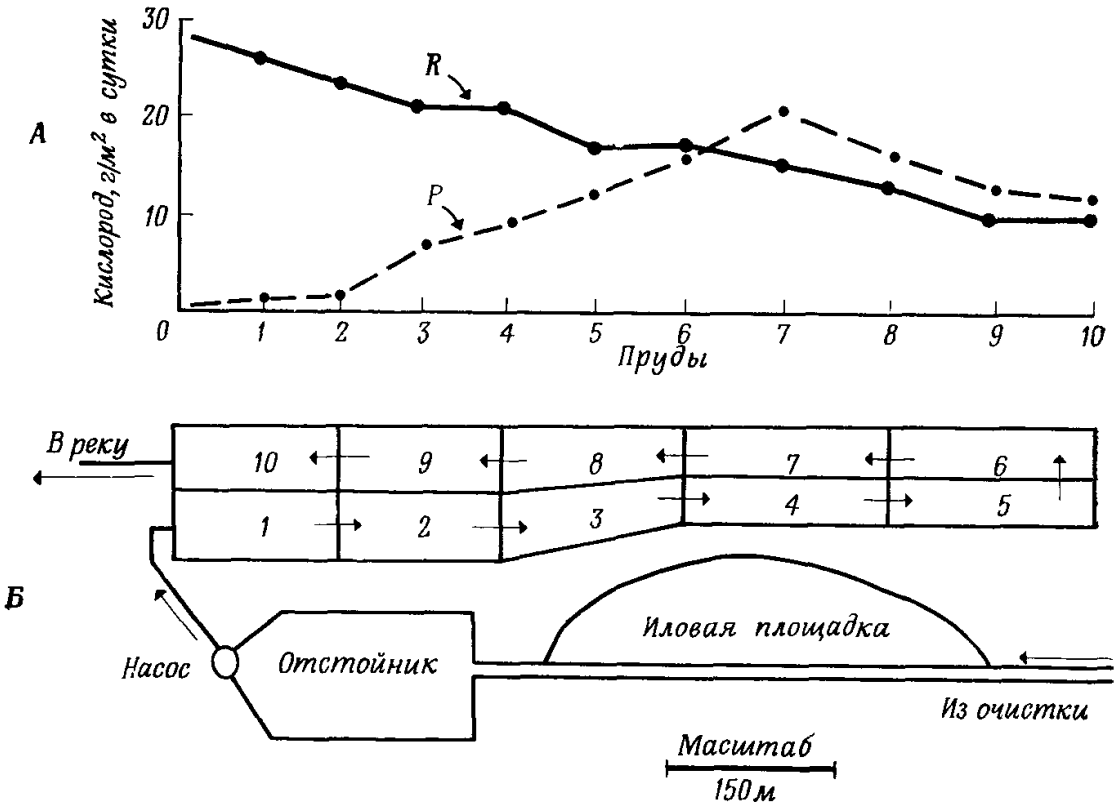
Нижние цифры соответствуют стоимости на крупных предприятиях, обрабатывающих по 100 млн. галлонов в день. Капиталовложения, требуемые для создания установок полной обработки, — порядка 25 млн. долл., а установка для неполной и предварительной обработки обходится в 20 и 10 млн. долл. соответственно. Производство питьевой воды путем полной обработки (полное восстановление) обходится дешевле, чем опреснение (в последнем случае 1000 галлонов стоит не менее 1 долл.) и может вскоре стать дешевле, чем доставка воды по трубам из удаленных источников. По качеству восстановленная вода была бы лучше той, которую пьют сейчас миллионы городских жителей.

В менее густонаселенных областях начинают проявлять все больший интерес к использованию для третичной обработки не только водных, но и наземных экосистем. Это разумно, так как площадь наземной среды обитания во много раз больше, чем поверхность пресноводных водоемов. Эксперименты, в которых участки земли орошали сточными водами от установки вторичной обработки при помощи разбрызгивателей, показали, что на востоке США это позволяет добавить по крайней мере 5 см в неделю такой воды к естественным осадкам, не изменяя качества грунтовых вод (см. Паризек и др., 1967; Кардос, 1967; Соппер, 1968; Бувер, 1968). Иными словами, фосфаты, нитраты и другие биогенные вещества, добавляемые в почву с такой скоростью, поглощаются растениями и почвой. Рост зерновых и пастбищных культур и молодых посадок леса при подобном «опрыскивании» биогенными веществами сточных вод также усиливался. Очевидно, такого рода земляной «фильтр» будет обладать большой долговременной емкостью, если удалять биогенные вещества, собирая урожай или путем выпаса. Однако результаты последних экспериментов со всеми типами орошения предостерегают, что при высоком уровне входа биогенные вещества или соли могут постепенно накапливаться. Эксперименты следует, вероятно, продолжать еще много лет, для того чтобы определить истинные возможности третичной обработки на различных типах водосборов. А до тех пор следовало бы исходить из того, что оптимальный ввод должен быть ниже того максимального ввода, который кажется допустимым по данным 3—5-летних экспериментов (гл. 3, разд. 4).

4. СТРАТЕГИЯ ОБРАЩЕНИЯ С ОТХОДАМИ И КОНТРОЛЯ НАД НИМИ

Человек располагает тремя возможностями избавления от отходов: 1) сбрасывание без всякой обработки в ближайшее подходящее место (воздух, река, озеро, почва, колодец или океан); 2) сбор и обработка в определенной ограниченной зоне обработки отходов, где созданы полуестественные экосистемы, такие, как окислительные бассейны, опрыскиваемые леса и земляные насыпи, которые выполняют бóльшую часть работы по разложению и восстановлению; 3) переработка в искусственных хемо-механических регенерационных системах. Первый путь основан на теории «разбавление — решение проблемы загрязнения»; он был и остается главным способом удаления отходов, используемым почти повсеместно. Промышленные предприятия и города обычно расположены вдоль водных путей, что облегчает сбрасывание сточных вод. Очевидно, что такая практика не может продолжаться и ее следует прекратить как можно скорее, чего бы это ни стоило.

Второй путь дает наиболее экономичный способ избежать всеобщего загрязнения окружающей среды достаточно разбавленными, но большими объемами отходов, которые так сильно ухудшили сейчас качество жизненного пространства человека и угрожают его здоровью. Если

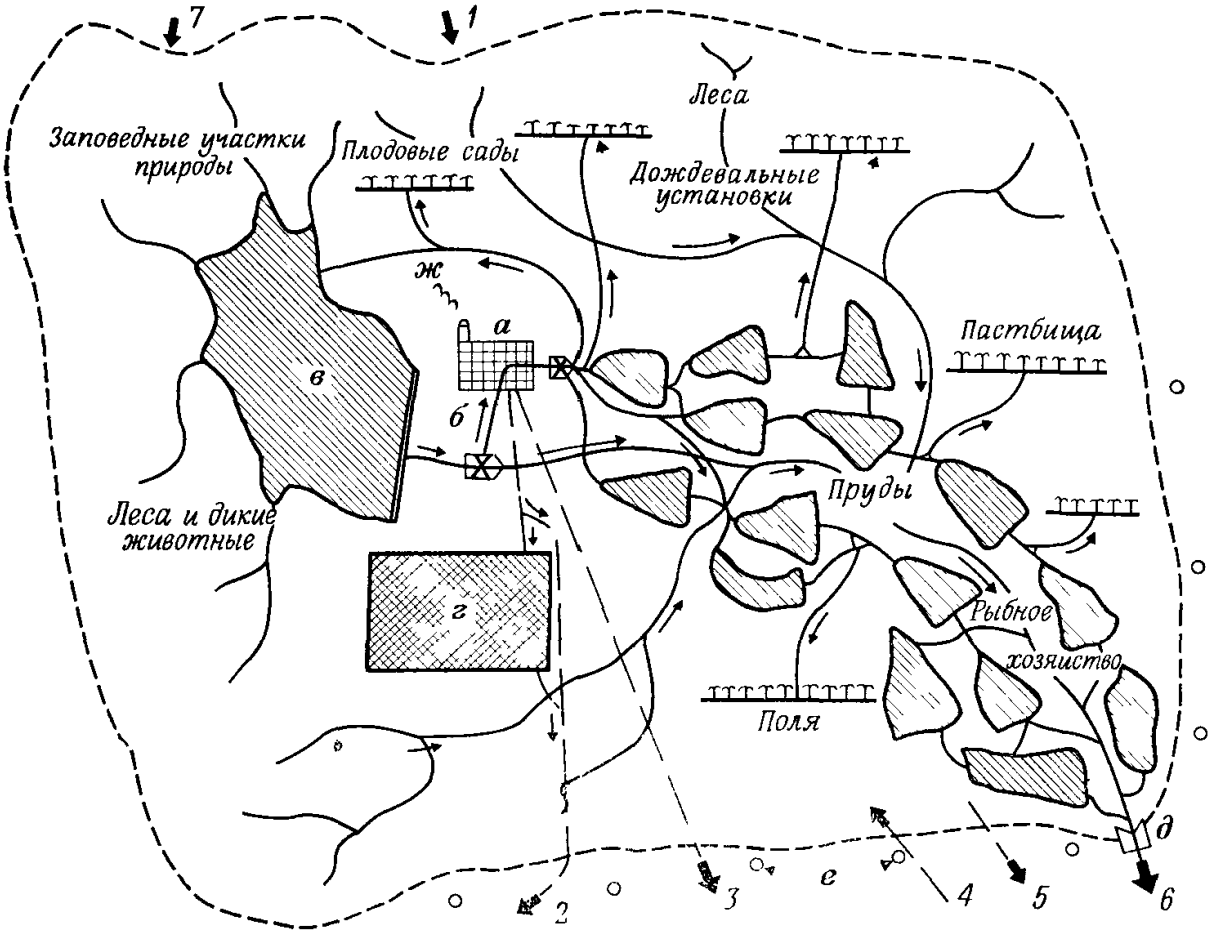


Фиг. 218. Обработка отходов от нефтеочистительного завода в Оклахоме довольно дешевым способом (Копленд и Доррис, 1964).

Сточные воды пускают через ряд соединяющихся бассейнов и прудов (*Б*). На графике (*А*) показано образование (*P*) и расходование (*R*) кислорода в каждом пруду. Видно, что «самопроектирующиеся» естественные сообщества прудов разлагают органическое вещество, и, когда вода доходит до 10-го пруда, откуда она сбрасывается в реку, соотношение между *P* и *R* вполне хорошее

мы будем оставлять большие площади для полуестественной обработки отходов, это позволит также сохранять ценное открытое пространство, которое не только улучшает качество окружающей среды вообще, но полезно и в других отношениях (производство пищевых продуктов и волокна, газообмен в атмосфере, места отдыха и т. п.). В плане городского района, описанном в гл. 15 (см. табл. 47 и фиг. 207), была предусмотрена обширная зона обработки отходов. Два примера устройства таких зон показаны на фиг. 218 (обработка отходов нефтеочистительного завода) и на фиг. 219 (гипотетический план обработки теплового и радиоактивного загрязнения от новой атомной электростанции). В обоих случаях вода, вытекающая из зоны обработки в общую среду обитания, не несет никаких загрязнений. Пруды для обработки отходов во многих случаях, по словам Г. Одума (1967 и 1970), «самоконструируются», приспосабливаясь к скорости поступления отходов. Как на их устройство, так и на уход за ними достаточно минимальных усилий со стороны человека. Другим компонентом зоны обработки отходов должны быть большие, хорошо спроектированные и эффективно управляемые земляные насыпи для удаления твердых отходов.

Если мы хотим пойти по разумному пути, предоставив природе значительную часть работы по удалению отходов, то следует оставлять обширные пространства суши и воды незанятыми, что, как уже указывалось, представляет собой одновременно одну из лучших мер предотвращения «переразвития», обсуждавшегося в гл. 15, разд. 8. Так, новые станции очистки нельзя строить по берегам рек или посреди перенаселенных районов, а следует размещать среди природных территорий, достаточно обширных для переработки разрушаемых отходов и для захоронения очень опасных отбросов (таких, как радиоактивные загрязне-



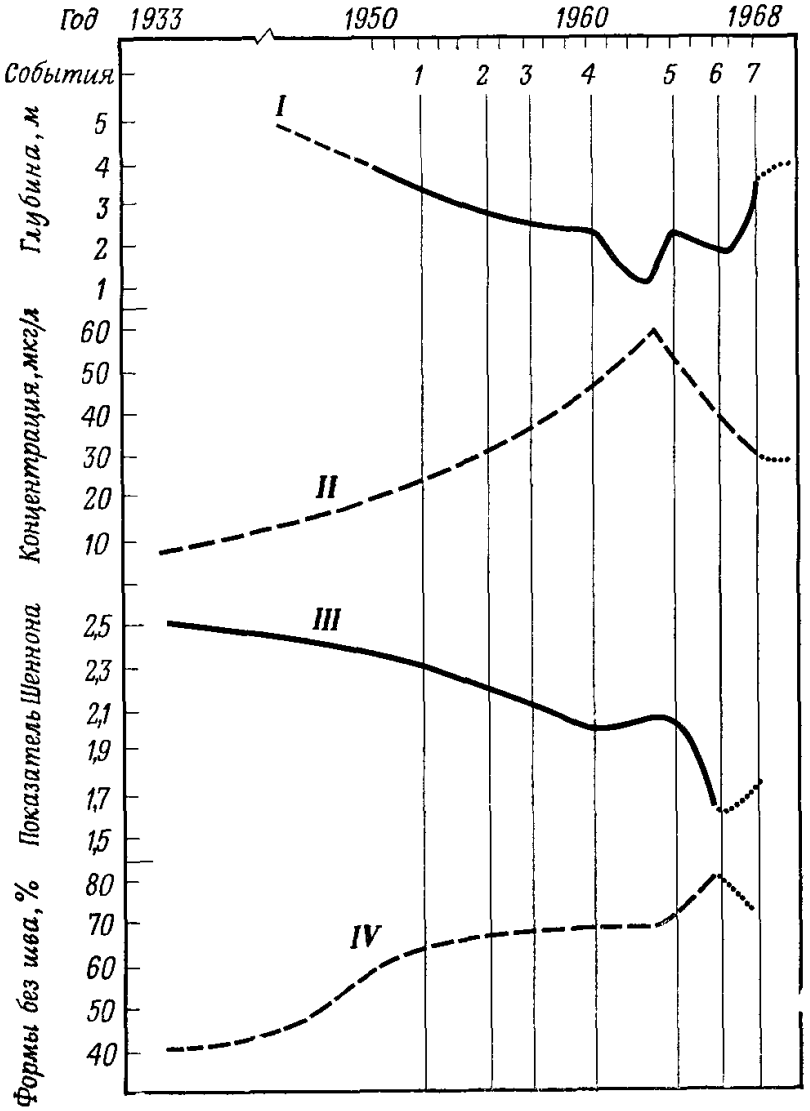
Фиг. 219. Схема зоны обработкн отходов для будущей атомной электростанции (*а*), расположенной в естественном водосборном бассейне (очерчен пунктиром).

Тепловые отходы (т е тепловое загрязненне) — вода, используемая для охлаждения реактора (*б*), вытекают нз большого накопительного бассейна *в* н полностью рассеиваются, испаряясь нз сети мелкнх прудов н систем дождевальных установок. Теплые пруды можно использовать для разведения рыбы, спортивного рыболовства и других видов отдыха и развлечений Орошенне наземных участков водосборного бассейна повышает урожай полезных лесных и сельскохозяйственных продуктов; в то же время вода, пройдя через наземные «живые фнльтры», вновь стекает в реки, пруды и попадает в грунт Слабоактивные и твердые отходы захороняются на специальных участках (*г*) Высокоактнвные отходы отработанного ядерного горючего вывозятся в спецнальные места захоронения радиоактнвных отходов, расположенные вне данной зоны. Состав речных и грунтовых вод и газов нз дымовых труб непрерывно регистрируется у плотнн (*д*), в спецнальных скважинах (*е*) и прн помощн специальных установок в трубах Благодаря такому контролю не допускается утечка загрязнений нз зоны Эта система имеет следующне основные входы и выходы (пронумерованные стрелки по краям схемы): *1* — поступление солнечного света и атмосферных осадков; *2* — выход радиоактивных отходов в захоронення; *3* — электроэнергня в города и т п; *4* — вход ядериого н прочего горючего; *5* — выход пищевых продуктов, волокна, чнстого воздуха и т п, *6* — сток чистой воды для сельского хозяйства, промышленностн н городов, *7* — использованне для отдыха, а также для обучення н научных исследований Площадь такой зоны обработки отходов зависнт от климата н рельефа местностн, а также от электрнческнх и другнх силовых установок, требующнх охлаждения Миинмальная площадь, необходимая для 100%-ной переработкн отходов (загрязнений), с учетом возможных аварнй и механнческнх поломок (см гл 17, стр 466) составит 400 га на электростанцию мощностью 2500 МВт В зоне обработкн отходов такой емкости можно было бы разместить также предприятня легкой промышленности Предприятия тяжелой промышленности следует размещать в пределах собственной зоны обработкн отходов

ния, кислоты и т. п.), которые никогда не должны попадать в общую среду обитания. В прошлом при проектировании городов предусматривали подходящее пространство площадью 20—40 га для зоны обработки отходов. Крупному промышленному комплексу для собственной установки по переработке отходов может потребоваться от 400 до 4000 га (см. подписи к фиг. 218 и 219, а также гл. 17, разд. 6). Восстановленная вода и извлеченные из отходов полезные материалы с избытком покроют стоимость земельного участка. Отделение промышленных предприятий и аэропортов от жилых районов целесообразно также потому, что при этом уменьшается шум (см. разд. 7 этой главы). Самыми большими препятствиями для такого рода «проектирования с природой» являются

разного рода правовые, экономические и политические препятствия. Если владельцы промышленных предприятий и местные власти не разрабатывают (или не могут этого делать из-за неадекватного законодательства) перспективных планов, то людям придется все чаще прибегать к самому дорогому и технически сложному третьему способу — искусственной переработке.

Для некоторых типов отходов, особенно в густонаселенных промышленных районах, необходимы, конечно, абиотическая обработка и восстановление. Механическая обработка представляет собой, вероятно, единственный способ избавления от некоторых компонентов загрязнения воздуха, которые необходимо задерживать (или сокращать их количество) у самого их источника. Если же это технически невозможно, то следует найти замену порождающим эти загрязнения процессам, потому что, как уже указывалось, очень скоро мы окажемся не в состоянии выдержать все последствия загрязнения. Если нас загонят в угол и мы будем вынуждены обратиться к дорогостоящей искусственной переработке отходов, подобной применяемой для ядовитых веществ, то кто



Фиг. 220. Обратимость антропогенной эвтрофикацин в озере Вашингтон (Эдмондсон, 1968; Стокнер и Бенсон, 1967).

Цнфры *1—7* вверху относятся к следующнм событням: *1* — восемь разных канализационных систем сбрасывают в озеро сточные воды; *2* — первое заметное цветение нежелательных водорослей (*Oscillatoria*); *3* — впервые отмечено летнее уменьшение кислорода в придонном слое (гиполимнионе); *4* — проведенне первого правительственного законопроекта о сточных водах (1960 г.); *5* — первый этап отведения стоков от озера (1963 г.); *6* — второй этап отведения стоков (1965 г.); *7* — отведены все сточные воды (1967 г.). Кривые отражают изменення 4 показателей: *I* — прозрачность; *II* — фосфатный фосфор; *III* — разнообразие днатомовых водорослей, *IV* — состав днатомовых водорослей (% эвтрофическнх форм). Дальнейшие пояснения — в тексте.

будет оплачивать все связанные с этим расходы? Для космических кораблей созданы изощреннейшие системы механической переработки отходов и регенерации воздуха и воды, но стоимость таких установок совершенно фантастична. Закончим мы этот раздел на оптимистической ноте. История озера Вашингтон — крупного водоема, вокруг которого расположился город Сиэтл со своими пригородами, — служит хорошей демонстрацией того, как можно перебороть тенденцию на снижение качества воды, подойдя к этой проблеме с широких позиций и объединив усилия города, области и страны. Изменение четырех показателей качества воды озера Вашингтон за период с 1933 по 1969 г. показано на фиг. 220. Два из этих показателей представляют собой важные физические характеристики воды, а два других относятся к разнообразию и составу диатомовых водорослей, входящих в фитопланктон (т. е. это показатели сообщества). В 50-х годах 11 муниципалитетов стали сбрасывать в озеро все увеличивающееся количество сточных вод, подвергнутых вторичной (неполной) обработке, что привело к усилению антропогенной эвтрофикации (т. е. обогащению воды биогенными веществами; см. стр. 25). Цветение водорослей и снижение содержания кислорода в гиполимнионе (см. стр. 79) послужили сигналом опасности и привлекли внимание широкой общественности. В результате принятых мер в 1963 г. около трети стоков отвели от озера, а к 1968 г. были отведены почти все стоки. Как показывает фиг. 220, восстановление качества воды в озере выглядит чрезвычайно эффектно: все четыре показателя резко изменились. Эдмондсон (личное сообщение) полагает, что за несколько лет озеро вернется к состоянию по меньшей мере 1930 года. Хотя в озере еще имеется много фосфатов и других биогенных веществ, они захороняются в осадках и таким образом исключаются из годового биогеохимического цикла. Важный аспект этого примера успешной ликвидации загрязнения состоит в том, что лимнологи Университета штата Вашингтон в течение многих лет проводили на озере фундаментальные исследования; поэтому тенденции и их причины были тщательно документированы. Если бы этих данных не было, то контрмеры могли бы начаться тогда, когда было бы уже слишком поздно (обратите внимание на резкое возрастание скорости ухудшения показателей между 1960 и 1963 г., которые указывают, что озеро следовало «спасать» именно в это время).

Наконец, следует отметить, что способ, использованный для снижения загрязнения озера Вашингтон, нельзя считать оптимальным: озеро спасли, отведя стоки в более крупный водоем — залив Пьюджет Саунд! Подлинное решение проблемы — это окончательная (полная) обработка отходов. Вряд ли нужно откладывать это решение до тех пор, когда человечество погубит океан. Как отметил Хеслер (1969), пример с озером Вашингтон показывает, что антропогенная эвтрофикация может быть обратимой (см. также гл. 9, разд. 1).

5. РЕГИСТРАЦИЯ И КОНТРОЛЬ ЗАГРЯЗНЕНИЯ

Успех мероприятий по уменьшению загрязнений зависит, конечно, не только от обработки и контроля, но также от эффективной регистрации и контроля (мониторинга) общего состояния окружающей среды, так чтобы мы точно знали, когда и где необходимо принять меры и какие именно. Контроль осуществляется в двух основных формах: 1) прямое измерение концентрации загрязнителей или ключевых веществ, таких, как кислород, содержание которых при загрязнении уменьшается; 2) использование биологических показателей, которые могут быть очень разными — от микробиологических методов и измерений БПК (см.

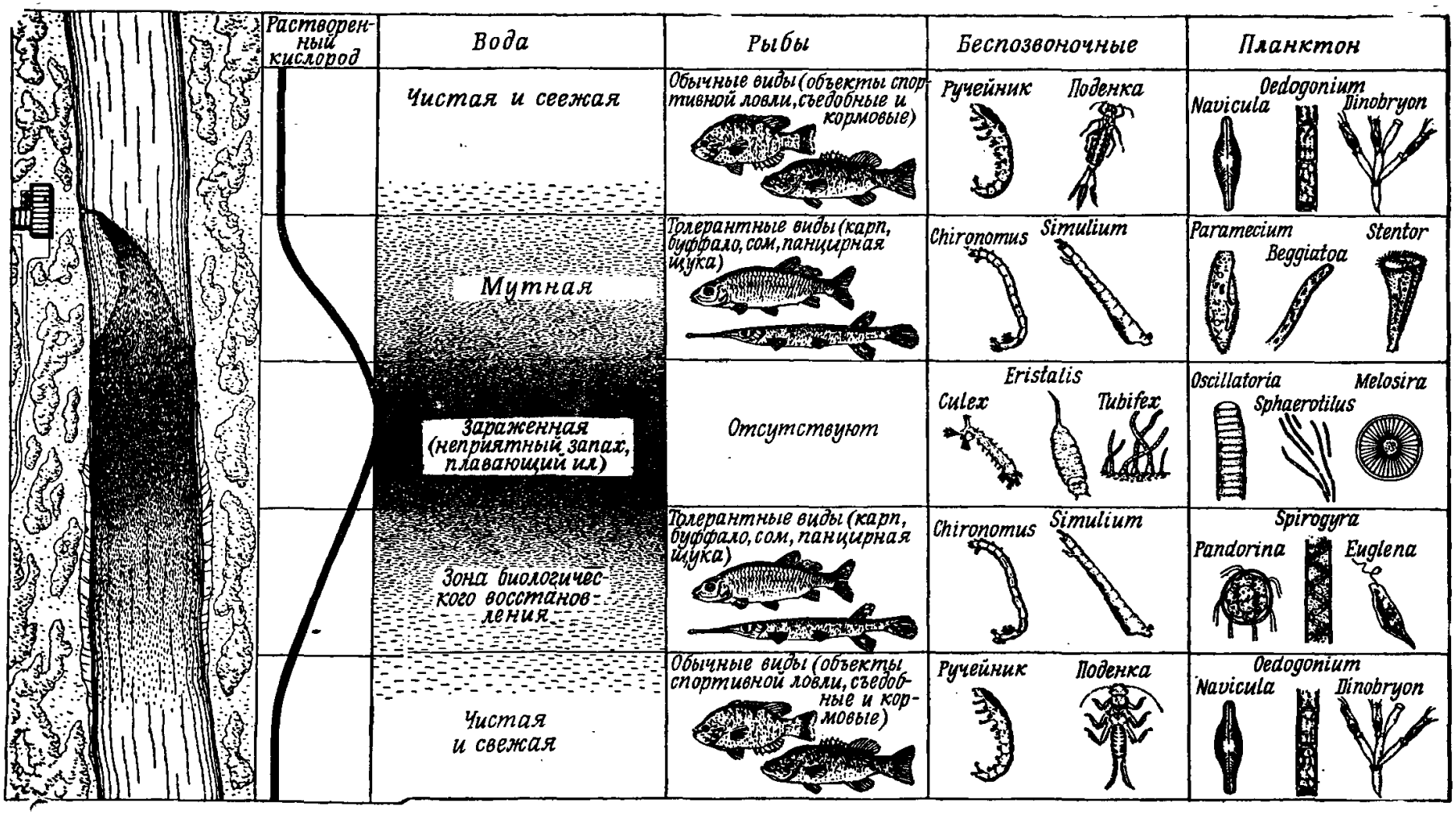
стр. 25) до индикаторов для целых сообществ, обсуждавшихся в гл. 5 (разд. 6) и в гл. 6 (разд. 4).

В качестве примера контроля первого типа можно указать на непрерывную регистрацию загрязнения воздуха над большими городами Калифорнии. Сейчас это осуществляется при помощи датчиков, смонтированных на самолете, которые ежедневно измеряют и регистрируют концентрации SO_2, NO_2, CO и других загрязнителей над большой областью. Во многих городах показатели загрязнения воздуха входят в сводки погоды. Уже отмечалась необходимость контроля содержания в атмосфере двуокиси углерода в глобальном масштабе. Биологические показатели широко используются для контроля загрязнения воды. В дополнение к показателям разнообразия (фиг. 67) и обычным индикаторным видам (фиг. 221) существует много полезных показателей функционирования сообщества, например: отношение P/R (фиг. 218), отношение хлорофилла к биомассе бактерий (гл. 6, разд. 4), средний размер организмов (при загрязнении мелкие организмы преобладают над крупными; см. Оуглсби, 1967; Менхиник, 1964), содержание гемоглобина в биомассе животных как показатель снижения содержания кислорода, количество пигмента сине-зеленых водорослей как показатель углеводного загрязнения и многие другие показатели, которые следует тщательно изучить. Очень часто сообщество может дать больше «информации» о тотальных эффектах загрязнения, чем измерение отдельных факторов. Важная экологическая задача — найти способы быстрого «прочтения» этой информации.

Химический подход к этой проблеме рассмотрен в отчете Американского химического общества за 1969 г. «Химическая основа очистки нашей среды обитания», биологический подход — в книге «Биология загрязнений водоемов», изданной под редакцией Макхентена (1969).

6. ЗАКОНОДАТЕЛЬСТВО ОБ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЕ

Самое слабое звено в стратегии борьбы с загрязнением, так же как и в планировании использования земель, — неадекватная правовая защита качества окружающей среды и потребителя. Как говорилось в гл. 9, один из основных принципов, лежащих в основе развития экологических систем, — это распределение энергии в системе. Когда система молода, основной поток энергии направлен на *продукцию,* т. е. на рост и на построение сложной структуры, но по мере приближения плотностей популяций к уровню насыщения экологическая система созревает в том смысле, что все бóльшая часть доступной энергии расходуется на *поддержание* созданных раньше сложных структур. До сих пор наибольшее экономическое благоприятствование и защита со стороны закона предоставлялись тем, кто производит, строит, загрязняет и эксплуатирует природные богатства. Это, конечно, вполне рационально для ранних стадий цивилизации, так как человек, для того чтобы выжить, должен до некоторой степени подчинить себе и модифицировать окружающую среду. Теперь же очевидно, что по меньшей мере такие же преимущества следует предоставлять тем людям, профессиям и производствам, которые поддерживают качество человеческого существования; выживание в будущем зависит от того, удастся ли найти равновесие между человеком и природой в мире ограниченных ресурсов. Это не значит, что человек должен вернуться назад к природе, но это значит, что он должен вернуться к некоторым разумным «старомодным» обычаям, как например, сдача пустой посуды, хождение пешком и человеческая забота о своих соседях. Некоторые вещи, например посуда одноразового пользования, которые мы еще считаем «прогрессивными», оборачивают-



Фиг. 221. Загрязнение реки необработанными сточными водами и последующее восстановление качества воды — как это отражается в изменении биотического сообщества.

Когда количество растворенного в воде кислорода уменьшается (левая кривая), рыбы исчезают и в зоне наибольшего разложения органики остаются только те организмы, которые способны получать кислород с поверхности (как личинка комара *Culex*) или устойчивы к низкой концентрации кислорода. Когда бактерии разложат все попавшее в реку вещество, река возвращается в нормальное состояние. (По Элиассен, Сайтифик Американ, т. 186, № 3, март 1952 г.)

ся оскорблением для человека и природы. Если мы сумеем произвести поворот в другую сторону, то основы экономического развития сместятся от эксплуатации к восстановлению, от выбрасывания прочь к повторному использованию, от количества к качеству. Существующие сейчас в отдельных государствах законы об окружающей среде совершенно неадекватны, а международное законодательство просто отсутствует, несмотря на очевидную потребность защиты атмосферы и океана. Сейчас нет более важного дела, чем законодательство об окружающей среде; сегодня в этой области открываются неограниченные возможности для молодежи, желающей посвятить себя этой деятельности.

В интересной книге, озаглавленной «Управляя природой», Мерфи (1967) отмечает, что одних только запретов и правительственных мероприятий недостаточно, чтобы избежать загрязнения; необходимо ввести в действие также экономические и правовые рычаги. Он касается таких вопросов, как налоги на отходы, стоимость интернационализации производства с включением затрат как на собственно производство, так и на обработку и восстановление отходов, уменьшение налогов с предприятий, где удаление отходов предусмотрено заранее, и других мер, предусматривающих поощрение действий, соответствующих интересам общества (см. также Хардин, 1968, и Крауэ, 1969).

7. НЕКОТОРЫЕ СПЕЦИАЛЬНЫЕ ПРОБЛЕМЫ

Загрязнение воздуха

В табл. 58 приведены данные о загрязненности воздуха в США (по состоянию на 1966 г.). Таблица дает представление лишь об *относительной важности* разных видов и источников загрязнения, так как *абсолютные количества* возрастают из года в год. Предполагается, что загрязненность будет возрастать еще по крайней мере в течение 20 лет, т. е. положение ухудшится, прежде чем оно начнет улучшаться (если улучшение наступит).

Хотя общегосударственный и глобальный аспекты загрязнения достаточно серьезны (см. Зингер, 1969), в данный момент наибольшую

ТАБЛИЦА 58

Относительное загрязнение воздуха в США[1]

	Абсолютные количества, 10^6 т в год	Относительные количества, %		Абсолютные количества, 10^6 т в год	Относительные количества, %
Загрязнители			Источники загрязнения		
Окись углерода	65	52	Транспорт	74,8	59,9
Окислы серы	23	18	Промышленность	23,4	18,7
Углеводороды	15	12	Производство электроэнергии	15,7	12,5
Твердые частицы	12	10	Повышение температуры окружающей среды	7,8	6,3
Окислы азота	8	6	Уничтожение отходов	3,3	2,6
Другие газы и пары	2	2			
			Всего	125,0	

[1] По данным из отчета Национальной Академии наук «Контроль и переработка отходов» (1966).

озабоченность вызывают локальные повышения концентрации над такими городами, как Токио, Лос-Анжелес, Нью-Йорк, образующиеся во время температурных инверсий (т. е. когда загрязненный воздух зажат верхним теплым слоем, что предотвращает вертикальный перенос загрязнений).

Как уже говорилось в начале этой главы, загрязнение воздуха представляет собой сигнал отрицательной обратной связи, который может спасти индустриальное общество от гибели, потому что: 1) это ясный сигнал об опасности, предупреждающий о необходимости «рассредоточить» промышленное использование энергии; 2) вклад в загрязнение вносит каждый из нас (управляя автомобилем, используя электроэнергию, покупая ту или иную вещь и т. п.) и каждый страдает от него, так что не на кого свалить вину; 3) решение может быть найдено в результате изучения проблемы в целом, так как попытки борьбы с отдельными источниками и видами загрязнения как с частными проблемами не только не эффективны, но и могут привести к превращению одной категории загрязнения в другую.

Загрязнение воздуха служит также прекрасным примером синергизма (гл. 4, разд. 1): некоторые загрязнители реагируют друг с другом в окружающей среде и образуют вторичные загрязнения, что еще более осложняет проблему. Например, два компонента выхлопных газов, соединяясь в присутствии солнечного света, образуют новые и даже еще более ядовитые вещества, известные под названием «фотохимического смога»:

$$\text{Окислы азота} + \text{Углеводороды} \xrightarrow{\text{УФ}} \text{Пероксиацетилнитрат (ПАН) и Озон } (O_3)$$

Оба вторичных вещества обладают слезоточивым действием, а также раздражающим действием на дыхательные пути человека; кроме того, они крайне токсичны для растений: озон усиливает дыхание листьев, что приводит к гибели растения от истощения, а ПАН блокирует «реакцию Хилла» в фотосинтезе, и растение гибнет от недостаточной интенсивности синтеза питательных веществ (см. Тейлор и др., 1961, и Даджер и др., 1966).

Первыми жертвами становятся нежные культурные растения; дело дошло до того, что вблизи больших городов нельзя стало выращивать некоторые сельскохозяйственные культуры и плодовые деревья. Другие фотохимические загрязнители, относящиеся к группе многоядерных ароматических углеводородов, известны своими канцерогенными свойствами.

Еще один опасный синергизм возникает при адсорбировании SO_2 (который в норме уносится прочь и окисляется в атмосфере) на частичках загрязнения (пыли, золе и т. д.), после чего, попадая на влажные ткани (например, на слизистую дыхательных путей) или вступая в контакт с капельками влаги, он превращается в серную кислоту! Такое «кислотное» загрязнение опасно не только для здоровья; оно, кроме того, вызывает коррозию металлов и известняка, принося огромные убытки.

Существует еще один синергизм — между курением и загрязнением воздуха. Загрязнение воздуха в городе, отравляя кровь окисью углерода, наносит некурящему человеку такой же вред, как и выкуривание курильщиком пачки сигарет в день (см. Голдсмит и Ландау, 1968). Согласно Лейви и Сескину (1970), вероятность заболевания раком легких для горожанина-курильщика в 10 раз выше, чем для некурящего сельского жителя.

Для получения дополнительной информации о загрязнении воздуха см. отчет AAAS за 1965 г. (Диксон 1965 и Стерн 1968).

Инсектициды

Объективное представление об очень противоречивом предмете борьбы с вредителями может дать рассмотрение того, что Уильямс (1967) назвал «тремя поколениями пестицидов»: 1) пестициды растительного происхождения и неорганические соли (арсенаты и т. п.); 2) поколение ДДТ (хлорорганические, фосфорорганические и другие ядохимикаты с широким спектром действия); 3) гормоны (биохимические препараты с узким спектром действия) и биологические методы борьбы (паразиты и т. п.), которые осуществляют строго направленное воздействие, не отравляя всю экосистему.

Первое поколение инсектицидов могло удовлетворить наших дедов: фермы были небольшими и производили разнообразные продукты, рабочей силы было много и сами способы ведения сельского хозяйства не допускали массовых вспышек вредителей и болезней. ДДТ и другие инсектициды с широким спектром действия не просто возвестили о наступлении эры индустриального сельского хозяйства; считалось, что они раз и навсегда «решают» все проблемы вредителей. Увы, именно этот оптимизм частично повинен в тех тяжелых последствиях, которые повлекло за собой почти бессмысленное насыщение пестицидами окружающей среды, которая до такой степени загрязнена этими длительно действующими (т. е. очень медленно разлагающимися) ядовитыми веществами с широким спектром действия, что теперь мы вынуждены отказаться от многих из них. Сигналы об энтомологической опасности (вспышки вредителей, вызываемые опрыскиванием) раздались еще в 50-х годах (см. Соломен, 1953; Риппер, 1956), но остались без внимания; они вызвали сенсацию лишь в 1962 г., когда вышла знаменитая книга Р. Карсон «Безмолвная весна». Подробное исследование Никольсона, Грезенды и др. (1964) показало, как в результате бесконтрольного применения пестицидов оказался зараженным целый водосборный бассейн. И наконец, сейчас собраны фактические данные о коварном влиянии ДДТ и других хлорсодержащих углеводородов на нервную и эндокринную системы позвоночных, в том числе и человека (см. стр. 99). При ретроспективном взгляде оказывается, что в непрерывной войне человека с насекомыми и другими конкурентами хлорорганические соединения дают только временную передышку и что их нужно постепенно заменить другими, экологически более разумными мерами. Тем временем эти вещества породили одну из самых серьезных проблем загрязнения, которую Верстер (1969) излагает примерно следующим образом.

Хлорсодержащие углеводородные инсектициды, которые являются сейчас одними из самых распространенных в мире синтетических соединений, загрязнили существенную часть биосферы. Они разносятся с воздухом и водой. Их широкое распространение по земному шару объясняется их хорошей растворимостью и химической стойкостью, а в особенности — способностью адсорбироваться на органических веществах; последнее свойство облегчает их перенос и способствует накоплению при передаче по пищевой цепи — от растений к растительноядным, а от них — к хищникам. Широкий спектр действия свидетельствует о потенциальной способности этих инсектицидов оказывать влияние на самые различные организмы. Хлорсодержащие углеводороды серьезно нарушили биотические сообщества во многих частях земного шара. Было показано, что они нарушают личиночное развитие многих ценных съедобных организмов, обитающих в воде, и подавляют фотосинтез морского фито-

планктона (что может привести к нарушению газового баланса атмосферы). Хотя прямое влияние этих веществ на эндокринную систему человека еще не показано, их концентрации в тканях человека уже достаточно велики, чтобы такие эффекты были возможны; не исключена возможность возникновения в будущем злокачественных новообразований и вредных мутаций (они были получены у лабораторных животных), особенно если не принимать никаких мер для контроля этих потенциально опасных соединений.

Как было отмечено в гл. 7 (разд. 10), имеется фундаментальное различие между контролируемым применением неспецифических ядовитых веществ на полях, когда причины и эффекты известны, и широким применением этих же самых веществ в лесах и в других природных или полуприродных областях, где их общий эффект неизвестен и вероятность просчета очень велика. Уровень загрязнения пестицидами сильно повысило опыление ими с самолетов целых ландшафтов без непосредственной необходимости. Другие «непредвиденные» проблемы возникают из-за того, что новые пестициды испытывают (очень часто поверхностно) на отдельных организмах, а затем без дальнейших испытаний применяют их на уровне экосистемы. Если препарат убивает в лаборатории насекомых и не убивает лабораторных крыс, это не значит, что он безопасен при применении в природе. Это служит еще одним примером осложнений, возникающих из-за того, что специалист в области сельского хозяйства и экономики не представляет себе разницы между популяцией и экосистемой. В качестве примера экологических исследований, в которых «морской свинкой», или объектом экспериментального испытания, служит экосистема, можно привести работы Барретта (1968) и Мелони (1968).

Браун (1961) дал объективный обзор четырех программ массовой борьбы с насекомыми. В качестве положительного примера описана очень успешная борьба с плодовой мушкой путем разумного применения ядохимикатов, которому предшествовало тщательное научное изучение. Другая крайность (отрицательный пример) — кампания по истреблению завезенного красного муравья (*Solenopsis*). Она служит примером: 1) применения массового опыления после весьма поверхностного изучения и 2) неправильных действий комиссии федерального правительства, которая руководствовалась преимущественно политическими мотивами, не считаясь с мнением авторитетных ученых. Несколько миллионов долларов было затрачено на массовое опыление с самолетов в соответствии с теорией, что бомбардировка со сплошным поражением даст возможность уничтожить это насекомое раз и навсегда. В результате таких крайних мер численность муравьев несколько снизилась, хотя ни о каком полном истреблении не может быть и речи, а тем временем тяжело пострадали дикие популяции водных и наземных организмов. Трагизм ситуации состоит в том, что если бы обеспечить каждого землевладельца средствами для борьбы с этим муравьем или провести местные кампании по борьбе с ним в тех районах, где это было необходимо, то можно было бы добиться лучших результатов и притом с меньшей опасностью для окружающей среды.

По мере отказа от массового применения длительно действующих ядовитых веществ с широким спектром действия становится очевидным, что стратегия борьбы с вредителями будет все в большей степени прибегать к так называемым *интегральным мерам борьбы* (см. Смит и Рейнольдс, 1966; Смит и ван ден Босх, 1967; Чент, 1966 и 1969; Кеннеди, 1968, и Симпозиум ФАО «Интегральные меры борьбы с вредителями»). Идея интегральной борьбы состоит в координированном использовании всего арсенала методов борьбы: старомодных, но полных здравого смыс-

ла агротехнических приемов, разумного применения нестойких, или «короткоживущих», химических пестицидов и широкого применения методов, имитирующих методы самой природы, т. е. биологических мер борьбы (см. обзор под редакцией Килгора и Даутса, 1967), а также третьего поколения пестицидов, упомянутых в начале этого раздела. В арсенале интегральной борьбы имеются следующие виды оружия:

1) хищники — такие, как высокоэффективные божьи коровки и сетчатокрылые против сельскохозяйственных вредителей или жуки против сорняков (см. Хаффекер, 1958);
2) паразиты — например, наездники-хальциды, очень успешно снижающие численность некоторых важных вредителей;
3) специфичные для данного вредителя возбудители болезней — вирусы и патогенные бактерии;
4) растения-приманки — выращивание малоценных культур для отвлечения вредителей от ценных посевов (Стерн и др., 1969);
5) севооборот и разнообразие культур;
6) химическая или радиационная стерилизация (см. гл. 17, разд. 2).
7) гормональные стимуляторы — такие, как ювенильные гормоны, которые препятствуют завершению цикла развития у насекомых (Уильямс, 1970);
8) феромоны (половые аттрактанты) и другие биохимические препараты, регулирующие поведение вредителей (гл. 2, разд. 3);
9) нестойкие химические инсектициды — фосфорорганические и другие;
10) селекция сельскохозяйственных культур на устойчивость к болезням и вредителям, а не только на кратковременную урожайность как таковую.

Можно с уверенностью сказать, что постоянная бдительность, исследование и подготовка специалистов являются частью «откачивания беспорядка» в агроэкосистеме. Проблему эту нельзя и никогда нельзя будет решить «одним махом». Обзоры по пестицидам см. Мур (1966), Рэдд (1964) и Мрак (1969).

Гербициды[1]

Гербициды, как и новейшие пестициды, впервые начали широко применять вскоре после второй мировой войны. Сначала их использовали для расчистки полос отчуждения линий электропередач, затем для расчистки полос отчуждения железных и шоссейных дорог, для борьбы с сорняками в сельском и лесном хозяйстве и, как это ни печально, для уничтожения посевов и дефолиации лесов во время военных действий. Гербициды оказались весьма ценными при избирательном применении в сельском хозяйстве и лесоводстве, однако эффективность их при неизбирательном применении, особенно при сплошном опылении обширных площадей, влияние которого на структуру экосистемы точно предсказать невозможно (параллель со злоупотреблением пестицидами), вызывает все больше сомнений. Установлено, что по меньшей мере 20 млн. га полос отчуждения в США подвергались обработке гербицидами от 1 до 30 и более раз (Эгглер, 1968). Хотя иногда такие опыления и необходимы, в большинстве случаев они носят настолько неселективный характер, что их нельзя оправдать ни с экономической, ни с экологической точки зрения.

Гербициды делят в общем на две групы в зависимости от способа их действия. К первой группе, в которую входят такие препараты, как

[1] Этот раздел написан У. Одумом.

монурон и симазин, относят гербициды, нарушающие фотосинтез, так что гибель растения наступает в результате нехватки энергии. Ко второй группе относятся широко используемые 2,4-Д (2,4-дихлорфеноксиуксусная кислота) и 2,4,5-Т (2,4,5-трихлорфеноксиуксусная кислота). Механизм действия этих веществ до конца не известен. Они обладают двумя связанными, но не идентичными эффектами: дефолиационным и системным. Странным образом в низких концентрациях эти вещества препятствуют опаданию плодов и листьев и применяются с этой целью в сельском хозяйстве. В высоких же концентрациях они вызывают цепь реакций, приводящую к ослаблению связей между клетками отделительного слоя, лежащего в основании черешка, что приводит к опадению листьев. Такая простая дефолиация сама по себе обычно не убивает растение, и в норме за ней может последовать регенерация. У некоторых растений, однако, возникают дополнительные эффекты, выражающиеся в резком ускорении клеточного деления во флоэме, что вызывает блокаду транспорта питательных веществ и образование опасных повреждений. У таких восприимчивых растений шансов на выздоровление мало. Широколиственные травянистые растения особенно восприимчивы к 2,4-Д, тогда как 2,4,5-Т и смесь 2,4-Д и 2,4,5-Т особенно сильно действуют на деревянистые растения.

Влияние 2,4-Д и 2,4,5-Т на экосистему изучено плохо. По-видимому, они способны изменять растительные сообщества и оказывать косвенное воздействие на растительноядных и хищников. Сведения об их влиянии на водные экосистемы и почвенные микроорганизмы скудны. Их непосредственная токсичность для животных, по-видимому, невелика. Однако при производстве 2,4,5-Т образуется и часто присутствует в конечном продукте 2,3, 6, 7-тетрахлордибензо-*п*-диоксин, обычно называемый просто «диоксином». Это вещество даже в очень низких концентрациях обладает тератогенным действием, т. е. вызывает уродства плода. Кроме того, при участии этого вещества образуются тяжелые поражения кожи у рабочих, занятых производством 2,4,5-Т. Ввиду всего этого 2,4,5-Т считается опасным веществом, если не гарантировано отсутствие в конечном продукте диоксина. Кроме того, пока еще не известно, не может ли произойти образования диоксина из 2,4,5-Т или промежуточных продуктов его расщепления при тепловом воздействии (лесной пожар) или в процессах метаболизма.

В совокупности инсектициды и гербициды — это мощные «наркотики» для экосистемы, так как они модифицируют функции жизненно важных систем — консументов и продуцентов. Сейчас считается, что применение этих веществ может происходить только под руководством квалифицированных специалистов, имеющих официальные удостоверения, подобно тому как это обстоит с лекарственными препаратами, используемыми при лечении людей.

Шумовое загрязнение

Шумовое загрязнение представляет собой еще одну серьезную угрозу качеству среды обитания человека. Если определить шум как «нежелательный звук», то шумовое загрязнение — это нежелательные звуки, «выбрасываемые» в атмосферу без учета возможных вредных последствий. Термин «шум» применяется также в электронике и связи для обозначения нарушений, которые препятствуют связи. Этот шум возрастает по мере увеличения сложности и информационной емкости систем всех видов. Так возникла новая проблема «электронного загрязнения», которая все возрастает по мере развития радиосвязи. Поэтому в самом широком смысле шумовое загрязнение — еще один «непредвиденный про-

счет», порождаемый чрезмерной концентрацией промышленных предприятий.

Как сейчас стало ясно, сильный шум, вызываемый, например, многими промышленными установками и самолетами, продолжаясь долгое время, не просто беспокоит человека (и, вероятно, других позвоночных), но и постепенно ухудшает слух. Даже сравнительно несильный шум, например шум толпы, шум транспорта или звуки радио, мешает разговору людей, вызывает эмоциональный и поведенческий стресс и нарушает «домашний покой», который необходим человеку. В соответствии с этим звук нужно рассматривать как потенциально серьезный загрязнитель и сильную угрозу «здоровью» окружающей среды. Поэтому измерение, уменьшение, регуляция и ограничение в законодательном порядке шумового загрязнения следует поставить в один ряд с мероприятиями, которые проводятся по борьбе с «химическими» компонентами загрязнения воздуха.

Единицей измерения громкости звука служит децибел (дб). Это не абсолютная, а относительная единица, основанная на использовании логарифма отношения данной интенсивности звука (I) к пороговой интенсивности (I_0); за этот порог принимается интенсивность, соответствующая звуковому давлению в 0,0002 мкбар (0,0002 дины на 1/см^2) или мощность около 10^{-16} Вт. Первоначально считалось, что это минимальная интенсивность, воспринимается человеческим ухом.

Величину $\lg \frac{I}{I_0}$ называют громкостью звука, выраженной в белах. Основной единицей служит децибел, т. е. 0,1 бела. Таким образом, звуки громкостью 10, 20 и 100 дб превышают порог слышимости соответственно в 10, 100 и 10^{10} раз. Важно помнить, что эта шкала логарифмическая!

Человек воспринимает звуки с частотой от примерно 20 до 20 000 Гц (колебаний в секунду) и интенсивностью от 0 до более чем 120 дб (при такой интенсивности звук вызывает болевые ощущения); диапазон интенсивности составляет 10^{12}. Обычный разговор, который ведется на частотах 250—10 000 Гц, происходит при интенсивности 30—60 дб, тогда как шум взлетающего реактивного самолета может превышать 160 дб. Влияние на человека меняется в зависимости от частоты или высоты звука. Считается, что при одном и том же уровне звукового давления более высокие звуки кажутся «громче», чем более низкие звуки. Например, шум от реактивного самолета интенсивностью 100 децибел воспринимается большинством людей как вдвое более сильный и неприятный, чем шум от винтового самолета, имеющий такую же интенсивность. В первом случае в области высоких частот сосредоточено больше звуковой энергии.

Воспринимаемая людьми громкость выражается в единицах, называемых фонами. Это также относительная единица — 1 фон соответствует звуку интенсивностью 40 дб при частоте 1000 Гц; звуки интенсивностью 40 дб на частоте 5000 Гц кажутся вдвое громче, и, таким образом, эту громкость оценивают в 2 фона. По этой шкале 50 фон и выше при любой частоте слишком громки для комфорта. В общем интенсивность 50 дб (10—50 фон в зависимости от частоты) можно рассматривать как пороговый уровень, превышение которого небезопасно для уха. Значительно более слабый, чем этот физически опасный, уровень шума оказывает более тонкие воздействия и вызывает даже большее беспокойство. Люди начинают жаловаться, когда уровень нежелательного шума в жилом районе достигает 35—40 дб, и начинают прибегать к административным мерам, когда шум достигает 50 дб! Серьезные затруднения при борьбе с шумом возникают при оценке комплексного

шума, спектр которого занимает несколько октав, а именно такой шум чаще всего вызывает раздражение. Наконец, неожиданный резкий звук, например выстрел, в силу «эффекта внезапности» может вызвать большее замешательство, чем непрерывный шум. Очень резкий звук может также нанести физический ущерб (разбитые окна и т. д.).

Угроза шума — еще одна дополнительная причина к тому, чтобы предоставить человеку большее жизненное пространство (Lebensraum), чем то минимальное пространство, которое необходимо для обеспечения повседневных физиологических и психологических нужд. Необходимость зонального планирования, при котором промышленные предприятия, шоссейные дороги и т. п. отделены от жилых массивов, а также повышение внимания к техническим мерам борьбы с шумом совершенно очевидны. К 1970 г. лишь несколько городов и штатов приняли законы по борьбе с шумом и совсем немногие предприняли хоть какие-то шаги для измерения и ограничения шума. Говорят, что в южной части Калифорнии вдоль шоссейных дорог устанавливают измерители уровня шума и останавливают автомашины за превышение не только скорости, но и шума (выше 82 дб). Еще более важное значение имеют законы, требующие обеспечения звуконепроницаемости при строительстве промышленных, административных и жилых зданий Люди не могут жить в мире, если они скучены в городах, где их отделяет друг от друга только стенка толщиной в лист бумаги!

В центральных районах больших городов зеленые полосы и открытые пространства могут иметь не меньшее значение для снижения шума, чем для очищения воздуха. Растения эффективно поглощают шум, особенно звуки высокой частоты (Робинет, 1969). Густая живая изгородь из вечнозеленых растений может на 10 дб (т. е. в 10 раз) уменьшить шум, производимый машинами для сбора мусора. Посадка деревьев вдоль шоссе и улиц может быть эффективной, если высота их меньше со стороны, обращенной к источнику шума, и больше со стороны, обращенной к воспринимающим шум людям, так как при этом шум не только поглощается, но и рассеивается вверх. Достаточно эффективна защитная полоса шириной 15—20 м, где по самому краю посажен густой кустарник, а за ним — деревья (что-то вроде лесной опушки, где могут даже поселиться некоторые дикие птицы и животные).

Как и в большинстве других сложных ситуаций в нашей современной жизни, здесь трудно дать какие-либо четкие рекомендации. Звуки неразрывно связаны с жизнью людей; многие звуки, как природные (пение птиц), так и производимые человеком (музыка), приятны и нужны. Опять-таки, как и во всех прочих аспектах загрязнения, проблема возникает, когда какое-то благо оказывается в избытке. При этом обычно двумя величайшими преградами на пути к разрешению проблемы являются: 1) неосведомленность общественности относительно существующей опасности и 2) медлительность или бездействие, в основе которых лежит «сиюминутная» экономическая выгода. Для того чтобы действительно справиться с такой проблемой, как шум от аэропорта, нужно одновременно и притом постоянно делать две вещи: 1) снижать, насколько это технически возможно, шум у самого его источника и 2) установить вокруг аэропорта 15-километровую зону, в пределах которой категорически запрещено строительство жилых домов или предприятий.

Обширный «зеленый пояс» ферм и лесов вокруг аэропортов для реактивных самолетов служил бы не только для поглощения шума, но также для очистки воздуха, производства пищи и волокна и как зона отдыха! Подобное двойное наступление на проблему соответствует тому, что экологи называют «экосистемным мышлением». Дальнейшее обсуж-

дение шумового загрязнения, его влияний и борьбы с ним — см. Глориг, 1958; Крайтер, 1970; Родда, 1967; Бернс, 1969.

Борьба с шумом — хорошее занятие для молодого поколения не только потому, что оно само невольно способствует повышению уровня шума (например, пропущенная через усилители рок-музыка), но, что более важно, потому, что окружающая среда, свободная от ненужного шума, вероятно, была бы лучше и в других отношениях.

Другие виды загрязнения

Радиоактивное и тепловое загрязнения рассматриваются в гл. 17, а разные технические аспекты обнаружения отходов и борьбы с ними — в гл. 18—20. Социальным, экономическим и правовым аспектам загрязнения посвящена гл. 21.

Глава 17 Радиационная экология

Радиационная экология занимается радиоактивными веществами и радиоактивным излучением в связи с окружающей средой. Существуют два разных аспекта радиационной экологии, требующие различных подходов: 1) воздействие излучения на особей, популяции, сообщества и экосистемы; 2) судьба радиоактивных веществ, попавших в окружающую среду, и механизмы, посредством которых экологические сообщества и популяции регулируют распространение радиоактивности. Испытания атомного оружия добавили в глобальном масштабе искусственную радиоактивность к естественной, которая существует в природе. Хотя начиная с 1962 г. испытания ядерного оружия были значительно сокращены, опасность атомной войны сохранилась. Непрерывное развитие ядерной энергетики в мирных целях, которое должно ускоряться по мере исчерпания запасов горючих ископаемых, будет сопровождаться увеличением количества радиоактивных отходов, за которыми нужно непрерывно наблюдать и с которыми нужно бороться, как и с другими опасными загрязнителями (гл. 16). Вместе с тем нельзя забывать, что радиоактивные индикаторы представляют собой очень ценный метод исследования. Подобно тому как все типы микроскопов расширили наши возможности исследовать структуру, все виды меток расширили наши возможности в смысле исследования функций. О пользе меток много говорилось в первой части (гл. 3, разд. 3, а также гл. 4, разд. 2).

Наиболее полезные источники сведений по радиоэкологии — Труды симпозиумов под редакцией Шульца и Клемента (1963), Хангейта (1966) и Нельсона и Эванса (1969); см. также Поликарпов, 1966.

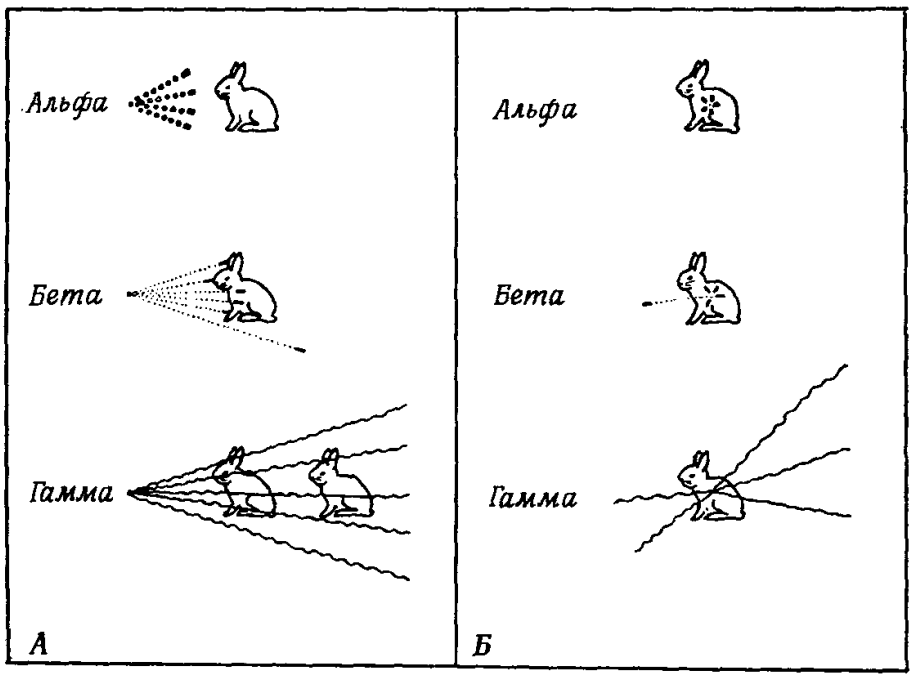
1. КРАТКИЙ ОЧЕРК ВАЖНЫХ ДЛЯ ЭКОЛОГИИ КОНЦЕПЦИЙ И ТЕРМИНОВ ЯДЕРНОЙ ФИЗИКИ

Типы ионизирующего излучения

Излучение с очень высокой энергией, которое способно отнимать электроны от атомов и присоединять их к другим атомам с образованием пар положительных и отрицательных *ионов,* называется *ионизирующим* излучением в отличие от света и большей части солнечной радиации, которые не обладают способностью к ионизации. Полагают, что ионизация является основной причиной радиационного повреждения цитоплазмы и что степень повреждения пропорциональна числу пар ионов, образовавшихся в поглощающем веществе. Источником ионизирующего излучения служат радиоактивные вещества, содержащиеся в горных породах; кроме того, оно поступает из космоса. Те изотопы

элементов, которые испускают ионизирующее излучение, называются *радиоактивными изотопами.*

Из трех видов ионизирующего излучения, имеющих важное экологическое значение, два представляют собой *корпускулярное излучение* (альфа- и бета-частицы), а третье — *электромагнитное* (гамма-излучение и близкое ему рентгеновское излучение). Корпускулярное излучение состоит из потока атомных и субатомных частиц, которые передают свою энергию всему, с чем они сталкиваются. Альфа-частицы, или ядра атома гелия, имеют огромные по сравнению с другими частицами размеры. Правда, длина их пробега в воздухе составляет всего несколько сантиметров, их можно остановить листком бумаги или слоем омертвевшей кожи человека. Однако, будучи остановленными, они вызывают сильную локальную ионизацию. Бета-частицы — это быстрые электроны. Их размеры гораздо меньше, длина их пробега в воздухе равна нескольким метрам, а в ткани — нескольким сантиметрам. Свою энергию они отдают на протяжении более длинного следа. Что касается ионизирующего *электромагнитного излучения,* то оно сходно со световым, только длина волны у него короче (фиг. 48). Оно проходит в воздухе большие расстояния и легко проникает в вещество, высвобождая энергию на протяжении длинного следа (рассеяние излучения). Гамма-лучи, например, легко проникают в живые ткани; они могут пройти сквозь организм, не оказав никакого воздействия, или же могут вызвать ионизацию на большом отрезке своего пути. Действие гамма-лучей зависит от их числа и энергии, а также от расстояния между организмом и источником излучения. Важные свойства альфа-, бета- и гамма-излучения схематически показаны на фиг. 222. Таким образом, в последовательности: альфа-, бета- и гамма-излучение, проницаемость возрастает, а плотность ионизации и локальное повреждение уменьшаются. Поэтому биологи нередко называют радиоактивные вещества, испускающие альфа- и бета-частицы, «внутренними излучателями», так как они обладают наибольшим эффектом, будучи поглощены, заглочены или оказавшись



Фиг. 222. Сравнение трех типов ионизирующего излучения, представляющих наибольший экологический интерес.

Показана относительная проникающая способность и специфический ионизационный эффект. Это чисто качественная схема, совершенно не отражающая количественных соотношений. *А.* Источник излучения снаружи. *Б.* Источник излучения внутри.

каким-то иным способом внутри или вблизи живой ткани. Радиоактивные вещества, испускающие преимущественно гамма-лучи, относят к «внешним излучателям», так как это проникающее излучение, которое может оказывать действие, когда ее источник находится вне организма.

Некоторые другие типы излучения также представляют хотя бы косвенный интерес для эколога. *Нейтроны* — это крупные незаряженные частицы, которые сами по себе не вызывают ионизации, но, выбивая атомы из их стабильных состояний, создают наведенную радиоактивность в нерадиоактивных материалах или тканях, сквозь которые они проходят. При равном количестве поглощенной энергии «быстрые» нейтроны вызывают в 10, а «медленные» — в 5 раз большие поражения, чем гамма-лучи. С нейтронным излучением можно встретиться вблизи реакторов и в местах ядерных взрывов, но, как указано выше, они играют главную роль при образовании радиоактивных веществ, которые затем широко распространяются в природе. *Рентгеновские лучи* представляют собой электромагнитное излучение, очень близкое гамма-лучам, но образующееся на внешних электронных оболочках, а не в ядре атома и не испускаемое радиоактивными веществами, рассеянными в окружающей среде. Так как действие рентгеновских и гамма-лучей одинаково и так как рентгеновские лучи легко получать на специальной установке, их удобно применять при экспериментальном изучении особей, популяций и даже небольших экосистем. *Космические лучи* — это излучение, приходящее к нам из космического пространства и состоящее из корпускулярной и электромагнитной компонент. Интенсивность космических лучей в биосфере мала, однако они представляют собой основную опасность при космическом путешествии (гл. 20). Космические лучи и ионизирующее излучение, испускаемое природными радиоактивными веществами, содержащимися в воде и почве, образуют так называемое фоновое излучение, к которому адаптирована ныне существующая биота. Возможно, что поток генов в биоте поддерживается благодаря наличию этого фонового излучения. В разных частях биосферы естественный фон различается в три-четыре раза. В этой главе мы сосредоточим внимание главным образом на искусственной радиоактивности, которая добавляется к фону.

Единицы измерений

Для изучения радиационных явлений необходимы два типа измерений: 1) измерение количества радиоактивного вещества по числу происходящих распадов; 2) измерение дозы излучения в терминах поглощенной энергии, которая может вызвать ионизацию и повреждения.

Основной единицей активности служит *кюри* (Ки), определяемое как такое количество радиоактивного изотопа, в котором каждую секунду распадается $3{,}7 \cdot 10^{10}$ атомов, т. е. происходит $2{,}2 \cdot 10^{12}$ актов распада в минуту. Реальный вес вещества, соответствующего одному кюри, очень различен у долгоживущих, т. е. медленно распадающихся, и у короткоживущих, т. е. быстро распадающихся изотопов. Например, для радия 1 Ки соответствует 1 г, а для только что образовавшегося радиоактивного натрия — гораздо меньшее количество, около 10^{-7} г! С биологической точки зрения 1 Ки — активность довольно высокая, и поэтому на практике широко пользуются более мелкими единицами: милликюри (мКи) $= 10^{-3}$ Ки; микрокюри (мкКи) $= 10^{-6}$ Ки; нанокюри (нКи) $= 10^{-9}$ Ки; пикокюри (пКи) $= 10^{12}$ Ки. Возможный диапазон активностей так велик, что следует быть очень внимательным к запятым в десятичных дробях. Активность, выраженная в кюри, показывает, сколько альфа- или бета-частиц или гамма-лучей испускает источник радиоактивно-

сти, но это ничего не говорит о действии, которое они производят на организмы, попавшие «под обстрел».

Другой важный аспект излучения — его доза — измеряется в разных шкалах. Наиболее удобной единицей для всех типов излучения служит рад. Один рад — это такая доза излучения, при которой на 1 г ткани поглощается 100 эрг энергии. Более старую единицу дозы — рентген (Р) — строго говоря, можно использовать только для гамма- и рентгеновских лучей. Однако, пока речь идет о воздействии на живые организмы, рад и рентген — почти одно и то же. В 1000 раз меньшие единицы, а именно миллирентген (мР) или миллирад (мрад), удобны для измерения тех уровней излучения, которые часто регистрируются в окружающей среде. Важно подчеркнуть, что рентген или рад — это единицы *суммарной дозы.* Доза излучения, полученная в единицу времени, называется *интенсивностью дозы.* Так, если организм получает 10 мР в час, то суммарная доза за 24 ч составит 240 мР, или 0,240 Р. Как мы увидим, очень важное значение имеет время, за которое организм получает данную дозу.

Приборы, используемые для измерения ионизирующего излучения, состоят из двух основных частей: 1) детектора и 2) электронного счетчика. Для измерения бета-частиц обычно используются газовые счетчики, такие, как счетчик Гейгера, а для измерения гамма- и других типов излучения широко применяют твердые или жидкостные сцинтиляционные счетчики (они содержат вещества, которые превращают невидимое излучение в видимое излучение, регистрируемое фотоэлектрической системой).

Радиоактивные изотопы, имеющие важное значение в экологии

Каждому химическому элементу соответствуют разные типы атомов, все они имеют несколько различное строение, некоторые из них радиоактивны, другие — нет. Эти варианты элементов называются *изотопами.* Например, существует несколько изотопов кислорода, несколько изотопов углерода и т. д. Радиоактивные изотопы нестабильны и при распаде превращаются в другие изотопы, испуская при этом излучение. Каждый радиоактивный изотоп характеризуется определенным числом — атомным весом и распадается с определенной скоростью. Эту скорость принято называть периодом полураспада. Некоторые радиоактивные изотопы, имеющие важное значение для экологии, перечислены в табл. 59. Можно видеть, что ^{45}Ca — это радиоактивный изотоп кальция; его атомный вес равен 45 и каждые 160 дней он теряет половину своей радиоактивности. Период полураспада — величина, постоянная для данного изотопа (т. е. внешние факторы не влияют на скорость разрушения); для разных радиоактивных изотопов величина его варьирует от нескольких секунд до многих лет. В общем крайне «короткоживущие» радионуклиды не представляют интереса для экологии.

Проникающая сила излучения зависит от его энергии. Большинство важных для экологии радиоактивных изотопов обладают энергиями от 0,1 до 5 Мэв (миллионов электронвольт). В табл. 59 указаны относительные энергии каждого изотопа (точные оценки можно найти в стандартных справочниках). Чем выше энергия, тем больше — в пределах данного типа излучения — потенциальный ущерб для биологического материала. Но, с другой стороны, изотопы с высокой энергией легче обнаруживаются в очень небольших количествах; поэтому они более удобны в качестве «меток», или индикаторов. Например, гамма-излучатели высокой энергии, такие, как кобальт-60, цезий-134, скандий-46 или тан-

ТАБЛИЦА 59 *Экологически важные радионуклиды.*

Группа А. Естественные изотопы, участвующие в создаиии фонового излучения

Изотопы	Период полураспада	Излучение
Уран-235 (^{235}U)	$7 \cdot 10^8$ лет	Альфа*** Гамма*
Уран-238 (^{238}U)	$4{,}5 \cdot 10^9$ »	»
Радий-226 (^{226}Ra)	1620 »	» »
Торий-232 (^{232}Th)	$1{,}4 \cdot 10^{10}$ »	»
Калий-40 (^{40}K)	$1{,}3 \cdot 10^9$ »	Бета*** Гамма***
Углерод-14 (см. группу Б)		

Группа Б. Изотопы элементов, которые являются существенными компонентами организмов

Кальций-45 (^{45}Ca)	160 дней	Бета**
Углерод-14 (^{14}C)	5568 лет	Бета*
Кобальт-60 (^{60}Co)	5,27 »	Бета** Гамма***
Медь-64 (^{64}Cu)	12,8 ч	» »
Иод-131 (^{131}I)	8 дней	» Гамма**
Железо-59 (^{59}Fe)	45 »	» Гамма***
Водород-3 (тритий)	12,4 года	Бета*
Марганец-54 (^{54}Mn)	300 дней	Бета*** »
Фосфор-32 (^{32}P)	14,5 »	»
Калий-42 (^{42}K)	12,4 ч	Бета**** »
Натрий-22 (^{22}Na)	2,6 года	Бета** »
Натрий-24 (^{24}Na)	15,1 ч	Бета*** »
Сера-35 (^{35}S)	87,1 дня	Бета*
Цинк-65 (^{65}Zn)	250 дней	Бета** »

(а также барий-140 (^{140}Ba), бром-82 (^{82}Br), молибден-99 (^{99}Mo) и другие редкие элементы)

Группа В. Радиоактивные изотопы, содержащиеся в больших количествах в продуктах деления

Группа стронция			
Стронций-90 (^{90}Sr)	28 лет	Бета**	
Дочерний иттрий-90 (^{90}Y)	2,5 дня	Бета***	
Стронций-89 (^{89}Sr)	53 »	»	
Группа цезия			
Цезий-137 (^{137}Cs)	33 года	»	Гамма
Дочерний барий-137 (^{137}Ba)	2,6 мин	Бета	Гамма**
Цезий-134 (^{174}Cs)	2,3 года	Бета**	Гамма***
Группа церия			
Цезий-137 (^{137}Cs)	285 дней	»	Гамма*
Дочерний празеодим-144 (^{144}Pr)	17 мин	Бета**	Гамма***
Цезий-134 (^{134}Cs)	33 дня	Бета ***	Гамма**
Группа рутения			
Рутений-106 (^{106}Ru)	1 год	Бета*	
Дочерний родий-106 (^{106}Rh)	30 с	Бета****	Гамма***
Рутений-103 (^{103}Ru)	40 дней	Бета**	Гамма**
Цирконий-95 (^{95}Zr)	65 »	Бета**	»
Дочерний ниобий-95 (^{95}Nb)	35 »	Бета*	»
Барий-140 (^{140}Ba)	12,8 »	»	»
Дочерний лантан-140 (^{140}La)	40 ч	Бета***	Гамма***
Неодим-147 (^{147}Nd)	11,3 дня	Бета**	Гамма**
Дочерний прометий-147 (^{147}Pm)	2,6 года	»	Гамма
Иттрий-91 (^{91}Y)	61 день	Бета***	Гамма**
Плутоний-239 (^{239}Pu)	$2{,}4 \cdot 10^4$ лет	Альфа****	»
Иод-131 (см. группу *Б*)			
Уран (см. группу *А*)			

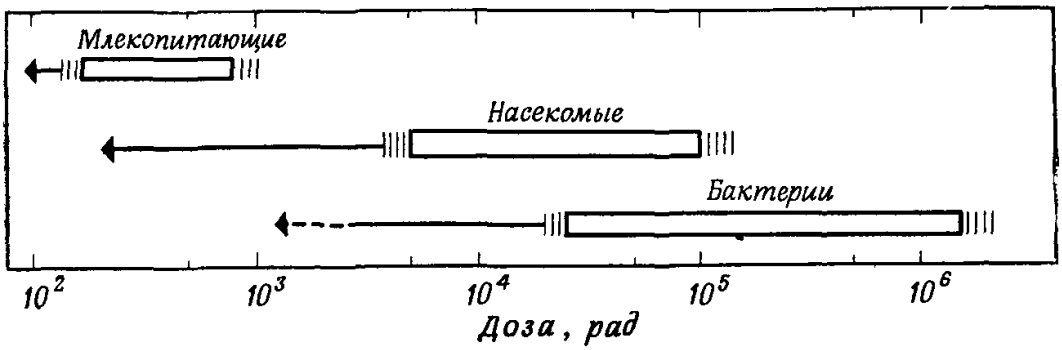
* Очень низкая энергия, менее 0,2 Мэв; ** сравнительно низкая энергия, 0,2—1 Мэв; *** высокая энергия, 1—3 Мэв: **** очень высокая энергия, более 3 Мэв.

тал-182, служат полезными «метками», с помощью которых можно следить снаружи за передвижениями под корой деревьев или в почве.

Как показывает табл. 59, с экологической точки зрения радиоактивные изотопы можно разбить на несколько довольно хорошо различимых групп. В группу А входят встречающиеся в природе радиоактивные изотопы, участвующие в создании фонового излучения. В группу Б входят изотопы элементов, являющихся существенными компонентами тканей животных и растений; они поэтому имеют большое значение в качестве меток при изучении метаболизма сообщества и как источники внутреннего облучения.В группу В входят продукты деления урана и некоторых других элементов; большинство этих элементов несущественны для метаболизма (за исключением иода-131). Однако элементы этой группы опасны, так как они в больших количествах образуются при ядерных взрывах, а также при управляемых ядерных реакциях при производстве электричества или других полезных форм энергии. Хотя большинство из этих изотопов не представляют собой существенные компоненты протоплазмы, они легко включаются в биогеохимические циклы, и многие из них, особенно нуклиды стронция и цезия, накапливаются в пищевых цепях (гл. 4, разд. 4). Обратите внимание, что многие изотопы группы В производят «дочерние изотопы» (изотопы, образующиеся при распаде другого изотопа), которые часто обладают большей энергией, чем исходные изотопы. Человек надеется со временем научиться использовать энергию ядерного синтеза, выделяемую в водородной бомбе, и заменить ею энергию ядерного деления, которая лежит сейчас в основе развития ядерной энергетики. При этом мы избавились бы от продуктов деления, но не решили бы проблем, создаваемых тритием (^3H) и наведенной радиоактивностью.

2. СРАВНИТЕЛЬНАЯ РАДИОЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ

Разные виды организмов сильно различаются по своей способности выдерживать большие дозы облучения. На фиг. 223 показана сравнительная чувствительность представителей трех разных типов организмов к некоторым дозам рентгеновских или гамма-лучей. Большие дозы, получаемые организмом за короткое время (минуты или часы), называют *острыми дозами* в противоположность хроническим дозам сублетального облучения, которые организм мог бы выдерживать на протяжении всей своей жизни. Вертикальные черточки слева указывают уровни, при которых у более чувствительных видов данной группы могут возникнуть серьезные нарушения функции размножения (например, временная или постоянная стерильность). Черточки справа указывают уровни, которые вызывают немедленную гибель, большей части особей (50% и выше) более устойчивых видов. Стрелки, направленные влево, указывают нижние границы доз, которые могут вызывать гибель или повреждение чувствительных стадий жизненного цикла, например эмбрионов. Так, доза 200 рад вызывает гибель эмбрионов некоторых насекомых на стадии дробления, доза 5000 рад приводит к стерильности, но для того чтобы убить всех взрослых особей более устойчивых видов, потребовалась бы доза 100 000 рад. В общем млекопитающие обладают наибольшей чувствительностью, а микроорганизмы наиболее устойчивы. Семенные растения и низшие позвоночные находятся где-то между насекомыми и млекопитающими. Как показывает бо́льшая часть исследований, наиболее чувствительны к облучению быстро делящиеся клетки (этим объясняется снижение чувствительности с возрастом). Поэтому любой компонент системы (будь то часть организма, одна особь или популяция), претер-



Фиг. 223. Сравнительная чувствительность трех разных организмов к единичной острой дозе рентгеновских или гамма-лучей (объяснения — в тексте).

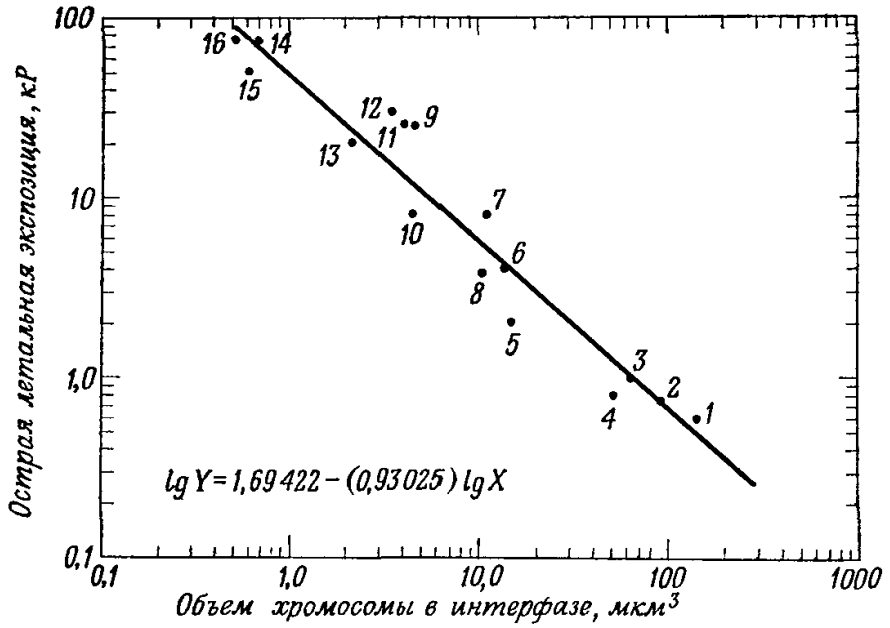
певающий быстрый рост, окажется, вероятно, восприимчивым к сравнительно низкому уровню излучения независимо от своего систематического положения.

Воздействие низких хронических доз измерить сложнее, так как они могут вызывать отдаленные генетические и соматические эффекты. Спарроу (1962) сообщает, что хроническое облучение сосны (которая обладает сравнительно высокой чувствительностью) на протяжении 10 лет при дозе 1 Р в день (суммарная доза 25 000 Р) вызывает примерно такое же уменьшение скорости роста, как и острая доза 60 Р. Любое повышение уровня излучения в среде над фоновым или даже высокий естественный фон может повысить частоту вредных мутаций (подобно многим химическим веществам, добавляемым к пищевым продуктам, действию которых подвергает себя современный человек).

У высших растений чувствительность к ионизирующему излучению прямо пропорциональна размеру клеточного ядра, а точнее, объему хромосом или содержанию ДНК (Спарроу и Эванс, 1961; Спарроу и Вудвелл, 1962; Спарроу и др., 1963). Как показано на фиг. 224, при изменении объема хромосом их чувствительность к облучению изменяется почти на три порядка. Растения с большим объемом хромосом гибнут при острой дозе ниже 1000 рад, тогда как растения с мелкими хромосомами или малым их количеством устойчивы к дозе 50 000 рад или выше. Такая зависимость свидетельствует о том, что при увеличении хромосомной «мишени» повышается вероятность прямого «попадания» атомных «выстрелов».

У высших животных не обнаружено такой прямой зависимости между чувствительностью и клеточной структурой; для них более важное значение имеет чувствительность отдельных систем органов. Так, млекопитающие плохо переносят даже низкие дозы вследствие высокой чувствительности к облучению быстро делящейся кроветворной ткани костного мозга. Многие исследователи сообщают, что ЛД-50 (доза, при которой гибнет 50% особей в популяции) для некоторых диких грызунов примерно вдвое выше, чем для лабораторных белых мышей или белых крыс (Гамбино и Линдберг, 1964; Голли и др., 1965; Данеуэй и др., 1969), но удовлетворительного объяснения причин такого различия между близкородственными видами пока не найдено.

Дифференциальная чувствительность представляет значительный экологический интерес. Для того чтобы та или иная система могла переносить более высокий уровень излучения, чем тот, при котором она эволюционировала, должна произойти адаптация, возможно сопровождающаяся элиминацией чувствительных линий или видов. В разд. 3 этой главы приведены примеры уменьшения видового разнообразия и изменения в структуре сообщества, обусловленного радиацией. Радиационный стресс может изменить основные межпопуляционные взаимодейст-



Фиг. 224. Зависимость между объемом интерфазных хромосом и острой летальной дозой в килорентгенах (1 кР = 10^3Р) (по Спарроу, Шейрер и Спарроу, 1963).

Представлены данные по следующим видам: *1 — Trillium grandiflorum; 2 — Podophyllum peltatum; 3 — Hyacinthus* h v. Innocence *4 — Lilium longiflorum; 5 — Chlorophytum elatum; 6 — Zea mays; 7 — Aphanostephus skirrobasis; 8 — Crepis capillaris; 9 — Sedum ternatum; 10 — Lycopersicum esculentum; 11 — Gladiolus* v. h. Friendship; *12 — Mentha spicata; 13 — Sedum oryzifolium; 14 — Sedum tricarpum; 15 — Sedum alfredi* var. *nagasakianum; 16 — Sedum rupifragum.* Объем хромосом определялся делением среднего объема ядра на число хромосом. Объем хромосом (x) и острая летальная доза (y) связаны уравнением $\lg y = 1{,}69422 - (0{,}93025) \lg x$.

вия, например равновесие между хищниками и жертвами, как показала Ауэрбах (1958) в экспериментах с клещами, или вызвать внезапное нашествие вредителей.

Здесь нам нужно обратить внимание на порядок величины доз естественного, или фонового, излучения, к которым организмы, так сказать, привыкли. Радиационный фон имеет три основных источника: 1) космические лучи; 2) калий-40 in vivo (входящий в состав живых тканей) и 3) внешнее облучение от радия и других природных радиоактивных изотопов, встречающихся в горных породах и почве. Дозы, создаваемые каждым из этих трех источников, в пяти разных участках оцениваются следующим образом (в миллирадах в год, см. Поликарпов, 1966):

Осадочные породы на уровне моря:	35+17+23= 75
Гранитная скала на уровне моря:	35+17+90=142
Гранитная скала на высоте 3000 м:	100+17+90=207
Поверхность моря:	35+28+ 1= 64
Море на глубине 100 м:	1+28+ 1= 30

Возможно, что для радиационных эффектов нет никакого порога. Генетики пришли к выводу, что для мутагенного действия излучения пороговой дозы не существует. В настоящее время мы прибегаем к временным мерам, устанавливая «минимальные допустимые уровни» для дозы облучения и для количества разных радиоактивных изотопов в среде. Это неплохая практика, если при этом помнить, что такие допустимые уровни фактически не соответствуют никаким известным порогам. На самом деле в течение последних десяти лет «допустимые уровни» для человека дважды пересматривались в сторону снижения. В общем все понимают, что, поскольку человек, по-видимому, обладает самой высокой из всех живых существ чувствительностью к излучению, все мы должны постоянно контролировать уровень радиации и сохранять ее на низком уровне в той микросреде, где человек фактически живет. Лаутит (1956) резюмирует эту точку зрения следующим обра-

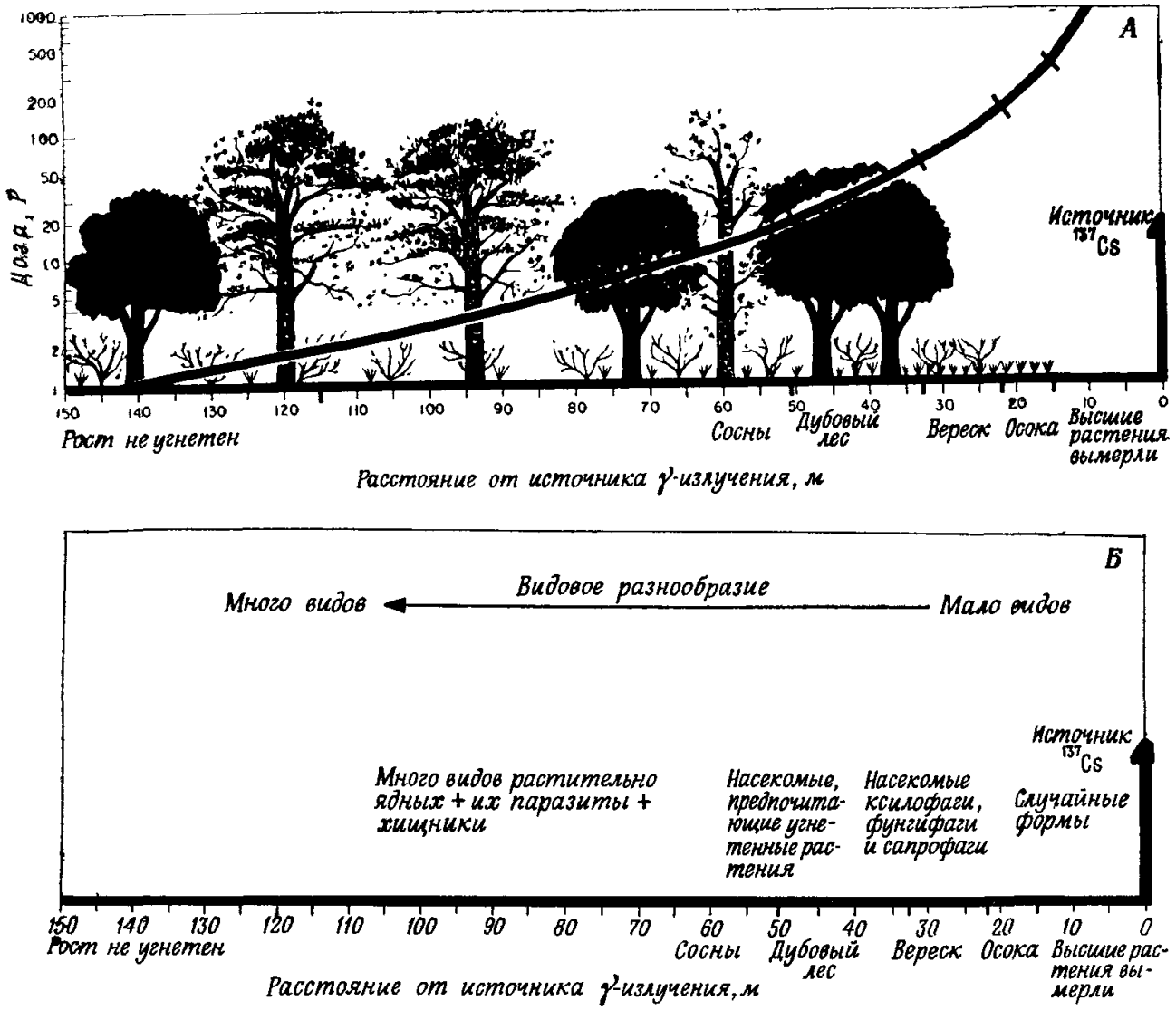
зом: «Мы убеждены, что если человек обеспечит радиобиологическую защиту самому себе, то в остальном природа, за немногими исключениями, также позаботится о себе сама». Это очень опасное переупрощение. Радиоактивное загрязнение почвы, океанов и других сред, в которых человек фактически не живет, будет тем не менее влиять на необходимую человеку систему жизнеобеспечения. Больше того, в разд. 4 и 5 этой главы приводятся данные, которые показывают, что любое радиоактивное вещество с большим периодом полураспада, попавшее в среду в любом месте биосферы, рано или поздно попадет в организм человека. Чтобы оградить человека от радиобиологической опасности, мы должны достаточно заботливо относиться и к экосистеме.

Дифференциальная чувствительность к излучению в пределах одного вида используется для борьбы с насекомыми. Как отмечалось в гл. 16, разд. 7, радиационная стерилизация является одним из видов оружия в арсенале «интегральной» борьбы с вредителями. Самцов *Lucilia macillaria*, например, стерилизовали острой дозой около 5000 Р, что мало влияло на жизнеспособность и поведение этих мух. Стерилизованные самцы, выпущенные в дикую популяцию, нормально спаривались, но никакого потомства, конечно, от этого не получалось. Наводнив природную популяцию большим количеством стерильных самцов, удалось подавить численность этого основного врага животноводства на юге США (Баумхофер и др., 1955; Найплинг, 1960). Обзор по использованию этой возможности для подавления численности популяций см. Бушленд (1960), Найплинг (1964, 1965, 1967), Кэткомп (1967) и Лоусон (1967).

3. РАДИАЦИОННЫЕ ЭФФЕКТЫ НА ЭКОСИСТЕМНОМ УРОВНЕ

Сейчас во многих местах изучают влияние гамма-излучения на целые сообщества и экосистемы. В качестве источников гамма-излучения используют кобальт-60 или цезий-137 с активностью 10 000 Ки или больше, которые помещались на полях и в лесу — в Брукхейвенской национальной лаборатории на Лонг-Айленде (Вудвелл, 1962 и 1965), в тропическом дождевом лесу в Пуэрто-Рико (Г. Одум и Пиджин, 1970 и в пустыне в Неваде (Френч, 1965). Влияние реакторов без защиты (которые испускают нейтроны и гамма-лучи) на поля и леса изучали в Джорджии (Платт, 1965) и в Окриджской национальной лаборатории в Теннесси (см. Уизерспун, 1965 и 1969). В экологической лаборатории Саванна Ривер (Южная Каролина) использовали переносный источник гамма-излучения для изучения кратковременных влияний на самые разные сообщества (Мак-Кормик и Голли, 1966; Монк, 1966b; Мак-Кормик, 1969). В Окриджской лаборатории много лет изучали сообщества озера, подвергавшегося слабому хроническому облучению от радиоактивных отходов.

На фиг. 225 показано влияние источнинка гамма-излучения, помещенного в дубово-сосновом лесу в Брукхейвене (это тот же самый лес, продуктивность и биомасса которого отражены на фиг. 16). Каждые сутки источник излучения «работал» по 20 ч, а в течение остальных 4 ч производились наблюдения и брались пробы (на это время источник опускали в заэкранированый шурф). Градиент хронического облучения изменялся от 1000 рад в 10 м от источника до неулавливаемого приборами превышения над фоном — в 140 м (кривая на фиг. 225, *А*). Самыми устойчивыми оказались осоки, несколько менее устойчивыми — некоторые вересковые и злаки. Сосны значительно более чувствительны, чем дубы (у клеток сосен ядра более крупные, и они не дают новых побегов, если



Фиг. 225. Влияние на дубово-сосновый лес градиента гамма-облучения от высокоактивиого неподвижного источиика.

Облучение производилось в течение 2 лет по 20 ч в сутки (объяснения — в тексте). *А.* Влиянне длительного γ-излучения на состав растительного сообщества. *Б.* Доминирующне формы в сообществе насекомых, населяющнх облученный лес.

погибли терминальные почки). Замедление роста растений и уменьшение видового разнообразия животных отмечались даже при таких низких уровнях, как 2—5 рад в сутки. Хотя дубовый лес и продолжал существовать при достаточно высоком уровне облучения (10—40 рад в сутки), деревья были угнетены, а на некоторых участках стали восприимчивы к насекомым. Так, например, на второй год эксперимента на участке, получавшем ежесуточно около 10 рад, произошла вспышка численности дубовой тли; в этом участке тлей было более чем в 200 раз больше, чем в обычном (необлучавшемся) дубовом лесу. В общем вдоль градиента облучения можно выделить 5 зон: 1) центральная зона, в которой ни одно из высших растений не выживает; 2) зона осоки (*Carex*); 3) зона черники и паслена; 4) угнетенный дубовый лес и 5) интактный дубово-сосновый лес, в котором заметно некоторое угнетение роста, но нет погибших растений. Сходные результаты получены в других исследованиях, где лесную растительность подвергали действию ионизирующего излучения. После кратковременного интенсивного облучения, как у реактора без защиты в Джорджии (Платт, 1965), деревья верхнего яруса на вид казались мертвыми и появилась залежная растительность, состоявшая из однолетних трав и злаков. Однако в последующие годы

(если облучение не повторяли) многие из лиственных деревьев восстановились, дав вверх плотную поросль от корней и стволов (это говорит о том, что убиты были только надземные части). Возник некий вариант низкоствольной растительности, которая вскоре затенила всю залежную растительность.

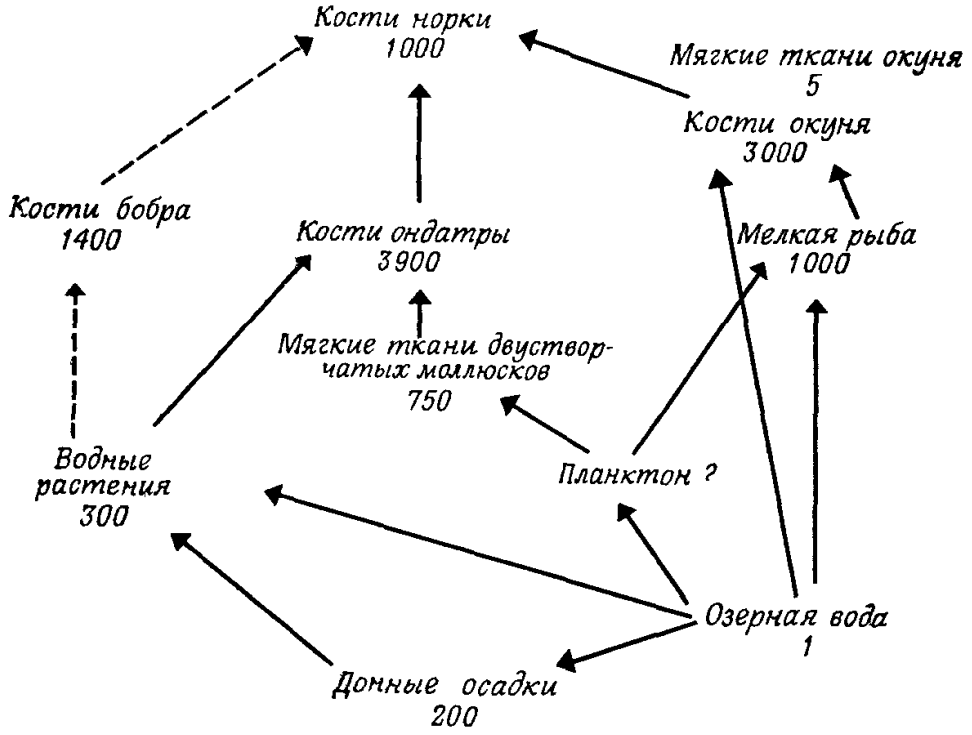
Хотя, как мы отметили в предыдущем разделе, относительную чувствительность разных видов высших растений можно предсказать, зная объем хромосом, другие факторы, такие, как форма роста или взаимодействия между видами, могут модифицировать реакцию вида в интактном сообществе. Травянистые сообщества и ранние стадии сукцессии в общем случае более устойчивы, чем зрелые леса. Это происходит не только потому, что у первых многие виды имеют более мелкие ядра, но также и потому, что у них гораздо меньше «незащищенной» биомассы над грунтом; к тому же мелкие травянистые растения восстанавливаются гораздо быстрее, прорастая из семян или из защищенных подземных частей (фиг. 178). Следовательно, такие признаки сообщества, как биомасса и разнообразие, играют роль в восприимчивости к облучению совершенно независимо от объема хромосом у отдельных видов.

Как и при всех других типах стресса, радиационный стресс вызывает уменьшение видового разнообразия. В другом эксперименте, проведенном в Брукхейвене (см. Вудвелл, 1965), на залежную растительность действовали дозой 1000 рад в день. Продукция сухого вещества в облученном сообществе оказалась выше, чем в необлученном контроле, но видовое разнообразие катастрофически понизилось. Вместо обычной смеси многих видов разнотравья и злаков на облученной залежи вырос почти чистый травостой *Panicum sanguinale* (это, вероятно, не удивило бы горожан, которые борются с этой травой на своих газонах!). Вспомните обсуждение взаимоотношений между продуктивностью, стабильностью и разнообразием в гл. 6 (разд. 4).

4. СУДЬБА РАДИОАКТИВНЫХ ИЗОТОПОВ В ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЕ

Попадая в окружающую среду, радиоактивные изотопы достаточно часто рассеиваются и разбавляются, но они могут также различными способами накапливаться в живых организмах и при продвижении по пищевой цепи. Эти способы мы ранее объединили под рубрикой «Биологическое накопление» (см. стр. 99—100). Если скорость поступления радиоактивных веществ выше скорости их распада, то они могут просто накапливаться в воде, почве, осадках или воздухе. Иными словами, мы можем поставлять «природе», казалось бы, безобидное количество радиоактивности и получать ее обратно летальными порциями!

Отношение содержания некоторого радиоактивного изотопа в организме к содержанию его в окружающей среде часто называют *коэффициентом накопления*. В химическом отношении радиоактивные изотопы ведут себя по существу так же, как и нерадиоактивный изотоп того же элемента. Таким образом, накопление радиоактивного изотопа в организме не связано с его радиоактивностью, но просто демонстрирует в измеримой форме разницу концентраций данного элемента в среде и в организме. Некоторые из самых ранних данных о коэффициентах накопления в водных и наземных пищевых цепях были получены на Ханфордском заводе Комиссией по атомной энергии на реке Колумбия, на востоке штата Вашингтон (Фостер и Ростенбах, 1954; Хенсон и Корнберг, 1956; Девис и Фостер, 1958). Следовые количества искусственно полученных радиоактивных изотопов (^{32}P и т. п.) и продуктов деления



Фиг. 226. Накопление стронция-90 в разных частях сети питания одного небольшого канадского озера, получающего низкоактивные отходы (Офель, 1963).

Цифры, указывают средние коэффициенты накопления относительно озерной воды, коэффициент накопления которой принят за единицу.

(^{90}Sr, ^{137}Cs, ^{131}I и т. п.) попадали в реку, пруды для накапливания отходов и в воздух. Концентрация фосфора в реке Колумбия была очень низкая, всего около 0,00003 мг на 1 г воды (т. е. $0{,}003 : 10^3$), но его концентрация в желтке яиц уток и гусей, получавших пищу из реки, составляла около 6 мг/г. Таким образом, 1 г яичного желтка содержит в $9 \cdot 10^6$ раз больше фосфора, чем 1 г речной воды. Мы не ожидали такого высокого коэффициента накопления радиоактивного фосфора, так как по мере его прохождения по пищевой цепи к яйцу должен был происходить распад (у этого изотопа короткий период полураспада), в результате которого его количество должно было уменьшиться. Такие высокие коэффициенты накопления, как 1 500 000, отмечаются редко, в среднем они ниже (около 200 000) (Хенсон и Корнберг, 1956). Установлены коэффициенты накопления и для некоторых других изотопов: 250 для цезия-137 в мышечной ткани и 500 для стронция-90 в костях водоплавающих птиц (по отношению к концентрации этих изотопов в прудах для отходов, где кормились эти птицы). Концентрация радиоактивного иода в щитовидной железе зайца в 500 раз выше, чем в растущих кругом растениях, которые в свою очередь накапливают этот изотоп, выбрасываемый в воздух из труб атомной станции. На фиг. 226 приведены коэффициенты накопления стронция-90 в разных звеньях водной сети питания вблизи другой атомной электростанции.

Радиоактивность не влияет на поглощение данного изотопа живой системой, однако после того, как изотоп попал в организм, он, конечно, оказывает вредное воздействие на активные ткани. Поэтому при установлении «максимальных допустимых уровней» выброса изотопов в окружающую среду следует делать поправку на «экологическое накопление». Очевидно, следует остерегаться тех изотопов, которые имеют тенденцию накапливаться в определенных тканях (как иод в щитовидной железе или стронций в костях), а также тех, которые обладают высокой

активностью и длительным периодом полураспада. Кроме того, создается впечатление, что коэффициенты накопления выше в малокормных местообитаниях, чем в кормных (см. разд. 5 этой главы). В общем следует ожидать бóльших тенденций к накоплению в водных экосистемах, чем в наземных, так как потоки питательных веществ в «жидкой» водной среде более интенсивны, чем в «плотной» среде почвы (о процессах радиоэкологического накопления см. также Эйберг и Хангейт (ред.), 1967; Поликарпов, 1966).

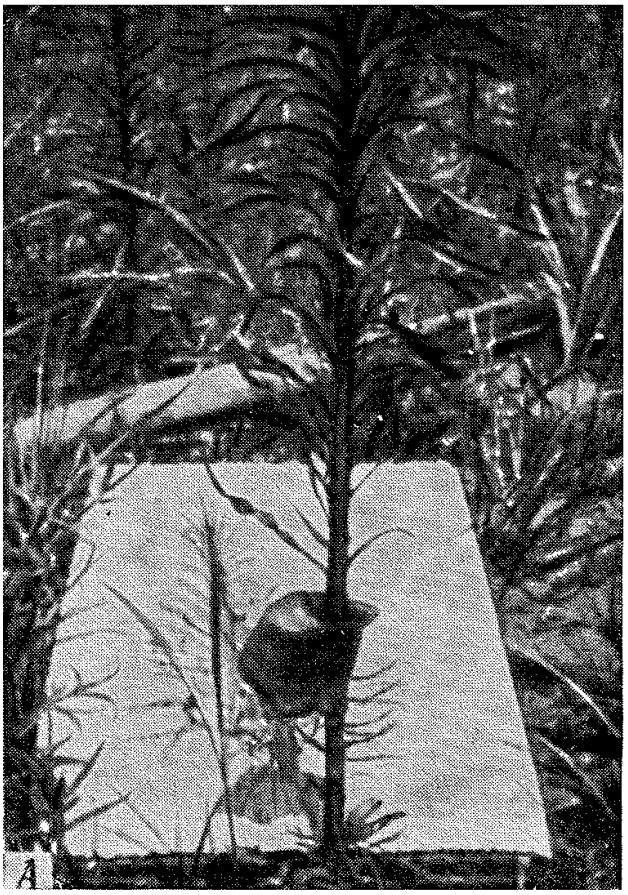
Преимущества, которыми обладает метод радиоактивных меток, до некоторой степени искупают связанную с ним опасность заражения окружающей среды. Обзор применения радиоактивных меток в экологии дан Одумом и Голли (1963). Многочисленные примеры можно найти в трудах двух международных симпозиумов (Шульц и Клемент, 1963; Нельсон и Эванс, 1969). Метки, очевидно, очень полезны для составления схем биогеохимических циклов и для измерения скоростей потоков в стационарных системах; соответствующие примеры приводились в гл. 4. Полезны они также при изучении метаболизма сообщества; например, метод с использованием углерода-14 стал основным способом измерения продуктивности в водных экосистемах (гл. 3, разд. 3). Полезны также метки для картирования перемещений организмов на популяционном уровне и для составления схем сетей питания.

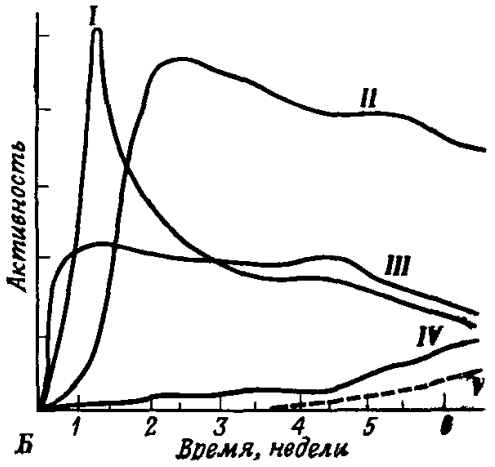
Изучая влияние хищников на популяции хлопковых крыс[1], Шнелль (1968) метил каждое животное, находившееся в защищенных или доступных хищникам выгородках в поле, радиоактивной булавкой, которую вводил под кожу на спине. Метка не только помогала исследователю определять местонахождение каждого животного, которое не удавалось выловить, но и позволяла находить мертвых животных и их остатки, брошенные хищником, которые никогда не удалось бы обнаружить и учесть при обычных методах работы. Все это дало возможность построить точные кривые выживания (гл. 3, разд. 4) для каждой популяции; более того — в большинстве случаев удалось точно установить причину смерти животного.

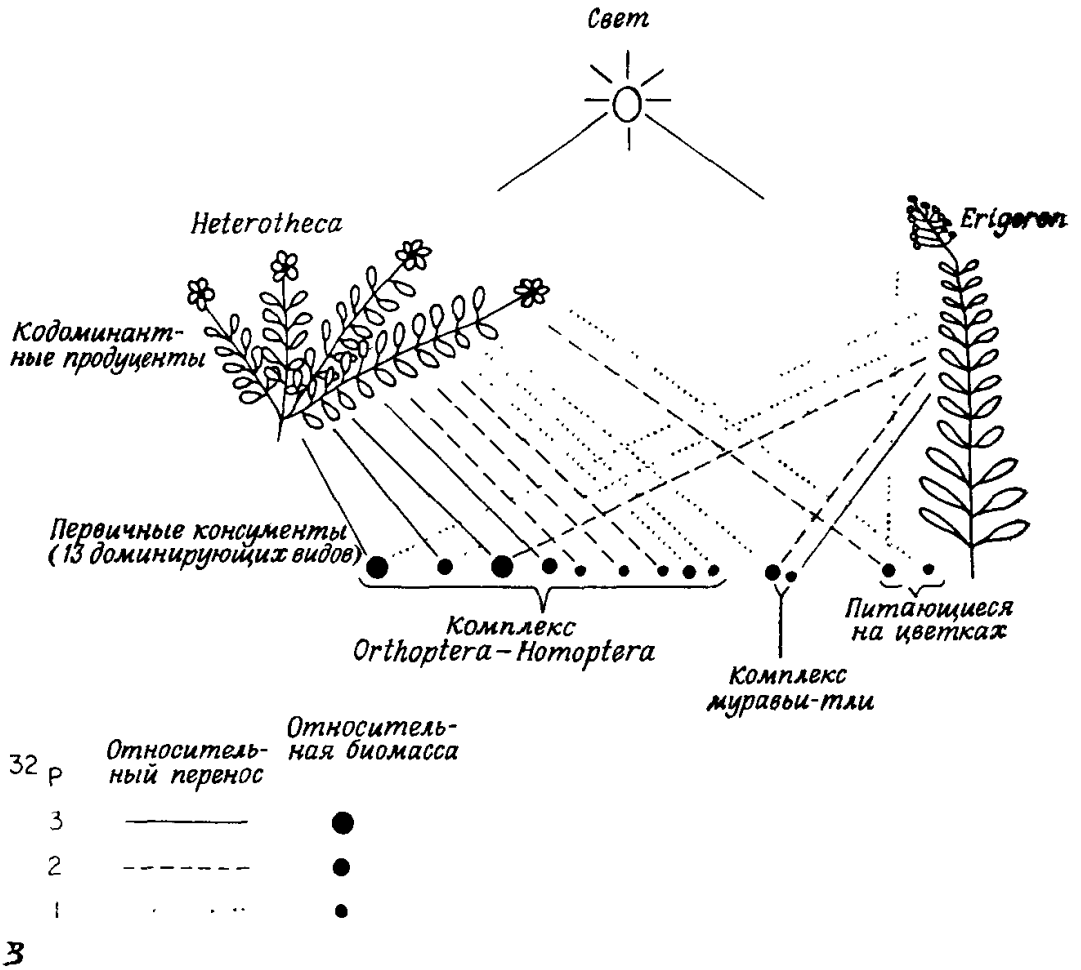
На фиг. 227 показаны некоторые аспекты применения радиоактивных меток для выявления и картирования пищевых цепей в интактных природных сообществах. В одном исследовании были помечены два доминирующих вида растений на поле, которое год оставалось необработанным (фиг. 227, *А*). Шесть недель спустя метка была обнаружена у членистоногих. Как показано на фиг. 227, *Б*, раньше всего радиоактивность была обнаружена у потребителей «сока» тлей, затем у листогрызущих и, наконец, у хищников. Таким образом, место того или иного вида в пищевой цепи можно грубо определить по форме кривой поглощения радиоактивности. Более того, на основании таких данных можно составить схему сети питания (фиг. 227, *В*). Из более чем 106 видов насекомых, входящих в изучавшееся сообщество, только 15 получили заметное количество метки от доминирующих видов растений, и большинство из них питалось на одном из этих двух видов. Неожиданным оказалось то, что один из кодоминантов подвергался более сильному выеданию, чем другой; без применения метки установить это было бы нельзя. Подробности об этой и аналогичных работах см. Ю. Одум и Кюнцлер, 1963; Вигерт, Одум и Шнелль, 1967; де ла Круц и Вигерт, 1967; Вигерт и Одум, 1969, Болл, 1963; Кроссли, 1963; Райхле и Кроссли, 1965. Некоторые недостатки метода радиоактивных меток обсуждает Шари (1970).

---

[1] Хлопковые крысы — грызуны рода *Sigmodon* (подсемейство *Cricetinae*). Живут на юге Северной Америки и в Центральной Америке. — *Прим. ред.*







В

Фиг. 227. Применение радиоактивных меток для составления схем пищевых цепей в интактных прнродных сообществах.

А Введение метки в отдельное растение при помощи небольшого прокола на стебле. *Б.* Поглощение метки на разных трофических уровнях. *I* — питающиеся нектаром; *II* — травоядные; *III* — растения; *IV* — детрнтофаги; *V* — хищники. *В.* Схема сети питания, состоящей из двух доминирующих видов растений и потребляющих их травоядных. Дальнейшие объяснения — в тексте.

5. ПРОБЛЕМА РАДИОАКТИВНЫХ ОСАДКОВ

Радиоактивную пыль, оседающую на землю после атомных взрывов, называют *радиоактивными осадками.* Эта пыль смешивается и взаимодействует в атмосфере с частицами естественного происхождения (естественные осадки — см. фиг. 34) и со все возрастающими искусственными загрязнениями воздуха. Характер радиоактивных осадков зависит от типа бомбы. Прежде всего надо четко различать два типа ядерного оружия: 1) в *атомной бомбе* происходит расщепление тяжелых элементов, например урана или плутония, сопровождающееся выделением энергии и радиоактивных «продуктов распада»; в *водородной бомбе,* представляющей собой термоядерное оружие, легкие элементы (дейтерий) соединяются, образуя более тяжелые элементы; при этом освобождается энергия и выделяются нейтроны. Так как для термоядерной реакции необходима очень высокая температура (миллионы градусов), то реакция деления используется для «запуска» реакции синтеза. В общем на единицу высвобождаемой энергии термоядерное оружие образует меньше продуктов распада и больше нейтронов (создающих наведенную радиоактивность в окружающей среде), чем атомное оружие. Остаточное излучение, часть которого широко рассеивается в биосфере, оставляет, согласно Глестону (1957), около 10% энергии ядерного оружия. Количество образующихся радиоактивных осадков зависит не только от типа и размера бомбы, но и от количества постороннего материала, вовлеченного во взрыв.

Осадки, образующиеся при атомных взрывах, отличаются от радиоактивных отходов тем, что порожденные взрывом радиоактивные изотопы соединяются с железом, кремнием, пылью и всем, что оказывается поблизости, в результате чего получаются относительно нерастворимые частицы. Размеры этих частиц, часто напоминающих под микроскопом крошечные мраморные шарики разных цветов, варьируют от нескольких сот микрон до почти коллоидных размеров. Самые мелкие из них плотно прилипают к листьям растений, вызывая радиоактивные повреждения ткани листа; если такие листья съедает какое-либо растительноядное животное, радиоактивные частицы растворяются в его пищеварительных соках. Таким образом, эта разновидность осадков может непосредственно включиться в пищевую цепь на трофическом уровне растительноядных, или первичных, консументов.

Радиоактивные осадки от небольших атомных бомб или ядерных взрывов, произведенных в мирных целях (строительство портов, каналов или вскрышные работы), ложатся на землю в виде узкой прямой полосы по направлению ветра, но некоторые мельчайшие частицы могут уноситься на большие расстояния и выпадать с дождем далеко от места взрыва. Хотя общая радиоактивность уменьшается по мере увеличения расстояния от места взрыва, уже давно было установлено, что некоторые радиоактивные изотопы, имеющие важное биологическое значение, особенно стронций-90, в наибольшем количестве обнаруживаются у диких животных на расстоянии 100—150 км от эпицентра взрыва (Нишита и Ларсон, 1957). Это объясняется тем, что у ^{90}Sr есть два газообразных предшественника ($^{90}Kr \longrightarrow {}^{90}Rb \longrightarrow {}^{90}Sr$) и он образуется относительно нескоро после взрыва бомбы. Поэтому стронций-90 включается в мельчайшие частицы (менее 40 мкм), которые оседают вдали от эпицентра и легче включаются в пищевые цепи. Цезий-137 также имеет газообразных предшественников и является существенной составной частью более легко растворимых «дальних осадков».

При взрывах больших мощных «мегатонных» бомб, которые весьма широко испытывались в начале 60-х годов, происходит выброс вещест-

ва в стратосферу, что привело к глобальному заражению с выпадением осадков по всему земному шару, которое будет продолжаться еще много лет. Количество осадков, выпадающих в данной области, примерно пропорционально количеству атмосферных осадков. В США, например, к 1965 г. количество накопленного стронция-90 составляло во влажных районах (например, на востоке в зоне листопадных лесов) около 80 мКи/км^2, а в сухих районах (пустыни, степи и т. д.) — 35 мКи/км^2 (Клемент, 1965).

Исследования, проведенные после испытаний ядерного оружия на атоллах Тихого океана, показали, что радиоактивные изотопы, включающиеся в пищевые цепи в океане, достаточно легко отличаются от включающихся в наземные пищевые цепи (Сеймур, 1959; Пеламбо, 1961). В морских организмах в больших количествах обнаружены те радиоактивные изотопы, которые образуют прочные комплексы с органическими веществами, например кобальт-60, железо-59, цинк-65 и марганец-54 (все эти изотопы порождены нейтронной бомбардировкой), и те, которые присутствуют в виде частиц или коллоидов (^{144}Ce, ^{144}Pr, ^{95}Zr и ^{106}Rh). В наземных растениях и животных, напротив, находят больше всего растворимых продуктов распада, таких, как стронций-90 и цезий-137. Так как именно в морских животных, но не в морских растениях или наземных организмах была обнаружена наведенная активность, накапливающаяся в детрите, можно думать, что это различие связано с преобладанием в пищевых цепях морских экосистем фильтраторов и организмов, питающихся донными осадками. Это еще один пример того, что загрязнения могут миновать первый трофический уровень и включиться непосредственно в те звенья пищевой цепи, которые образованы животными.

Количество радиоактивных изотопов, которые включаются в пищевые цепи и в конце концов попадают в организм человека, определяется не только тем, сколько их выпало из воздуха (что, как уже отмечалось, непосредственно зависит от количества атмосферных осадков), но также структурой экосистемы и природой ее биогеохимических циклов. В общем в малокормных местообитаниях большая доля осадков будет входить в пищевые цепи. В богатой среде высокая скорость обмена и большая запасающая емкость почвы или донных отложений обеспечивают такое разбавление осадков, что в растения они попадают в относительно небольшом количестве. Подушковидная растительность тощих почв, такая, как моховые болота, заросли вереска, сообщества на выходах гранита, альпийские луга и тундры (и эпифиты в тропических экосистемах), действует как ловушка для осадков, ускоряя их потребление животными (Рассел, 1965), подобно тому как это происходит в детритных пищевых цепях. Два примера такого рода представлены в табл. 60 и 61. В Англии овцы, пасущиеся на возвышенных местах, накапливают в костях в 20 раз больше стронция-90, чем овцы, пасущиеся в долинах, потому что для высоких пастбищ характерны низкое содержание кальция и подушковидная растительность (табл. 60).

В табл. 61 мы видим, что у оленей с низменной песчаной прибрежной равнины на юго-востоке США содержание цезия-137 гораздо выше, чем у оленей вблизи гор Пидмонт, где почвы хорошо дренированы и содержат много глины. По количеству атмосферных осадков эти районы не различаются.

Выпавшие радиоактивные осадки (особенно ^{90}Sr и ^{137}Cs) могут дойти и на самом деле доходят по пищевой цепи до человека, хотя их концентрация в тканях человека в общем никогда не бывает такой высокой, как у овец и оленей. Человека несколько защищает его положение в пищевой цепи и процессы приготовления и обработки пищи, при

ТАБЛИЦА 60

Сравнение содержания стронция-90 (из радиоактивных осадков) на разных трофических уровнях в двух сильно различающихся экосистемах в Англии в 1956 г. (Брайан и др., 1957)

Уровень	Пастбище на холме (кислый торфяник, pH 4,3)			Пастбище в долине (коричневый суглинок, pH 6,8)		
	Содержание ^{90}Sr		коэффициент накопления[1]	Содержание ^{90}Sr		коэффициент накопления[1]
	пКи/г сухого вещества	пКи/г кальция		пКи/г сухого вещества	пКи/г кальция	
Почва (средняя мощность 10 см)	0,112	800	1	0,038	2,6	1
Злаки	2,5	2100	21	0,250	41	6,6
Кости овец	80	160	714	4,4	8,7	115

[1] Отношение колнчества изотопа в 1 г среды (почвы) к количеству в 1 г биологического материала.

ТАБЛИЦА 61

Сравнение концентраций цезия-137 (из осадков) у виргинского оленя с прибрежной равнины и близ гор Пидмонт в Джорджии и Южной Каролине (Дженкинс и Финдлей, 1968)

Район	Чнсло оленей	^{137}Cs, в пКи на 1 кг сырого веса	
		среднее и стандартная ошибка[1]	диапазон
Низменная прибрежная равнина	25	18,039±2,359	2,076—54,818
Пидмонт	25	3,007±0,968	0,250—19,821

[1] Различие между районами имеет 99%-ный уровень значнмостн.

которых некоторые из загрязнителей удаляются. Однако в 1965 г. в арктических и субарктических районах (например, на Аляске и в северной части Финляндии), население которых питается мясом северных оленей или карибу, концентрация цезия-137 в организме человека составляла, согласно Хенсону и др. (1967) и Миеттинену (1969), от 5 до 45 пКи на 1 кг веса (=5000—45 000 пКи/кг); это так же много, как у оленей с прибрежной равнины. Северные олени и карибу стали сильно радиоактивными, питаясь подушковидной растительностью. Таким образом, некоторые популяции людей получают внутреннее облучение в заметно более высоких дозах, чем фон, хотя никто не знает, насколько это опасно. В 1965 г. содержание стронция-90 в костях детей составляло в США 4—8 пКи на 1 г кальция (Комар, 1965). Неоднократные обследования, проведенные в последующие годы, показали, что это количество не увеличивается. И опять-таки, хотя нельзя утверждать, что такое небольшое содержание радиоактивного стронция опасно, можно быть уверенным, что, как и при многих других «стрессах от загрязнения», ни к чему хорошему это привести не может!

6. УНИЧТОЖЕНИЕ ОТХОДОВ

Несмотря на всю серьезность проблемы осадков, потенциально еще более серьезной является проблема уничтожения отходов, образующихся при использовании атомной энергии в мирных целях. Экологическим

аспектами уничтожения отходов не уделяется достаточного внимания, а между тем именно они представляют собой лимитирующий фактор для полного использования атомной энергии. Как утверждают Вайнберг и Хеммонд (1970), ядерная энергия «по существу неисчерпаема», но преградой на пути к очень широкому получению такой энергии являются возникающие при этом побочные воздействия на окружающую среду. Это еще одно выражение принципа, сформулированного в гл. 16: человека лимитирует не энергия сама по себе, а последствия загрязнения, порождаемого эксплуатацией источников энергии.

Обычно рассматривают три категории радиоактивных отходов:

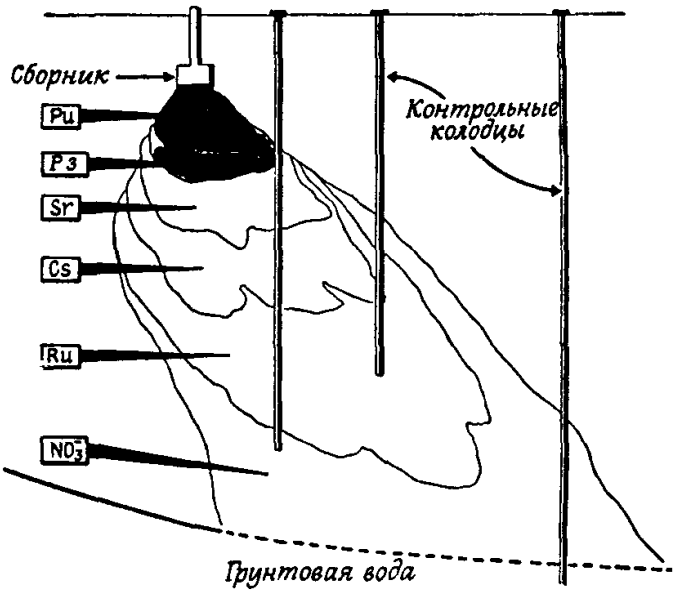
1. Высокоактивные отходы. Жидкости или твердые вещества, которые необходимо хранить, так как они слишком опасны, для того чтобы их можно было выбросить в биосферу. При расщеплении каждой тонны ядерного горючего образуется около 400 л таких высокоактивных отходов. В 1969 г. в 200 подземных контейнерах на четырех полигонах Комиссии по атомной энергии США хранилось $300 \cdot 10^6$ л таких отходов. Ежегодно требуется 60 000 м^3 емкостей для новых отходов; эта цифра будет возрастать по мере увеличения производства ядерной энергии. Среди других способов избавления от отходов рассматриваются следующие: 1) превращение жидкостей в инертные твердые вещества (керамику) для захоронения в глубоких геологических горизонтах; 2) хранение жидких и твердых отходов в глубоких соляных шахтах. Проблема осложняется тем, что высокоактивные отходы выделяют большое количество тепла, которое может расплавить стены соляных шахт или вызвать небольшие землетрясения, если оно выделяется в разломах определенных типов.

2. Низкоактивные отходы. Жидкости, твердые вещества и газы, обладающие очень низкой активностью, но занимающие слишком много места, чтобы хранить их целиком. Поэтому их приходится рассеивать в окружающей среде, но таким образом и в таких количествах, чтобы эта радиоактивность не вызывала ощутимого повышения фона и не концентрировалась в пищевых цепях.

3. Отходы с промежуточной активностью. Их активность достаточно высока, чтобы вызвать местное загрязнение, но достаточно низка, чтобы можно было отделить высокоактивные или долгоживущие компоненты, а с основной массой обращаться как с низкоактивными отходами.

Цикл уранового горючего на электростанциях состоит из следующих фаз: 1) добыча и измельчение; 2) очистка (химические реакции); 3) обогащение (повышение относительного содержания урана-235); 4) изготовление ядерных топливных элементов; 5) загрузка ядерного топлива в реактор; 6) регенерация расщепленного горючего; 7) захоронение или другой способ хранения отходов. Хотя бóльшая часть радиоактивных отходов образуется в реакторе, наиболее трудны те проблемы переработки отходов, с которыми приходится сталкиваться при регенерации (фаза 6), когда продукты деления (см. табл. 59, В) удаляются из отработанных топливных элементов. Регенерационные установки и места захоронения расположены в разных местах вне собственно атомной электростанции. Это означает постоянную опасность аварий, возможных при перевозке отработанных элементов или высокоактивных отходов. Отходы с низкой и промежуточной активностью возникают также в непосредственной близости от реактора (особенно при утечках или поломках), а также при добыче и изготовлении топлива. Таким образом, на всем протяжении цикла существует постоянная угроза радиоактивного загрязнения среды. Чтобы свести эту угрозу к минимуму, около атомной станции должны быть отведены обширные участки земли, особенно для 5, 6 и 7-й фаз. Необходим, в частности, достаточно обширный уча-

сток для захоронения в грунт, так как на каждые 1500 м³ высокоактивных отходов или на 3000 м³ отходов с низкой или промежуточной активностью требуется примерно 0,5 га. Такие участки должны постоянно находиться под наблюдением, чтобы исключить возможность заражения поверхностных и грунтовых вод и воздуха (фиг. 228). Позже мы рассмотрим требования к суше и воде в месте расположения атомной станции и переработки ее отходов.



Фиг. 228. Захоронение в грунт высокоактивных жидких отходов на Ханфордском заводе (Браун, Паркер и Смит, 1956)
Показано перемещение в почвах пустыни основных изотопов

До тех пор пока делящиеся материалы (уран, торий, плутоний и др) будут использоваться в качестве источника энергии, факторами, лимитирующими использование теоретически «неисчерпаемых» источников атомной энергии, будут оставаться большие количества отходов от продуктов деления (те же самые радиоактивные изотопы, которые присутствуют в осадках) плюс следовые количества расщепляемых материалов. Будет накапливаться очень много «мегакюри» радиоактивных изотопов с большими периодами полураспада (^{90}Sr, ^{137}Cs, ^{129}I, ^{99}Tc, ^{238}Pu, ^{240}Pu, ^{241}Am, ^{243}Am, ^{244}Cm). Ожидается, что используемые сейчас реакторы в ближайшие 15—20 лет будут заменены реакторами-размножителями, в которых при каталитическом сжигании урана-238, тория-232 и, может быть, лития-6 будет происходить самовосстановление делящихся материалов (Вайнберг и Хеммонд, 1970). При этом значительно снизятся потребности в горючем, но это не решит проблемы уничтожения отходов. Предполагается, что когда-нибудь станет возможным использование энергии синтеза (гл. 15, разд. 2). С продуктами деления тогда было бы покончено, но увеличилось бы количество веществ с наведенной активностью, в частности трития, который мог бы загрязнить гидрологический цикл в глобальном масштабе. Паркер (1968) подсчитал, что «если бы все атомные станции работали на реакции термоядерного синтеза, то в результате образовавшегося в энергетике трития доза загрязнения для всего земного шара к 2000 г. достигла бы недопустимого уровня!» Дополнительное обсуждение проблемы радиоактивных отходов см. Фокс (1969).

Если бы радиоактивные отходы не лимитировали использования атомной энергии, то лимитирующим фактором стали бы тепловые отходы или, что более вероятно, сочетание тех и других отходов создавало бы предельные ограничения со стороны загрязнения. То, что сейчас называют *тепловым загрязнением,* будет становиться все более серьезной проблемой, так как, согласно второму закону термодинамики, при любом превращении одной формы энергии в другую в качестве побочного продукта образуется бесполезное тепло (гл. 3, разд. 1). Переход от минерального горючего к атомному до некоторой степени уменьшает загрязнение воздуха, но при этом возрастает загрязнение воды, особенно тепловое. Так, при производстве 1 кВт·ч электроэнергии на тепловой станции тепловые отходы в атмосферу и в воду, используемую для охлаждения, составляют соответственно 400 и 135 ккал, а на современной

атомной электростанции — 130 и 1900 ккал. Таким образом, атомная электростанция средних размеров, производящая 3000 МВт электроэнергии, производит также тепловые отходы с интенсивностью свыше $5 \cdot 10^9$ ккал/ч.

Охлаждающая способность поверхности воды варьирует в зависимости от ветра и температуры воды от 7 до 36 ккал в 1 ч на 1 м^2 на каждый градус (1 °С) разницы между температурой воды и воздуха. Следовательно, для рассеяния тепла требуется большая водная поверхность, что-то порядка 0,6 га на 1 МВт в местностях с умеренным климатом, или 1800 га на электростанцию мощностью 3000 МВт. В одном отчете[1] в 1970 г. рекомендовалось каждой атомной электростанции мощностью 2400 МВт отводить 450 га для самой станции и хранения радиоактивных отходов и около 3000 га водной поверхности для охлаждения. Соответственно если выбрать второй вариант стратегии уничтожения отходов (гл. 16, разд. 4), то для каждой электростанции умеренных размеров придется отвести площадь минимум 4000 га. Это соответствует концепции зоны переработки отходов (фиг. 219) и предусматривает использование тепловых отходов для разведения рыбы или для других полезных целей.

Применение мощных охлаждающих устройств, таких, как градирни, позволило бы сократить необходимое пространство, но довольно дорогой ценой, так как это означало бы выбор дорогостоящего третьего варианта стратегии уничтожения отходов. Как и в отношении других отходов, всегда кажется заманчивым использовать для охлаждения океаны, но отчет другой специальной группы[2] предостерегает, что океаны нельзя больше рассматривать как свалку для всех порожденных человеком отходов. Хотя почти все предсказывают, что проблема локального теплового загрязнения будет все более обостряться, мнения относительно его конечного влияния на глобальный тепловой баланс расходятся (Петерсон, 1970).

Локальные вредные воздействия теплового загрязнения на водные экосистемы таковы: 1) повышение температуры воды часто усиливает восприимчивость организмов к токсичным веществам (которые, несомненно, должны присутствовать в загрязненной воде); 2) температура может превысить критические величины для «стенотермных» стадий жизненных циклов (гл. 5, разд. 2); 3) высокая температура благоприятствует замене популяций обычной флоры водорослей менее желательными сине-зелеными (гл. 11, разд. 4); 4) при повышении температуры воды животным нужно больше кислорода, а в теплой воде его содержание понижено (стр. 164—165).

Дополнительные сведения о биологическом эффекте теплового загрязнения см. Найлор (1965), Манн (1965), Кларк (1969) и Кренкель и Паркер (ред.) (1969).

7. БУДУЩЕЕ РАДИОЭКОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

В этом кратком обзоре мы пытались показать, что проблемы радиоактивного и теплового загрязнения окружающей среды, связанного с использованием ядерной энергии, будут углублять и так уже серьезные ограничения, накладываемые разного рода загрязнениями на дальней-

---

[1] «Атомная энергия на юге». Отчет Службы атомной энергии южных штатов, Атланта, Джорджия, 1970.

[2] «Свалка в океане. Национальная политика». Отчет президенту, составленный Советом по качеству окружающей среды, 1970.

шее развитие «индустриализованного» человека. Вместе с тем мы отметили и те необычайно привлекательные возможности, которые дает исследователю метод радиоактивных изотопов. До настоящего времени радиационная экология занималась преимущественно описанием и разработкой методик, но теперь настало время, когда ей следует внести свой вклад, и притом значительный, в теорию экосистем. Радиационные методы предлагают мощные средства для решения двух основных проблем экосистемы: о связи однонаправленного потока энергии с круговоротом веществ и о взаимодействии физических и биологических факторов в регулировании экосистемы. Только при глубоком понимании всех этих вопросов человек сможет сам обнаруживать собственные ошибки и исправлять все те нарушения в системах жизнеобеспечения, которые вносит в биосферу безудержное развитие техники (Ю. Одум, 1965). В не слишком далеком будущем радиоэколог, вероятно, будет участвовать в решении вопросов о том, когда сохранять, а когда рассеивать отходы атомной эпохи. Ведь кому же, как не экологу, знать, чего можно ожидать в биологической среде обитания!

Глава 18

Применение дистанционных датчиков для изучения экосистем и управления ими[1]

Дистанционным обследованием называют получение информации о биосфере бесконтактными методами в любой части электромагнитного спектра, обычно с помощью самолетов или спутников. Это один из упоминавшихся в начале этой книги (гл. 1, разд. 1) быстро развивающихся методов, дающих возможность более эффективно исследовать очень большие экосистемы Дистанционное обследование даст возможность применять принципы, выявленные в результате интенсивного экологического изучения небольших пространств, к планированию и управлению в масштабе крупных административных единиц, таких, как районы, округа и штаты, или естественных единиц, таких, как водосборный бассейн, влажный тропический лес или бассейн океана.

Фотографирование с земли или с высокой вышки — хорошо знакомая и удобная форма дистанционного обследования, которая с 30-х годов широко используется лесоводами (Эвери, 1966), геологами и географами (Эвери и Рихтер, 1965) для инвентаризации древесных насаждений, составления геологических карт и обоснования систем землепользования. Внедрение лазерного профилометра (Римпли и Паркер, 1965), который с помощью короткого светового импульса позволяет измерять очень малые различия в высоте на основании простой зависимости времени и расстояния, позволит в ближайшем будущем заменить наземную службу проверки высотных отметок этих карт. Та же самая техника применяется для измерения расстояния до Луны с разрешением менее трети метра

В лесоводстве высоту дерева и диаметр ствола, а следовательно, и объем древесины можно определить по аэрофотоснимкам на панхроматическом материале с ошибкой менее 20%. Так как отношение диаметра ствола на высоте груди к диаметру кроны довольно постоянно (например, 2,5 : 30 см у хвойных на западе США и 2,5 : 23 см у лиственных на востоке), общий диаметр на высоте груди или площадь оснований стволов деревьев верхнего яруса можно оценить по промерам днаметров крон на фотографиях

Развитие военной техники и космические исследования стимулировали создание множества новых бортовых авиационных датчиков (Холтер и Вольфе, 1960), которые регистрируют энергию разных участков спектра, что сильно расширяет возможности получения информации при облетах. Соответствующие электронные системы анализируют эту информацию и представляют ее в виде стандартных фотографий или записей на магнитной ленте для ввода в вычислительную машину (Петерсон и др., 1969). Некоторые из этих электронных систем очень сложны, и

[1] Эта глава написана Ф Джонсоном

для работы с ними требуются специально подготовленные операторы. Следует подчеркнуть, что для понимания и оценки таких данных, особенно полученных в невидимых участках спектра, необходимо хорошее знание экосистемы, в которой производится сбор информации. Измерения и наблюдения, выполняемые на земле одновременно с облетами и называемые «привязкой к поверхности», весьма существенны для успеха большинства работ по дистанционному обследованию. После того как установлена индикаторная величина сведений, полученных с помощью дистанционных датчиков, можно обойтись без дальнейших наземных измерений. В такого рода исследованиях должны участвовать и инженеры и экологи. В процессе интерпретации сигналов, полученных от дистанционных датчиков в разных участках спектра, постоянно возникают новые вопросы, касающиеся организмов и их среды обитания. Например, мы знаем цвет дуба, но мы не знаем его спектральных свойств за пределами длин волн видимого света. Для того чтобы в полной мере представить себе все возможности метода телеметрии, надо провести много фундаментальных исследований (Паркер и Вольф, 1965). В трудах двух симпозиумов по применению телеметрии в экологии (см. Bioscience, т. 17, 1967, и Джонсон (ред.), 1969) рассмотрены возможности этого метода и связанные с ним технические проблемы.

1. ФИЗИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ДИСТАНЦИОННОГО ОБСЛЕДОВАНИЯ

Для того чтобы использовать информацию, получаемую от бортовых систем датчиков, важно понимать основные соотношения энергии и массы. Электромагнитный спектр подробно описан в гл. 5, разд. 5. Взаимодействия энергии и массы и соответствующие датчики для каждой зоны спектра показаны на фиг. 48 (дополнительные сведения см. Фритц, 1967; Кринов, 1947; Стайнер и Гутерман, 1966). Существует три основных типа систем, пригодных для дистанционного обследования с самолета или спутника.

1. Фотографирование в видимой или близкой к ней части спектра от 380 до 1000 нм.
2. Оптико-механическое сканирование в диапазоне от ультрафиолетовых до инфракрасных частот 300 нм — 40 мкм.
3. СВЧ-техника для выделенных зон длин волн от 1 мм до 1 м.

Все эти три системы дают обычно двумерное, или фотографическое, изображение. В отличие от систем, воспринимающих излучаемую с земли энергию на соответствующих длинах волн, радар представляет собой активную систему, работающую на СВЧ-частотах, в которой энергия, генерируемая на самолете, направляется на землю. Отраженный сигнал улавливается радаром при помощи антенны, соответствующей данной длине волны. Энергия отраженного сигнала зависит прежде всего от ориентации наземного предмета относительно направления луча, а также от диэлектрических свойств отражающего материала (Мур и Симонетт, 1967). Преимущество радарного изображения состоит в том, что оно не зависит от погоды и времени суток.

Все объекты испускают излучение. Энергия излучения абсолютно черного тела пропорциональна четвертой степени его температуры по Кельвину. Пик поступающей на Землю солнечной энергии лежит в области 480 нм (зеленый свет); энергия эта исчезающе мала на длинах волн свыше 3 мкм, тогда как пик отраженного излучения находится около 10 мкм, а энергия в области ниже 3 мкм исчезающе мала (сравнение солнечного и теплового излучений см. гл. 3, разд. 2 и фиг. 48). С самолета, оборудованного устройством для сканирования в области

теплового излучения, удается иногда точно нанести на карту целые популяции крупных животных. За последние пять лет были достигнуты большие успехи в конструировании датчиков теплового излучения на основе фоторезисторов, которые позволяют регистрировать различия температуры менее 0,01 °С. Чтобы такие датчики (изготовленные, например, из сульфида свинца, германия, легированного золотом, или сурьмянистого индия) были высокочувствительны, их нужно охлаждать жидким азотом или гелием. Вращающееся зеркало фокусирует на датчике узкий луч в направлении, перпендикулярном курсу полета; сигнал отображается разными оттенками серого, соответствующими различной температуре поверхности наблюдаемых объектов. Калибровку шкалы серого можно выполнить в фактических, а не в относительных температурах. Таким образом можно построить кодируемые в оттенках серого контурные карты, соответствующие распределению температур на поверхности обследуемого района в определенное время. Информация, полученная сразу в нескольких зонах спектра, часто дает больше суммарной информации от каждой из этих зон по отдельности. Это привело к развитию «спектрозонального» наблюдения, т. е. к регистрации энергии в нескольких или многих зонах спектра одновременно. Полученные данные могут быть переданы на землю либо по каналу телеметрии, либо в записи на пленку или магнитную ленту. Такая информация зависит от обследуемой среды, от поверхностей растений и животных или сложного взаимодействия того и другого. Полученные сигналы подвергают анализу, пытаясь понять их биологическое значение, однако нередко при этом ощущается недостаток предварительного опыта, которым можно было бы руководствоваться. Как это часто бывает, техническое мастерство обгоняет понимание, так что возникает «отставание», продолжающееся до тех пор, пока полученные картины не удастся эффективно «привязать к поверхности». Только после этого можно оценить, насколько полезно в действительности спектрозональное обследование.

В общем потенциальная информация зависит от характерного для данного объекта соотношения энергии и массы. Поглощение, излучение, рассеивание и отражение энергии любым конкретным типом вещества избирательны в отношении длины волны и специфичны для каждого вещества, поскольку зависят от его атомного и молекулярного строения (Колуэлл и др., 1963). Соответственно каждый тип биомассы или физического субстрата излучает спектр характерной частоты и интенсивности. Однако регистрируемый сигнал, проходя через атмосферу, к сожалению, несколько ослабляется, а кроме того, на него влияет качество используемой электромеханической системы.

Взаимоотношения энергии и растений

Большая часть поверхности суши покрыта растительностью. Дистанционные датчики прежде всего воспринимают сигналы от поверхности листьев растений. Что происходит с солнечной энергией, падающей на листья? В видимой и близкой инфракрасной частях спектра кутикула и эпидермис листьев отражают и излучают слабо и не очень селективно. Хлорофилл поглощает более 80% энергии красного и синего концов видимого спектра, падающей на поверхность листьев, тогда как примерно 40% зеленого света отражается. На ближнюю инфракрасную часть спектра хлоропласты влияют мало, но на нее сильно влияет изменение коэффициента преломления между воздухом в межклеточных пространствах и гидратированной целлюлозой клеточных стенок. Доля энергии, проникшей в лист до мезофилла и отраженной от него, больше для ближних инфракрасных, чем для видимых длин волн (Колуэлл и др.,

1963). На инфракрасных фотографиях часто лучше выявляются сукцессионные и сезонные изменения, вызываемые слабыми изменениями в растительных пигментах и структуре листьев, чем на обычных цветных фотографиях. Энергия, поглощенная на одной длине волны и высвеченная на другой (например, флуоресценция), может быть существенной для датчиков ультрафиолетовых и ближних инфракрасных зон; потери на флуоресценцию составляют всего лишь несколько процентов доступной энергии света. Изменение физиологического состояния растения может привести к утрате тургора тканью листа. По-видимому, изменения в отражательной способности в красном и ближнем инфракрасном диапазонах происходят гораздо раньше, чем можно обнаружить какие-либо сдвиги на видимых длинах волн. Однако механизм такого уменьшения отражательной способности в красной или ближней инфракрасной областях, происходящего в результате потери тургора, грибных болезней или изменения геометрии клеток, еще не исследован экспериментально. Физические и физиологические основы спектральных характеристик растений хорошо изложены Гейтсом и др. (1965) и Найплингом (1969). Подробное изучение этих свойств обеспечило успех нескольким недавним экспериментам, в которых аэрофотосъемка на цветную и инфракрасную пленку была использована для обнаружения болезней и размеров поражения на цитрусовых плантациях, на картофельных и пшеничных полях и в хвойных лесах (Мейер и Френч, 1966), для оценки влияния на растительность гербицидов, трудности поддержания тока воды через растение и ионизирующего излучения (Джонсон, 1965). Ведущиеся в настоящее время исследования выявляют возможность предсказывать урожаи сельскохозяйственных культур (а также потери), пигментную структуру экосистем, а может быть, даже и видовое разнообразие (Одум, 1969) верхнего яруса растительности. В тех случаях, когда содержание хлорофилла на автотрофном уровне можно связать с продуктивностью (гл. 3, разд. 3), появится возможность определять это содержание при помощи дистанционных датчиков.

Взаимоотношения энергии и животных

Растения и животные связаны с окружающей средой обменом энергией, происходящим на их поверхности. Так как животные, в особенности гомойотермные, частично регулируют температуру поверхности своего тела посредством движения и метаболической активности, температура наружных покровов, шерсти или перьев — важный индикатор реакции животных на факторы окружающей среды. Измеряя температуру поверхности, можно понять энергетический баланс различных организмов (Гейтс, 1969).

Сканирующее устройство с приемником теплового излучения для учета животных с мгновенным полем зрения в три миллирадиана может обнаруживать различия температуры около 1 °С (Мак-Каллок и др., 1969). Такое поле зрения — компромисс между температурной чувствительностью и разрешением. Чтобы повысить чувствительность, пришлось бы увеличить поле зрения, а это сделало бы невозможным выявление различия между температурой отдельного животного и температурой его местообитания. Наилучшей для учета представляется длина волны от 8 до 14 мкм. На этой длине волны с успехом был проведен учет виргинского оленя и некоторых более крупных травоядных млекопитающих. Так как чувствительность и разрешение сканирующих устройств с приемником теплового излучения приближаются к теоретическому пределу, то вряд ли следует надеяться, что с их помощью можно будет обнаруживать отдельных животных величиной с лисицу или собаку или

различать виды более крупных животных. Поскольку успеху измерений способствуют большие температурные различия между животным и фоном, идеальные условия создает снежный покров. Наблюдения за оленями лучше проводить при дневных полетах (Мак-Каллок и др., 1969); для интерпретации данных теплового сканирования растительности нагорья также следует предпочесть дневные полеты, однако типы низинной или болотной растительности в Мичигане легче было распознавать по ночным данным (Уивер и др., 1969).

Обнаружение отдельных животных на расстоянии сильно облегчается, если удается укрепить на них какой-либо источник, излучающий легко обнаруживаемый сигнал. Регистрация сигналов от прикрепленного к животному передатчика называется *биотелеметрией*. Обычно для этого пользуются маленьким длинноволновым радиопередатчиком, но полезным может быть также источник радиоактивности. Метод биотелеметрии позволяет исследователю очень точно определять местонахождение данного животного и регистрировать ритм сердечных сокращений; для этого достаточно поймать животное, прикрепить к поверхности или вживить в полость его тела передатчик и вновь выпустить его (Фолк, 1967). Характер передвижения отдельных особей лося, карибу или оленя, например, позволяет получить такие данные о поведении, как величина индивидуальной территории, время питания и пищевые предпочтения, реакция на охотничьих собак и охотника (Мерчинтон, 1969). Регистрируя на расстоянии физиологические функции, например сокращения сердца, можно определить влияние стресса со стороны окружающей среды на циркадные ритмы организма. В рамках одной международной программы предполагается провести исследования, в которых северные олени и белые медведи, снабженные радиопередатчиками, будут пеленговаться спутником с полярной орбиты и сведения об их местонахождении будут передаваться в лаборатории, расположенные в умеренных широтах. Подобным же образом при помощи инструментальных буев можно проследить пути морских течений.

Радиопередатчики весом всего по 2,5 г прикрепляли к мелким перелетным птицам, следили за их перелетами с помощью приемников, установленных на пролетных путях или на небольшом самолете. В одном из таких исследований к дроздам, гнездящимся близ Великих озер и в Канаде, во время их остановки при весеннем перелете в центральной части Иллинойса прикрепляли передатчики. При ночном перелете регистрировался путь птиц, который привел их в северную часть Висконсина. Ночной перелет начался через 1—2 ч после захода солнца (после того как птицы отдохнули) и у некоторых птиц продолжался до рассвета. Птицы летели на высоте от 600 до 1800 м со скоростью 40—55 км/ч (Кочрен, Монтгомери и Грабер, 1967). (Использование миниатюрных передатчиков для регистрации температуры тела норных животных — см. гл. 8, разд. 8.) Для наблюдения за передвижениями животных можно использовать также наземную радарную установку. С помощью радара были проведены очень интересные исследования поведения насекомых (Конрад, 1968; Гловер и др., 1966) и миграций птиц (Лэк, 1959, 1962). Вместе с тем мигрирующие птицы, а иногда и насекомые могут быть причиной паразитных сигналов в авиационных приборах, происхождение которых сначала не могли понять. Чувствительность даже обыкновенной метеорологической радиолокационной установки теперь так велика, что они не только регистрируют массовые ночные миграции, но и выявляют число птиц и даже высоту и направление полета отдельной птицы (Конрад, Хикс, Добсон, 1968). Распознавание и слежение за массовыми перелетами птиц (и летучих мышей) важны для предотвращения опасных столкновений с самолетами. Хотя

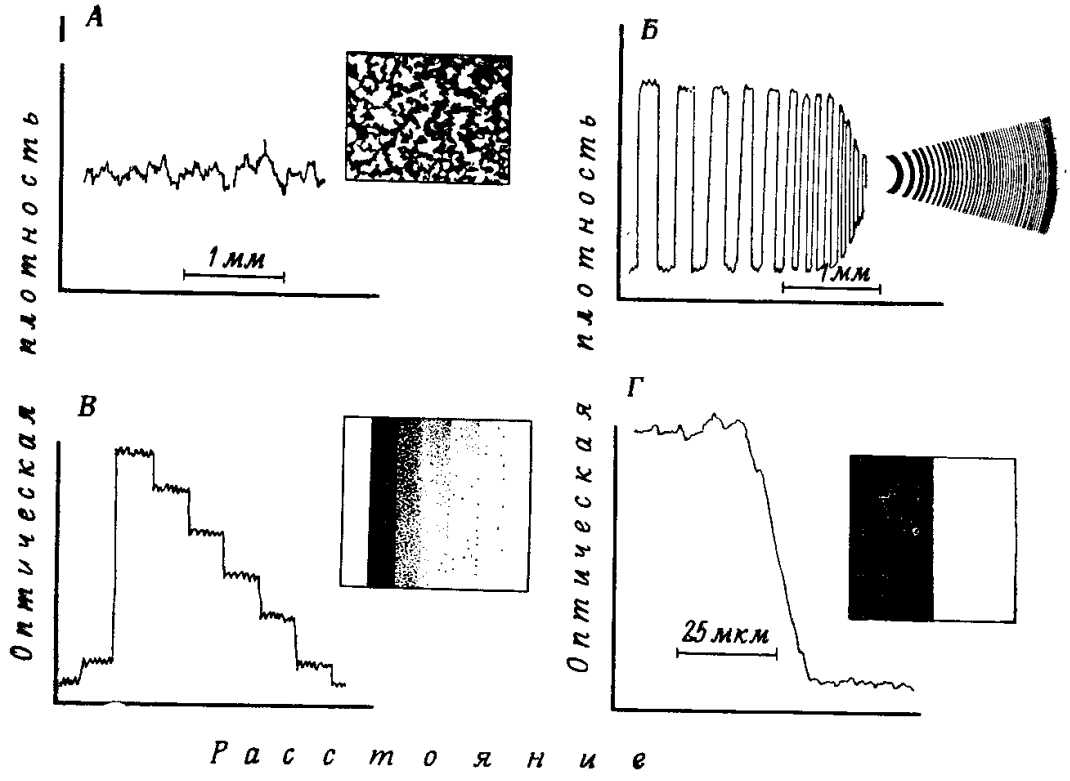
хорошо известно, что большинство птиц мигрируют ночью, характер и протяженность миграций было трудно оценить, пока мы не научились отличать «птичьи» сигналы от сигналов, возникающих при отражении от капелек воды и других небиологических отражателей. Очень большие скопления мигрирующих птиц часто бывают связаны с движением фронтов погоды.

2. ПРОЦЕСС ИЗВЛЕЧЕНИЯ ИНФОРМАЦИИ

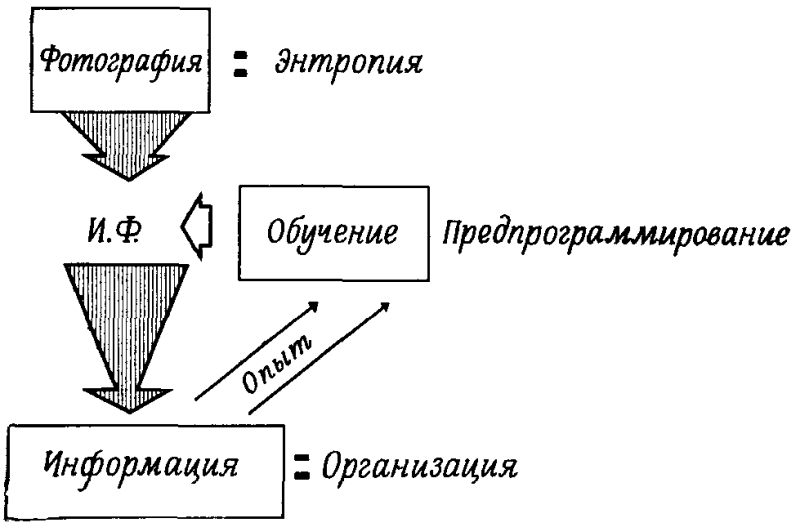
Информацию, содержащуюся в фотографиях или других изображениях, можно оценить как качественно, так и количественно. Процедура установления соответствий путем визуального исследования называется *интерпретацией* или *расшифровкой* аэрофотоснимков, а процедура количественной реконструкции наблюдаемых структур называется *фотограмметрией.*

Интерпретация

К исследователю, анализирующему изображения, предъявляются известные требования. Прежде всего он должен обладать опытом или другой полученной на земле информацией: 1) об аналогичных районах и 2) о тех проблемах, для решения которых проводится анализ (Людер, 1959). Вероятно, наибольшей компетентностью для извлечения информации о растительности из аэрофотоснимков обладает специалист по экологии растений. Далее, для анализа изображения необходимо представлять себе его масштабы, чтобы давать количественные и качественные оценки. На распознавание размера и формы частично влияет масштаб, а распознавание структуры зависит от расположения составных частей; оба эти обстоятельства, очевидно, по-разному влияют на расшифровку фотоснимков, сделанных со спутника, и микрофотографий. Наконец, при интерпретации следует принимать во внимание зерно,



Фиг. 229. Четыре свойства пленки и оптическая плотность.
А. Зерно. *Б.* Разрешенне. *В.* Контраст. *Г.* Резкость.



Фиг. 230. При интерпретации фотографии (И. Ф.) по аналогии с теоретико-информационной моделью энтропия сложной структуры уменьшается по мере извлечения информации.

Один из важных входов для расшифровки структуры составляет обучение, а опыт представляет собой обратную связь, которая модулирует и ускоряет дальнейшую интерпретацию.

разрешение, контраст и резкость (фиг. 229). Вариации плотности можно измерить в градациях серого или — в случае несерых изображений — в цвете или оттенке, в цветовых координатах, в цветах по шкале Мунзелла или в других обозначениях цвета. На панхроматических пленках регистрируется около 225 различных оттенков серого, а на цветных фотографиях можно в принципе записать до 20 000 различных сочетаний цвета и оттенка.

Важнейшим ключом к идентификации, установлению происхождения или функции изображенных объектов часто служат текстура фотографии и взаимное расположение компонентов (Стоун, 1956). Разрешение, т. е. отношение величины объекта к величине зерна (или отношение, «сигнал—шум»), сильно улучшилось благодаря повышению чувствительности эмульсии и усовершенствованию оптических и электронных систем. Например, недавно при помощи радара удалось проследить за передвижением одной пчелы с расстояния 10 км (Гловер и др., 1966).

Фотография может иметь простую или сложную структуру в зависимости от числа переменных. Если представить заложенную в фотографии информацию как некую иерархическую организацию в форме пирамиды (Джонсон, 1966), то наиболее общая информация будет соответствовать вершине пирамиды, а основание — множеству деталей. Если следовать дедуктивной логике, то по мере того, как мы, начав интерпретацию с венчающего постройку камня, переходим к деталям, число переменных растет, верность наших суждений об изображенных объектах снижается и нам требуется все больше «привязок к поверхности» или посторонней информации. Индуктивная логика, напротив, начинает с деталей и ведет к обобщению. Чтение фотографии или определение видов — первый этап индуктивного осмысливания. Табл. 62 — пример применения дедуктивного критерия к интерпретации снимка растительности. Здесь на четырех (А—Г) последовательных этапах исследования структуры некоторого участка земли выясняются все более и более мелкие детали. Извлечение информации, заключенной в аэрофотоснимках, можно по аналогии описать в терминах теории информации (Джонсон, 1966). Как показано на фиг. 230, интерпретация фотографии представляет собой, так сказать, попытку пройти от состояния неупорядоченности, присущего неинтерпретированной фотографии, к состоянию организации, оцениваемой по информации, извлеченной из фотографии. Такая

аналогия параллельна представлению о петле обратной связи, обсуждавшемуся в гл. 10 (см. фиг. 132).

ТАБЛИЦА 62

Дедуктивный подход к интерпретации растительности

А. Общий тип структуры — фотографии со спутника и мелкомасштабная мозаика

Различимы:	Лес	Культурный ландшафт
	Кустарник	Отсутствие растительности
	Степь	Смешанная растительность

Б. Признаки структуры — мозаика и мелкомасштабные отпечатки

Различимы:	Протяженность и размещение областей
	Граничные условия
	Сложность состава

В. Элементы структуры — стереопары

1. Тон и текстура —	Спектральный класс (оптическая плотность)
	Расположение
	Сложность состава и однородность
2. Характеристики места —	Дикий или культурный ландшафт
	Тип почвы и подстилающих пород
	Тип стока
	Наклон склонов и их экспозиция
3. Структурные характеристики —	Конфигурация полога
	Типы крон (разнообразие)
	Плотность
	Высота

Г. Компоненты структуры — крупномасштабная фотография

1. Локальные соответствия и взаимодействия — причинные факторы и происхождение
2. Состав — видовое разнообразие
3. Динамика — взаимодействия, процессы, характер сукцессии

Природа тона и текстуры

Интерпретируемая фотоинформация часто выражена в градациях тона и категориях текстуры. Информационное содержание таких качественных показателей часто бывает трудно оценить количественно или автоматизировать процесс получения информации. Если, однако, тон и текстура приравнены к плотности, то основой для автоматического распознавания структуры может служить денситометрия.

Фотоинформация измеряется на проявленных снимках. Интерпретировать проявленный снимок или проводить на нем измерения можно по его способности задерживать свет, т. е. по его непрозрачности I_0/I_t. Оптическая плотность D определяется как логарифм непрозрачности:

$$D = \ln (I_0/I_t), \tag{1}$$

где I_0 — начальная интенсивность, а I_t — интенсивность прошедшего света. Для денситометрических измерений созданы денситометры с несколькими типами выходных устройств. Записи плотности, регистрируемые как электрические сигналы на ленте самописца, характеризуются величиной плотности (уровнем) D, амплитудой A и частотой F. Таким образом, структура фотографии, характеризуемая в параметрах плотности, может быть представлена как

$$\text{Структура фотографии} = P = D, A, F \text{ (двумерная)}. \tag{2}$$

$$\text{Запись плотности} = P_t = (\bar{d} \pm \bar{a})\bar{f} \text{ (одномерная)}. \tag{3}$$

Частота в значительной степени зависит от масштаба. Кристаллы хлористого серебра в эмульсии роликовой пленки имеют среднюю пло-

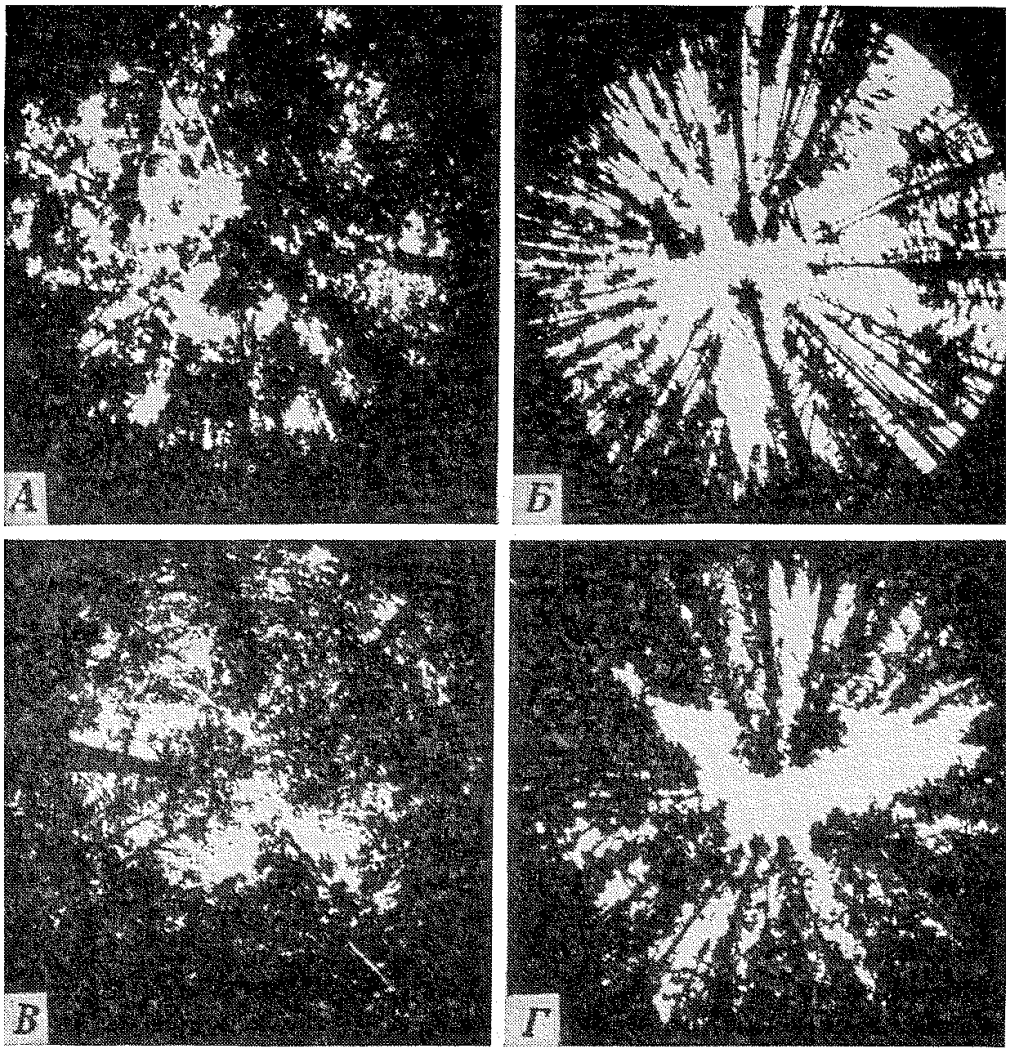
щадь около 0,5—1,0 мкм^2, поэтому теоретически максимальное количество перестановок, которое можно зафиксировать, меньше чем $1 \cdot 10^4$. Так как частота больше зависит от расстояния между зернами, чем от их диаметра, истинное число перестановок, вероятно, на несколько порядков меньше. Можно выдвинуть аргумент, что данная структура фотографии, определенная равенством (2), эквивалентна одному биту информации и что, таким образом, максимум информации, которую можно извлечь из панхроматической пленки при денситометрии, составит $5 \cdot 10^8$ бит. Здесь бит информации — безразмерная величина, но размерность самой структуры важна для тех выводов, которые мы о ней делаем. Размер, форма и размещение — переменные, дополнительные к тону и текстуре.

Идентификация мишени может также зависеть от совместной встречаемости разных структур, таких, как освещенные солнцем и затененные структуры одного и того же объекта. Для более сложных наземных структур может потребоваться синтез ряда соприкасающихся или взаимно исключающих элементов структуры, которые, согласно равенству (2), определяются как элементарные различия. Очевидно также, что структуры различимы настолько, что имеется определенная избыточность информации. Таким образом, дешифровщику фотографий редко приходится сталкиваться с чем-то таким, что приближается к теоретическому пределу сложности структуры.

Экологический смысл, придаваемый какой-либо структуре на фотографии или изображении, связан, очевидно, с масштабом и нуждается в независимом подтверждении. Биологической единицей, соответствующей одному биту информации, может быть один лист в очень крупном масштабе или целый лесной древостой в случае спутника на околоземной орбите. Поскольку экологу часто хочется иметь информацию в разных масштабах (например, на уровне организма, популяции и экосистемы), то изучение всего диапазона масштабов может оказаться полезным способом объединения информации, полученной на разных уровнях разрешения.

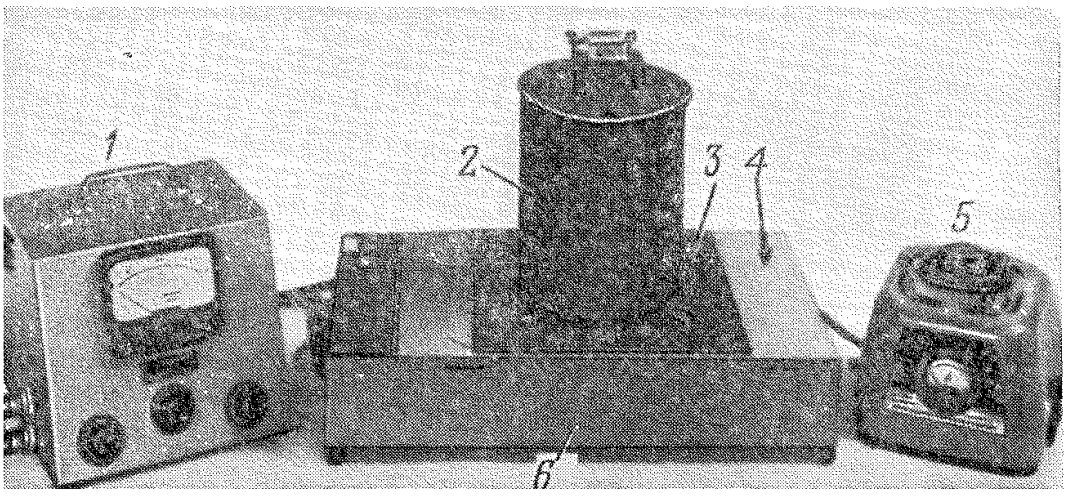
Фотограмметрия

Автоматическая расшифровка фотографий находится еще в младенческом возрасте (Розенфельд, 1965), хотя достигнуты большие успехи в кодировании изображения электрическими импульсами, как при передаче фотографий поверхности Луны. Фотограмметрически, так же как при помощи микроденситометра, можно осуществлять дискретные измерения. Применяя цветные фильтры, подобранные в соответствии с денситометрическими характеристиками эмульсии, можно выразить цветное изображение или пигментную насыщенность пленки в количественных показателях. Сходным образом было получено выражение для сомкнутости полога в лесу — показатель покрытия верхнего яруса; здесь применяли макроденситометрию полусферических фотографий, выполненных с поверхности земли (фиг. 231) (Джонсон и Фогель, 1968). Прибор, подобный показанному на фиг. 232, измеряет с 95%-ной достоверностью процент затенения неба растительностью в спроецированном на плоскость конусе с углом 90° при вершине. Соотношения света в пределах данного леса можно рассчитать по сходной фотографии, сделанной при помощи объектива «рыбий глаз» (Андерсон, 1964). Фотограмметрия дает также возможность вычертить микрорельеф местности по стереофотографиям, полученным с использованием двуногого штатива (фиг. 233). Было показано, что с таким штативом можно получить устойчивые оценки размеров для величин около ± 1 см, поднимая каме-



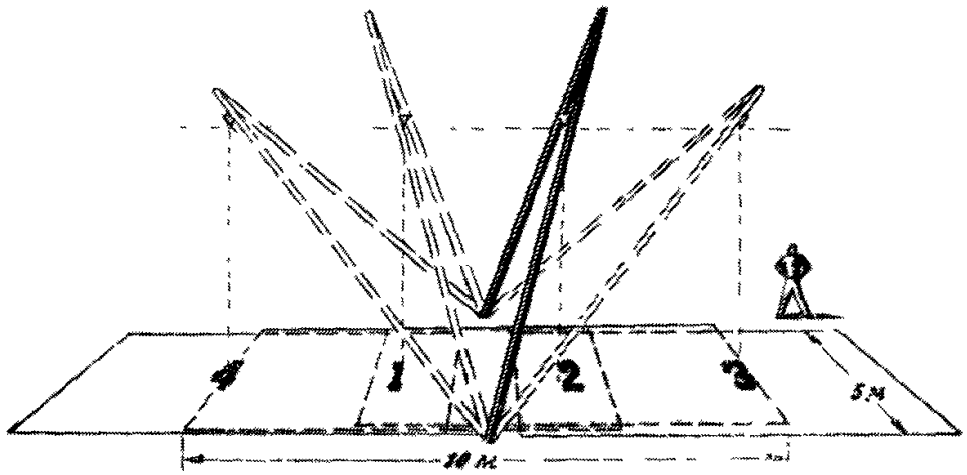
Фиг. 231. Полусферические фотографии (снимки, сделанные с земли по направлению прямо в небо) разных типов леса.

Процент сомкнутости крон определяется при помощи установки для измерения оптической плотности, показанной на фиг 232 *А* Северный лиственный лес в Нью-Гемпшире — 88 *Б* Древостой банксовой сосны в штате Онтарио (Канада) — 54 *В* Дождевой тропический лес в Пуэрто Рико — 84. *Г.* Субарктический древостой черной пихты во внутренней Аляске — 72.



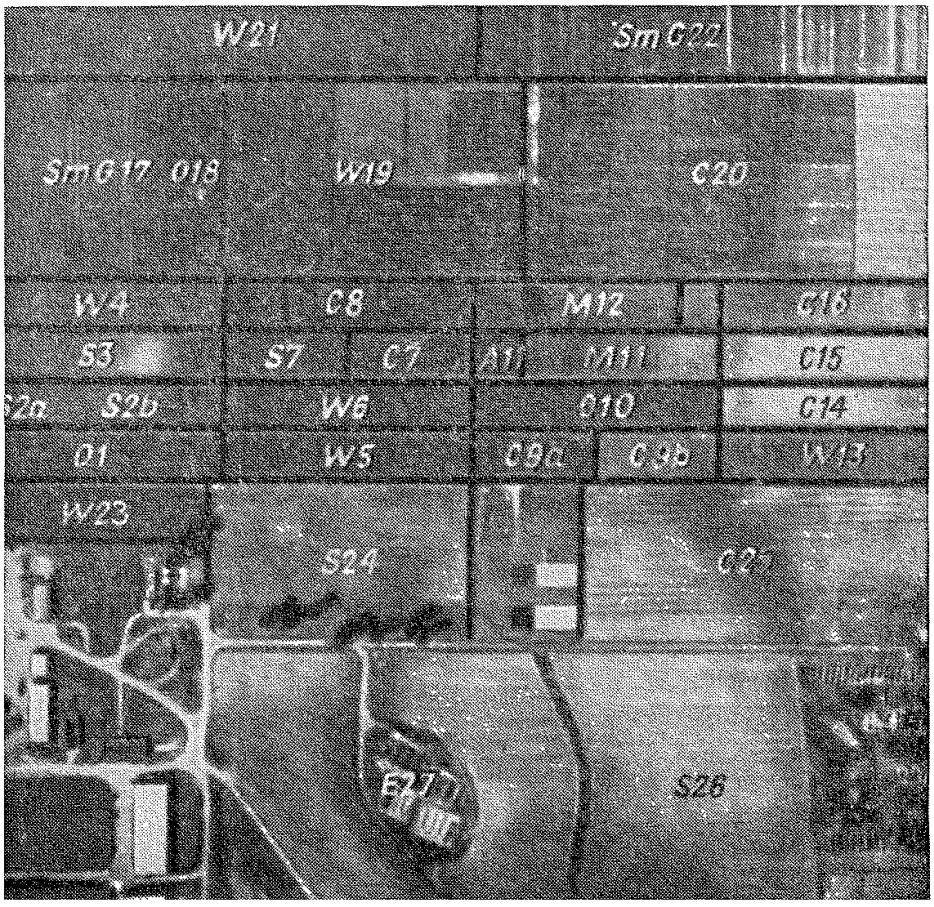
Фиг. 232. Установка для измерения оптической плотности, регистрирующая ослабление проходящего света.

1 — фотометр на 110 В; *2* — узел фотоэлемента; увеличенные полусферические фотографии (снимки с объективом «рыбий глаз»), подобные показанным на фиг. 231, помещены между прижимными планками (*3* и *4*); *5* — регулятор напряжения; *6* — источник света Процент сомкнутости крон определяют по ослаблению света



Фиг. 233. Двуногий штатив для фотоаппарата, используемый при фотограмметрической стереофотографии для получения стереоскопических изображений затененных поверхностей.

Фотоаппарат подвешивают вертикально к вершине штатива, который отклоняется точно в заданные положения. Это устройство может быть собрано и установлено двумя людьми.

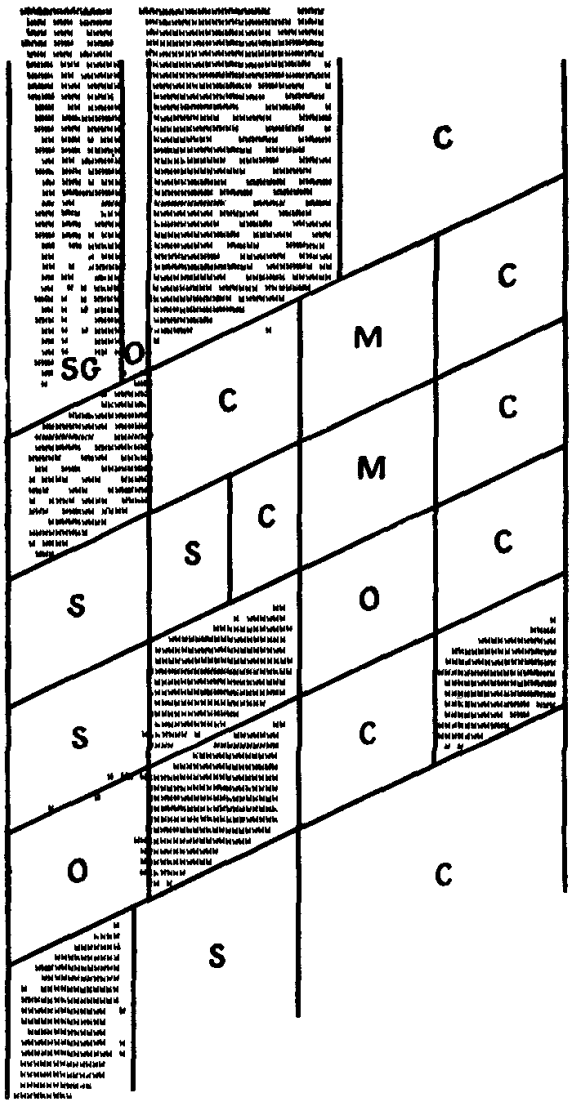


Фиг. 234. Карта части угодий сельскохозяйственной фермы университета Пардью (конец июня 1966 г.).

W — пшеница; *O* — овес; *C* — кукуруза; *S* — соя; *A* — люцерна; *SmG* — мелкие зерновые; *M* — разные культуры: бобовые, соя, сорго, масличные или просо.

ру на высоту до 10 м (Уайттлзи, 1966). В пределах плейстоценовых отложений арктической береговой равнины Аляски микрорельеф определяют вытянутые в одном направлении озера и языки льда неправильной формы. Для выявления зависимости распределения растительности от микрорельефа, характера подстилающих пород, почвообразовательного процесса и объема льда в грунте (Браун и Джонсон, 1965) на основе аэрофотосъемки были составлены топографические карты с сечением горизонтали 0,5 м (Браун и Джонсон, 1966).

В расшифровке аэрофотоснимков или изображений на экране радиолокатора узким местом был человек — расшифровщик. Однако недавно в Мичиганском университете было сконструировано одноапертурное 12-канальное оптикомеханическое сканирующее устройство, что позволило достигнуть больших успехов в этом направлении (Полсин, 1969). Этот прибор сочетает в себе спектрофотометр с подходящим многоканальным измерительным устройством (Холтер и Вольфе, 1960). Энергия, поступающая на входную щель, делится на 12 каналов в диапазоне от 400 до 1000 нм. Каждая зона спектра отдельно регистрируется на магнитной ленте; каждый канал откалиброван таким образом, что для каждого тона можно получить фактическую величину энергии, воспринятой от наблюдаемого объекта. При наличии соответствующих датчиков добавляются шесть дополнительных каналов — один в ультрафиолетовой зоне и пять в инфракрасной.



Фиг. 235. Расшифровка карты посевов пшеницы.

Данные сканирования по 12 каналам переведены в цифровой код и обработаны по методу наибольшего правдоподобия (скошенность вызвана рысканьем самолета и нарушением процедуры сбора данных) (30/VI — 1966 г., 15 час. 14 мин.; высота 2000 футов). *W* — пшеница (расшифрованы все поля пшеницы); *O* — овес; *C* — кукуруза; *S* — соя; *SG* — мелкие зерновые; *M* — разные культуры: бобовые, сорго, просо, соя, масличные, люцерна.

Так как запись по всем каналам делается одновременно, все изображения прекрасно совпадают. Для установления корреляции с наземными привязками данные по каждой зоне спектра или по выбранным зонам можно ввести в вычислительную машину или же их можно получить в виде отдельных фотографий, которые затем подвергают анализу. Впервые эколог имеет возможность получить вскоре после облета спектрозональные данные и использовать их в количественной форме, не прибегая к расшифровке, на которую уходит много времени.

Электронные процессоры и аналоговые вычислительные устройства могут выполнять задачи по распознаванию и классификации результатов таких спектрозональных наблюдений. Слабые сигналы могут оказаться замаскированными. На фиг. 234 и 235 показан один из результа-

тов машинной обработки данных, выведенных на дисплей в виде карты, на которой правильно опознаны виды сельскохозяйственных культур на ферме Университета Пардью в конце июня (Полсин, 1969).

При автоматической интерпретации может выполняться лишь то, что заложено человеком в машину в виде инструкций. Машина способна решать однотипные задачи быстрее, используя для этого свою память, из которой информацию можно извлечь моментально. Полное же извлечение информации о структуре может потребовать логических рассуждений, построения гипотез, принятия решений и использования опыта для разгадки физических, биологических и культурных аспектов ландшафта и для определения того, как из них образуется структура или как она ведет себя в условиях различного климатического или хозяйственного стресса. Глаза и разум квалифицированного человека представляют собой замечательное «вычислительное устройство», заменить которое машина не может. Зато, объединившись, они приобретают огромные возможности в отношении управления биосферой.

3. РОЛЬ ДИСТАНЦИОННЫХ ДАТЧИКОВ В ЭКОЛОГИЧЕСКОМ ИССЛЕДОВАНИИ

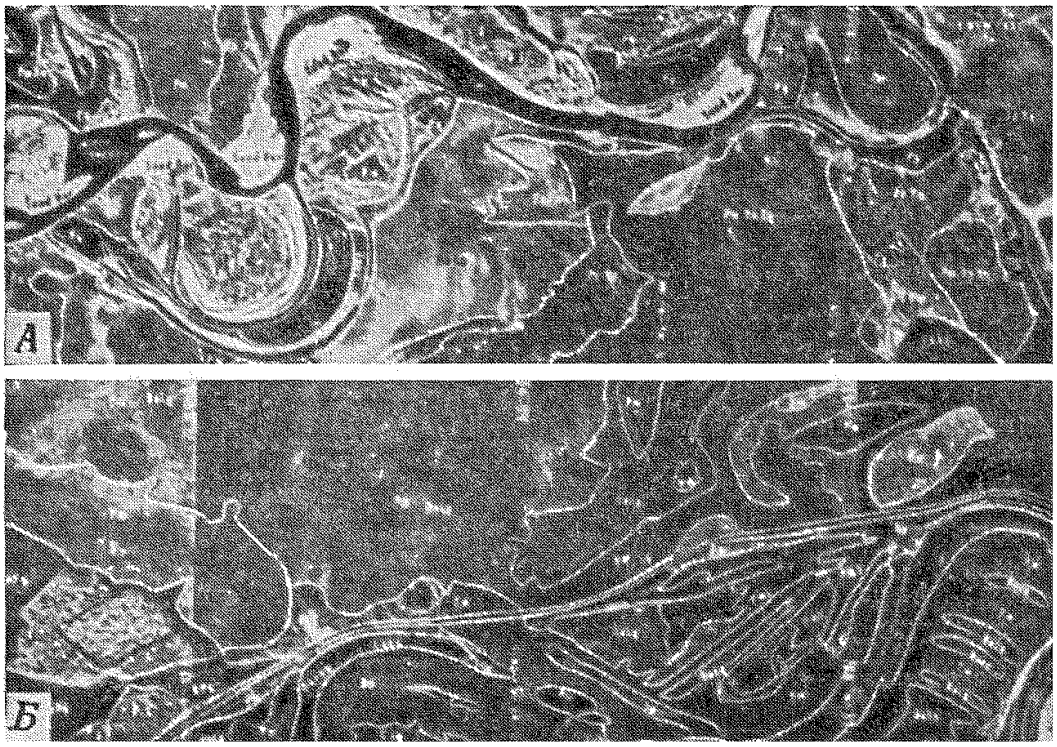
Экологические проблемы, в решении которых большую помощь может оказать дистанционное обследование, можно разделить на четыре группы:

1) инвентаризация и картирование ресурсов;
2) количественная оценка окружающей среды;
3) описание потока вещества и энергии в экосистеме;
4) оценка изменений в экосистеме и выбор способов управления экосистемами.

Аэрофотосъемка и сведения, полученные при помощи дистанционных датчиков, открывают перед экологией такие же возможности, какие предоставил физиологии спектрофотометр. В сущности аэрофотосъемка на уровне экосистемы равноценна электронной микрофотографии на уровне молекулярной биологии; и та и другая зависят от спектра отражения, поглощения, излучения и пропускания соответствующих объектов.

Инвентаризация и картирование

Решение многих проблем относительно ресурсов зависит от адекватного измерения ряда физических и биологических характеристик на «пробных площадках» размером от нескольких квадратных метров до тысяч километров. Эти характеристики, полученные на основании соответствующих аэрофотоснимков, удобно предсгавить в виде карты (фиг. 236). Полезность такого метода иллюстрируется успехами геологической разведки, включая магнитометрическую съемку, и таксации леса (Колуэлл, 1961, 1968). К числу важных биологических характеристик экосистем, потенциально измеримых с помощью дистанционных датчиков или спектрозональных устройств, относятся: площадь поверхности листьев; объем ствола; площадь посевов и урожай; видовое и структурное разнообразие (Олсон, 1964; Миллер, 1960; Уикенс, 1966); вес растительности и содержание в ней хлорофилла; некоторые болезни и нашествия насекомых (Норман и Фритц, 1965); тип, плотность и биомасса популяций крупных животных; тепловое и химическое загрязнение водных систем (Шнайдер, 1968; Штрандбург, 1966); потоки тепла, водяного пара и углекислого газа у поверхности земли; эвапотранспирация и содержание воды в почвах и растительности; пожары (Бьорнсен, 1968); глубина и плотность снегового покрова.



Фиг. 236.
А Мозаика, иллюстрирующая основанную на аэрофотосъемке карту растительности, характерную для впадающих на юго востоке долины притоков реки Юкон (Аляска) *Б* Мозаика поймы реки Юкон близ Серкла (Аляска), иллюстрирующая основаиную на аэрофотосъемке карту растительности

Одним из примеров картирования растительности служат карты растительности Таиланда, составленные по данным аэрофотосъемки на обычную панхроматическую пленку, в плохом масштабе и без всяких предварительных знаний относительно растительного мира страны (Ляйхтли, 1965). Эти карты были затем проверены в поле и оказались удивительно точными. Поскольку исследователей интересовала растительность Таиланда с точки зрения тех препятствий, которые она создает для транспорта, в качестве главных параметров при картировании были выбраны высота и диаметр деревьев и расстояния между ними (Фрост и др., 1965). Сочетания этих параметров растительности Таиланда можно разбить на следующие 12 структурных категорий:

А. Посевы

1. Низкие (<1 м) — рис и другие пищевые культуры, пастбищные травы
2. Высокие (>1 м)

   а. Регулярно распределенные — кукуруза, сахарный тростник, кассава, табак
   б. Случайно распределенные — тропические злаки

Б. Кустарниковая саванна и плодовые насаждения

3 Низкие

   а. Регулярно распределенные — ананасы, молодые фруктовые деревья
   б. Случайно распределенные — кустарниковая саванна

4. Высокие

   а. Регулярно распределенные — поля перца, плодовые деревья
   б. Случайно распределенные — колючие кустарники

В. Древесная саванна и плантации

5. Открытый полог: посевы риса, деревни
6 Сомкнутый полог плантация кокосовых пальм, гевейи и тиковых деревьев

Г. Полувечнозеленый лес и редколесье

7. Зрелый сухой муссонный лес, дубово-сосновый лес
8. Подсечная система земледелия, вторичный кустарниковый лес, перемежающийся с посевами риса
9. Бамбуковый лес

Д. Вечнозеленые леса

10. Вечнозеленый дождевой тропический лес
11. Мангровый болотный лес
12. Заболоченный пальмовнык с *Nipa fruticans*

Эти параметры оказалось возможным нанести на карту для области площадью 15 км² (масштаб фотографии 1 : 20 000 или меньше). При этом использовалась следующая формула:

$$V = \frac{SDH}{HC}.$$

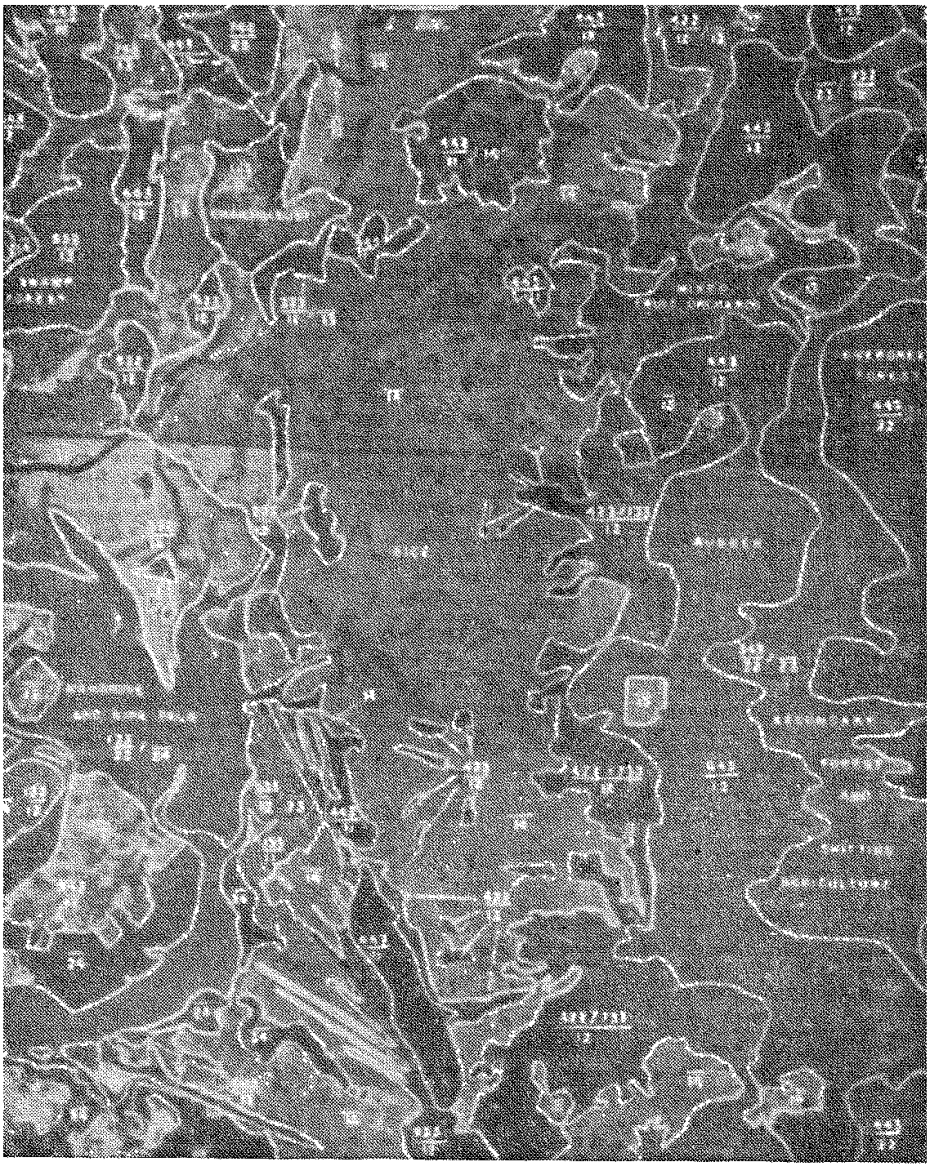
где S — расстояние между стволами деревьев, D — диаметр деревьев (на высоте груди), H — высота растений, С — покрытие (% покрытия грунта). Значения каждого из этих параметров были разбиты на несколько классов:

	S, м		D, см		H, м		C, %
1	1	1	1,5	1	2	1	1—10
2	1—2,5	2	1,5—5	2	2—3,5	2	10—25
3		3	5—15	3	3,5	3	25—50
4	2,5—3,5	4	15—30			4	50—75
5	3,5—5	5	30			5	75—100
6	5—6						
7	6						

Если данный параметр нельзя было выявить по фотографии, то на его место в формуле ставился нуль. Если какой-либо параметр не использовался или отсутствовал, то в формуле делали пропуск. Числитель характеризует растительность верхнего яруса, знаменатель — растительность нижнего яруса. Очевидно, что во многих случаях дискретность границ (фиг. 237) является следствием манипуляций человека с ландшафтом. Например, на обширных пространствах, где поля перемежаются с кустарниковыми лесами, примыкающими к рисовым полям, с 1958 г. основной культурой стала кукуруза (благодаря механизации) (фиг. 238). Выращивание этой культуры в Таиланде дало такие урожаи, что ее стали вывозить в Японию, заметно потеснив экспорт из США. Критической проблемой в такой влажной тропической стране является падение плодородия почвы в отсутствие промышленных удобрений. Это ведет к забрасыванию полей и необратимой сукцессии к колючему бамбуку и грубым тропическим злакам.

Количественная оценка среды

В большинстве случаев, когда мы имеем дело с проблемой ресурсов, недостаточно знать, в чем она состоит и где она возникла; необходимы также количественные данные. В некоторых случаях для разумного планирования может оказаться достаточным оценить порядок величин на больших пространствах (Хефнер, 1967). В более сложных случаях можно получить точные цифры при помощи дистанционных датчиков, в частности при помощи приборов с узкой полосой пропускания. Недавно была сконструирована лазерная система, используемая в качестве бортового микропрофилометра. Эта система в состоянии фиксировать с самолета неровности поверхности порядка нескольких сантиметров (Римпел и Паркер, 1965). Радиотехнические методы измерения толщины

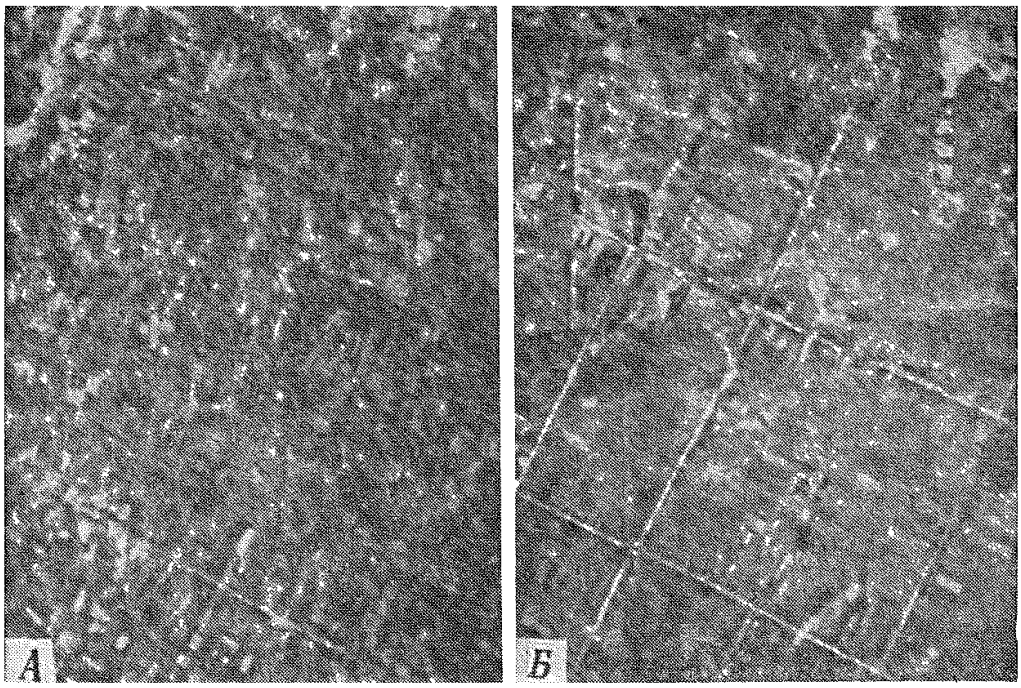


Фиг. 237. Карта растительности и аэрофотосъемка структуры растительности в Чантхабури (Таиланд)

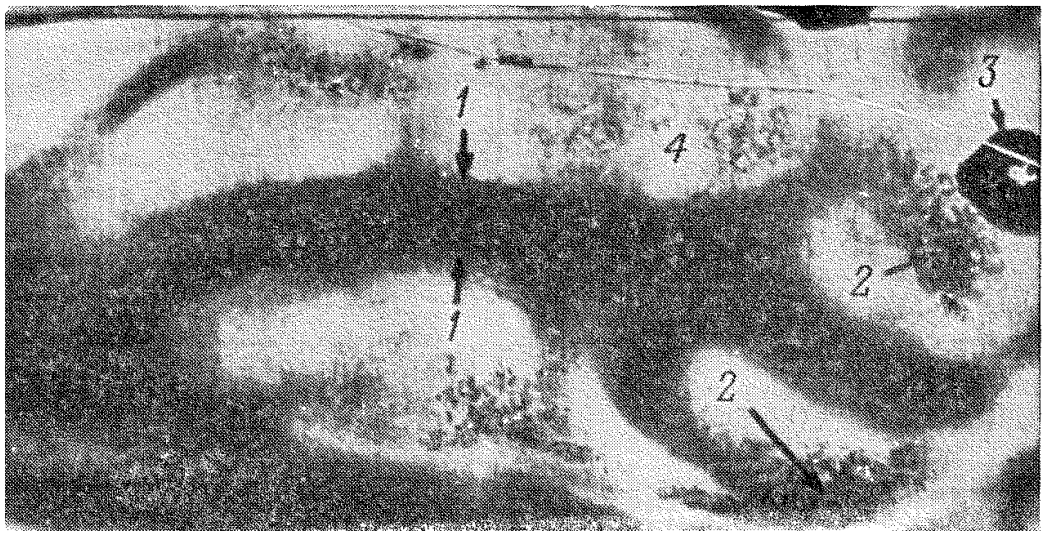
льда позволяют определить глубину залегания подстилающей породы до 2500 м (Ринкер и др., 1966). Сконструированные недавно для военных нужд чувствительные тепловые и магнитные датчики быстро стали применять в мирных целях. Эффективность этих новых приборов можно оценить, если попытаться представить себе, сколько понадобилось бы термометров для оконтуривания потоков холодного воздуха в долине, чтобы получить карту изотерм, построенную при помощи системы дистанционных датчиков (фиг. 239).

Поток вещества и энергии

Непонимание экологических процессов часто приводит к ошибкам или противоречиям при планировании ресурсов. Для оценки функции экосистемы по ее структуре необходимо изучить процессы, взаимодействия и скорости переходов между разными организмами, а также между организмами и их средой. Иногда желательно иметь, кроме того, данные об активности метаболизма. Это наиболее трудные вопросы для разрешения с помощью дистанционных и наземных датчиков. Тем не менее сведения, полученные путем регистрации бортовыми датчиками



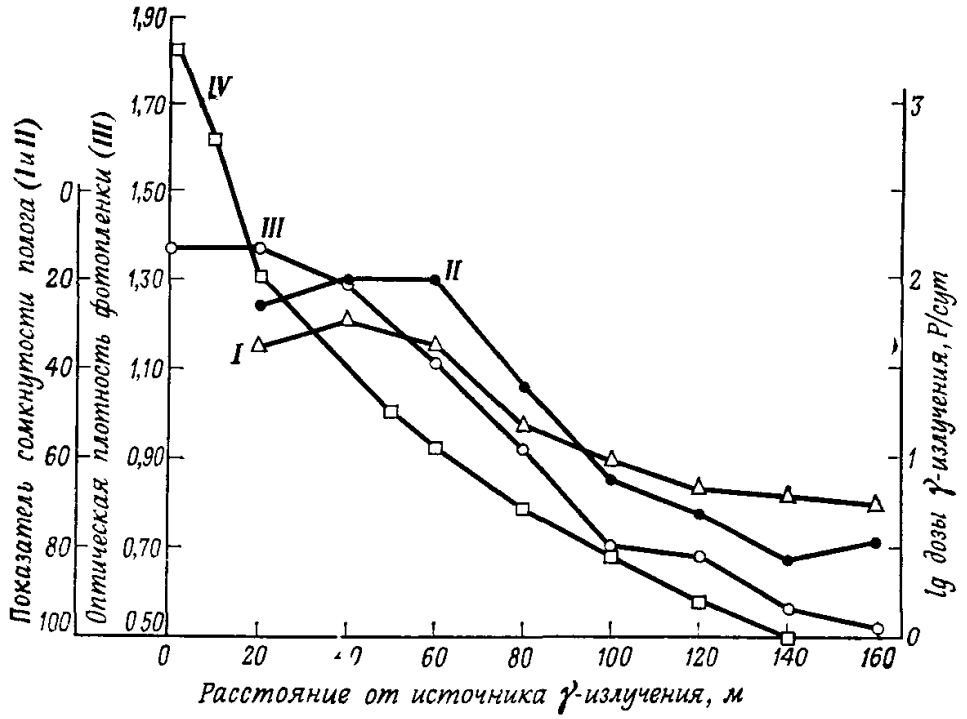
Фиг. 238. Два аэрофотоснимка одного и того же района в Лопбури, Таиланд.
А. Подсечная система земледелия, 1953 г. *Б.* Вся область почти полностью превращена в кукурузное поле, 1964 г.



Фиг. 239. Изображение, полученное прн помощи тепловых датчиков во время ночного полета, иллюстрирует сток холодного воздуха в горную долину (*1*) в Пенсильвании; гребни (*2*) покрыты дубовым лесом, а склоны — северными лиственными породами. Расчищенный для башни участок (*3*) покрыт низким кустарником (главным образом вересковые).

продуктов метаболизма или физических изменений, вызванных активными биологическими процессами, дают ключ для гипотез и выводов о направлении и величине потока вещества и энергии в экосистемах (Барринджер и др., 1968; Ломен и Робинове, 1964) и помогают правильно выбрать места взятия проб для дальнейших измерений.

В одном эксперименте была продемонстрирована возможность предсказать с воздуха ответ растительности на градиент одного из факторов среды: хронического гамма-облучения в Брукхейвенском лесу (Джонсон, 1965; см. также фиг. 225). Влияние источника радиоактивности (^{137}Cs), помещенного в дубово-сосновом древостое, на окружающие его концент-



Фиг. 240. Связь между градиентом облучения, показателем сомкнутости полога (данные для двух календарных дат) и оптической плотностью аэрофотосъемок на разных расстояниях от источника хронического гамма-излучения в сосново-дубовом лесу в Брукхейвенской национальной лаборатории (градиент радиации см. фиг. 225).

I — оптическая плотность фотоснимка верхнего яруса (15/VI — 1963 г), *II* — то же (16/VI — 1966 г); *III* — оптическая плотность фотопленки, *IV* — доза гамма-излучения

рические зоны растительности было качественно и количественно оценено на основании информации, извлеченной из крупномасштабных фотографий, выполненных вручную с самолета. Микроденситометрия с эффективной апертурой 40 мкм дает возможность количественно связать тип используемой пленки (всего их было четыре), развитие листвы, вид растения и градиент дозы гамма-излучения. Разрешение, достигнутое с данной апертурой и в данном масштабе фотографии, приближалось к средним размерам дубового листа. Между логарифмом суточной дозы гамма-излучения (в рентгенах) и оптической плотностью фотографий на панхроматической пленке, сделанных вдоль этого градиента (фиг. 240), существует хорошая корреляция ($r=0{,}88$). По наземным фотографиям сомкнутости полога, полученным на разных расстояниях от источника излучения, была дана оценка дефолиации верхнего яруса, которая коррелирует ($r=0{,}97$) с оптической плотностью панхроматической пленки. Таким образом, измерения, основанные на фотографиях полога, сделанных с воздуха и с земли, обрисовали картину действия ионизирующего излучения. На инфракрасной пленке картина оказалась прямо противоположной картине, полученной на панхроматической пленке. На инфракрасной пленке светлые тона (низкая плотность) были получены вблизи источника излучения, где все сосудистые растения погибли, и наблюдалось постепенное потемнение по мере продвижения к лесу, находившемуся на таком расстоянии, где эффект облучения отсутствовал; по измерениям насыщения пигментов в каждом из трех слоев эмульсии — красном, зеленом и синем — можно было проанализировать фотографии на цветной пленке. Таким образом, при помощи количественного анализа обычных аэрофотоснимков в сочетании с наземными данными можно получить пространственную картину комплексной реакции экосистемы.

Оценка изменений и выбор решений

Изменение природных экосистем, безусловно, имеет первостепенное значение во всех проблемах ресурсов. Чрезвычайную важность таких изменений редко оценивают в должной мере, пока их нет, т. е. пока не начались эрозия, загрязнение, истощение, накопление отходов, эпизоотии или эпифитотии. Это, по-видимому, тот тип информации, которую легче всего получить путем периодических обследований с воздуха. Таким образом, старая привычная аэрофотосъемка со временем может оказаться весьма ценной для обнаружения изменений, однако до тех пор, пока обследование с воздуха не войдет в практику (и не будет финансироваться!), оценка долговременных и обширных изменений, как естественных, так и антропогенных, будет сопряжена со значительными трудностями. После того как выявлено направление какого-либо изменения или последствия развития какой-либо новой отрасли техники, часто на основании тех же самых данных можно найти иное, менее гибельное для среды решение. По-видимому, это наиболее перспективное применение фотографирования с космического корабля (Брок и др., 1965; Лаумен, 1966).

Значительное развитие техники, стимулированное исследованием космоса, должно быть теперь использовано для получения информации по естественным наукам с космических кораблей, выведенных на околоземную орбиту (Бедгли и Вест, 1966). Спутники уже измеряют и передают ценные синоптические данные. Стоимость многократного фотографирования со спутника, однажды выведенного на орбиту, минимальна. О ценности и качестве таких фотографий из космоса можно судить по нескольким пленкам, снятым вручную во время полетов «Джемини». Например, до фотографий, полученных с «Джемини», никто никогда не видел циркуляционных течений в Саргассовом море. Следует ожидать улучшения качества таких фотографий по мере усовершенствования конструкции соответствующих систем и их приспосабливания к использованию на космических кораблях. Табл. 63 содержит некоторые предварительные параметры дистанционных датчиков, которые можно использовать для этого. По-видимому, наиболее ценные сведения, которые можно получать со спутников, — это синоптические фотографии больших пространств, на которых отражены изменяющиеся условия, поддающиеся измерению при помощи существующих технических устройств.

ТАБЛИЦА 63

Ожидаемые данные по разрешению некоторых датчиков с орбиты спутника

Спектр	Система	Площадь обзора с высоты 360 км	Разрешение на поверхности
Видимый	Аппарат с фокусным расстоянием 15 см	766 км^2	6—30 м
		Температурная чувствительность	
Инфракрасный	Сканирование с высоким разрешением	±0,1 К	60 м
Микроволновый	Радиолокатор, K_a-диапазон, 8 мм	±0,5 К	0,5—1 км

Глава 19

Перспективы экологии микроорганизмов[1]

В ряде глав первой части подчеркивался вклад микроорганизмов в переработку биогенных веществ и в превращения энергии в природе. Благодаря своим небольшим размерам и способности длительное время противостоять неблагоприятным условиям среды микроорганизмы распространены всюду в биосфере. *В совокупности* они обладают необычайно высокими метаболическими возможностями и могут быстро приспосабливаться к изменениям окружающей среды. Их метаболическое разнообразие обеспечивает переработку большей части природных органических веществ в любой среде, хотя в анаэробных условиях или в случае гуминовых веществ это происходит с небольшой скоростью (гл. 2, разд. 3). Вероятно, из-за этого естественного многообразия человек слишком часто надеется на то, что в окружающей среде для любых отходов найдется свалка, где эти отходы как-то переработаются и «очистятся» вездесущими микробами. Поэтому изучению микроорганизмов в природе уделяют очень мало внимания, и до самого последнего времени их экологией всерьез никто не занимался, хотя слишком очевидно, что многие синтетические органические вещества, такие, как некоторые пестициды, гербициды, детергенты и побочные продукты промышленности, по выражению Александера (1965), «неподатливы», т. е. разрушаются в естественной среде довольно медленно. В результате накопления этих веществ их содержание в среде медленно, но верно приближается к токсическому уровню, и, кроме того, они вмешиваются в циклы важных биогенов и сильно ухудшают качество воздуха, воды и почвы. Пейн, Вибе и Кристиан (1970) отмечают, что знание ферментативных систем микробов очень важно для предварительного суждения о возможности разложения многих химических веществ. Они предложили соответствующие технические приемы, с тем чтобы определять возможность биологического разрушения химических агентов или продуктов, до того как начинать их массовый выпуск. Однако основное направление исследований в современной экологии микробов связано не с тем, чтобы показать саму возможность того или иного частного процесса, а скорее с количественной оценкой реакции микроорганизмов в экосистеме in situ.

1. КРАТКАЯ ИСТОРИЯ

Основные принципы, необходимые для изучения экологии микробов, а также перспективы исследований в этой области были разработаны в конце XIX в. двумя исследователями, С. Н. Виноградским и Бейерин-

[1] Эта глава написана Уильямом Дж. Вибе.

ком. С. Н. Виноградский (1949), подводя итоги более чем 50-летним исследованиям, подчеркивал необходимость изучения микроорганизмов в их природной среде. Басс-Бекинг (1959) привел формулировку двух «правил Бейеринка»: 1) все есть всюду и 2) среда отбирает. Как отмечал сам Бейеринк (1921), экологический подход в микробиологии состоит из двух дополняющих друг друга фаз: изучение условий развития организмов, которые по каким-то причинам, вероятно случайным, уже привлекли внимание, и обнаружение новых организмов, которые появляются в определенных природных условиях или в условиях культивирования, т. е. «отобраны средой» либо потому, что в этих условиях могут развиваться только одни они, либо потому, что они побеждают своих конкурентов.

В течение последних 30 лет получил развитие другой аспект изучения микроорганизмов в окружающей среде, в котором основное внимание уделяется анализу функций и уровня активности всей совокупности микроорганизмов, а не исследованию отдельных форм. Этот подход, который придает особое значение *количественному эффекту* метаболизма микроорганизмов в окружающей среде, основан на измерении общего потребления O_2, изменения содержания CO_2, круговорота определенных органических соединений, таких, как аминокислоты, или кинетики потребления субстратов. Успехи молекулярной биологии и биохимии способствовали тому, что в настоящее время в распоряжении эколога микроорганизмов имеется много средств, облегчающих функциональный анализ.

Многие трудности, связанные с изучением микроорганизмов в среде их обитания, — по преимуществу технические. Вопросы, которые необходимо выяснить, в основном известны. Главные трудности возникают в связи с экспериментальным оснащением, необходимым для решения этих вопросов. Поэтому в этой главе особое внимание мы уделим приборам и методам, разработанным для получения ответов на вопросы, которые ставит экология микроорганизмов.

2. ВОПРОС О ЧИСЛЕННОСТИ

На первый взгляд кажется, что нет проблемы легче, чем определение численности организмов в пробе; между тем это оказывается чрезвычайно сложной экспериментальной задачей, когда дело касается численности микроорганизмов. Существует два общих подхода: прямой подсчет в световом микроскопе и подсчет колоний, при котором критерием присутствия бактериальной клетки в пробе служит микроскопический рост на плоской поверхности.

Подсчет колоний

Роберт Кох (1881) разработал остроумный метод, при котором подсчет бактериальных клеток сводится к подсчету колоний, растущих на твердой среде. Его идея основывалась на двух предпосылках: клетки, подлежащие подсчету, должны расти на выбранной среде и каждая колония должна представлять собой потомство единственной клетки, чтобы подсчет был воспроизводимым и точным (т. е. первоначально клетки не должны располагаться группами). Метод Коха применим для определения размеров популяции определенных типов клеток и для сравнения смешанных популяций с одним и тем же типом метаболизма, но он не может быть использован для определения плотности популяции или «общего подсчета бактерий». Этот метод дает полуколичественные данные для выявления определенного типа метаболизма, например суль-

фатвосстанавливающих, азотфиксирующих бактерий или факультативно аэробных гетеротрофов. Обычно используются три метода подсчета на чашках: на чашках с посевом внутри агара, на чашках с посевом на поверхности и на чашках с мембранными фильтрами. В первом случае расплавленный (42 °С) агар, смешанный с соответствующим количеством пробы, разводят и разливают по чашкам Петри. После соответствующей инкубации проводят подсчет колоний. При посевах в чашках исследуемые жидкости наносят непосредственно на поверхность застывшего агара, и после инкубации колонии подсчитывают. В методе с использованием мебранных фильтров измеренное количество воды пропускают через фильтр с диаметром пор обычно от 22 до 45 мкм, затем фильтр помещают в жидкую или на твердую среду и после инкубации считают колонии. Яннаш и Джонс (1959) сравнили некоторые из этих методов, использовав повторные пробы морской воды. Как показано в табл. 64, из всех оценок количества бактерий в миллилитре воды самые высокие дает прямой подсчет под микроскопом, более низкие — подсчет микроколоний на мембранном фильтре и самые низкие — подсчет внутри агара. Каждый метод обладает своими преимуществами и недостатками, различными для разных изучаемых природных сред. Более детально с этими методами можно ознакомиться в руководстве по общей микробиологии (Станиер, Дудеров и Адельберг, 1970). В общем можно принять, что подсчет колоний выявляет всего 0,1 или меньше из общего числа клеток в автохтонных популяциях, т. е. в популяциях с пониженной способностью к росту, как это бывает в незагрязненной природе. В таких ситуациях, как правило, не наблюдается прямой корреляции между результатами счета колоний и прямого подсчета (см. об этом ниже). Иными словами, обычно используемая в микробиологических работах среда слишком «обогащена» (так сказать, «загрязнена») для многих природных популяций, которые адаптированы к среде с малым количеством питательных веществ.

ТАБЛИЦА 64

Численности микроорганизмов в миллилитре морской воды по данным разных методов счета (в скобках — ошибка в процентах) (Яннаш и Джонс, 1959)

Глубина, м	Температура воды, °С	Чашки с агаром 5 дней	21 день	Последовательное разбавление 5 дней	21 день	Макроколонии на МФ1	Микроколонии на МФ1	Прямой подсчет на МФ[1]
Поверхность	20,1	6 (10)	11 (10)	7	7	8 (9)	68 (3,1)	244 (1,8)
25	20,1	14 (12)	14 (12)	5	5	14 (7)	31 (5,2)	262 (2,1)
50	19,1	9 (19)	10 (6)	7	7	10 (12)	30 (8,7)	166 (6,4)
100	13,0	4 (14)	6 (29)	2	2	1 (15)	29 (6,6)	82 (11,3)

[1] Мембранные фильтры.

В микробиологии загрязнения обычно определяют наиболее вероятное число (НВЧ) коли-форм. Термин «коли-форма» относится к группе бактерий, которые обитают в кишечнике многих позвоночных. Присутствие в пробе бактерий группы кишечной палочки используется многими санитарными службами для выявления уровня фекального загрязнения системы водоснабжения. Существуют методы определения тех штаммов, которые свойственны человеку. Хотя коли-формы сами по себе безвредны, их присутствие указывает на то, что в среде могут находиться и другие болезнетворные микроорганизмы, выявить которые гораздо труднее. Относительно возможности применения этого метода существуют большие разногласия, тем не менее счет коли-форм в настоящее время пред-

ставляет собой основной метод оценки питьевой воды. В этом методе используется статистический анализ роста в ряду повторных разбавлений, что дает возможность приближенно определить количество колиформ в пробе воды. Подсчет коли-форм — довольно грубая оценка, но все-таки очень высокий счет определенно указывает на сильное загрязнение конечными продуктами обмена человека или животных и является достаточным основанием для признания системы водоснабжения непригодной.

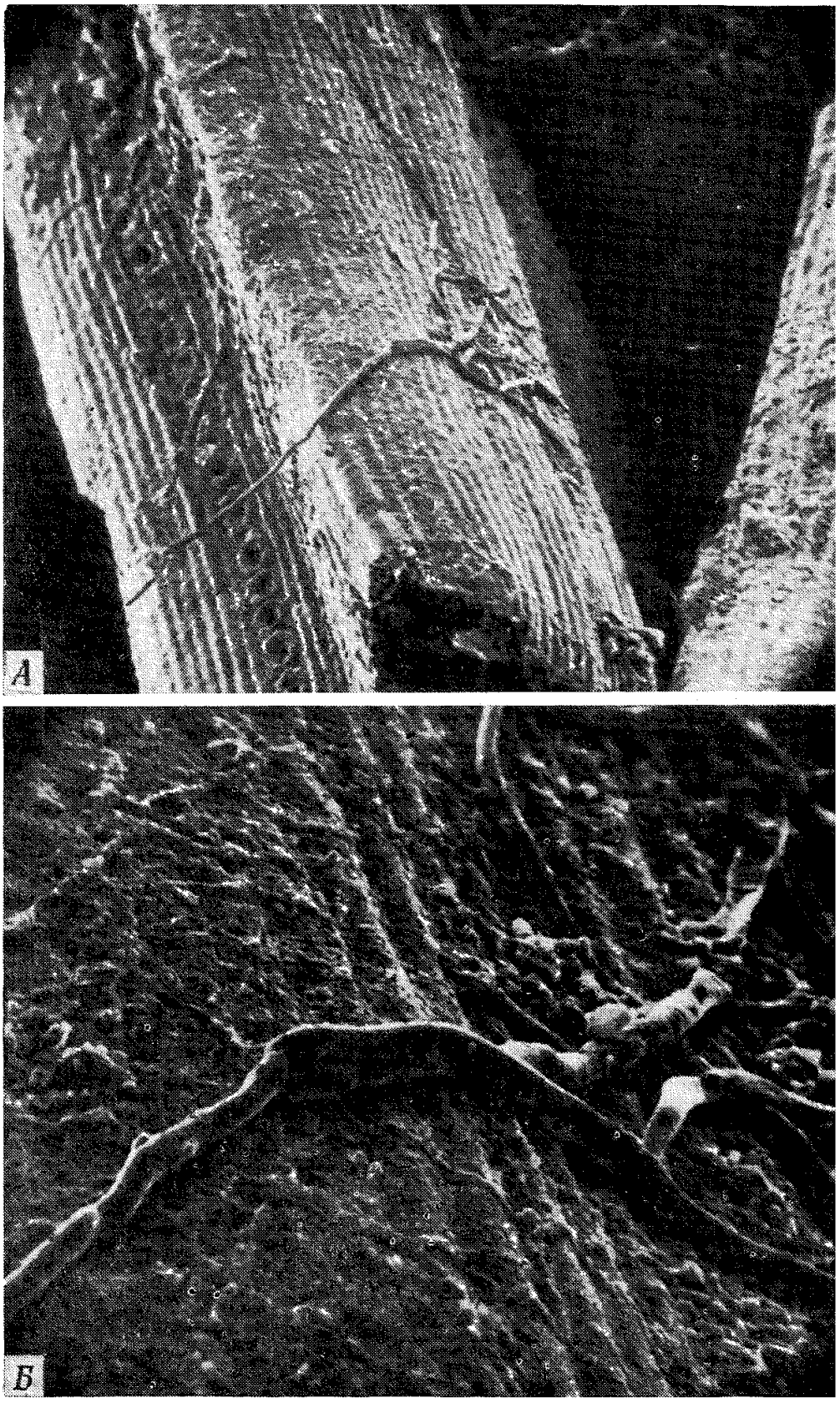
Подсчет числа живых колоний дает представление об относительной численности определенных групп микроорганизмов, но не дает «общего или абсолютного числа микроорганизмов». С учетом этого подсчет колоний может быть полезным средством микробиологического анализа экосистемы. Чашечные методы позволяют также выделять отдельные штаммы микроорганизмов для изучения в чистых культурах.

Микроскопирование

Другой общий метод определения числа микроорганизмов в пробе — прямое исследование в микроскопе. И здесь используется множество методик; например, клетки делают флуоресцирующими при помощи акридина оранжевого (Вуд, 1967) или других флуоресцентных красящих веществ. Применяют самые различные красители, а кроме того, пытаются подсчитывать в световом микроскопе немодифицированные клетки. Эти методики пригодны для многих простейших и водорослей, хотя установить систематическую принадлежность клеток часто бывает довольно трудно. При прямом подсчете бактерий возникают три основные трудности: 1) во многих случаях распознать отдельные бактериальные клетки трудно, так как «характерная» морфология культивируемых в лаборатории клеток нередко изменяется в условиях in situ; 2) микроорганизмы часто образуют скопления или прикрепляются к частицам, так что отдельные клетки не удается ясно различить; 3) чтобы увидеть одну клетку в поле зрения при увеличении в 1000 раз, в 1 мл должно находиться около 10^6 бактерий. Во многих природных местообитаниях численность бактерий гораздо ниже, чем эта необходимая концентрация. В большинстве случаев достигаются только ограниченные концентрации. Точный подсчет трудно также произвести в том случае, если многие клетки сгруппированы или прикреплены к детриту; при этом отдельные клетки маскируются и распределение в популяции будет неслучайным.

Распознавание бактерий в природной пробе следует рассматривать как субъективный процесс, и студентов нужно предупредить, что точные критерии оценки обязательно должны опираться на предварительные исследования. Как явствует из нашего описания, под микроскопом, по-видимому, невозможно отличить живые клетки от мертвых.

Проблемы, связанные с прямым подсчетом колоний, хорошо иллюстрирует работа Гордена и др. (1969). В этой работе изучали бактериальную сукцессию в микроэкосистеме (гл. 2, разд. 1 и фиг. 8, *В*). Данные подсчета колоний в табл. 65 показывают, что численность *Bacillus* sp. сначала быстро возрастает, а потом уменьшается до низкого, но постоянного уровня. Однако прямой подсчет в микроскопе показывает, что через 3 дня *Bacillus* sp. образуют споры и становятся в этой системе неактивными. В данном случае подсчет живых колоний не дает ясного представления о всей последовательности событий и приводит к *завышению* числа активных клеток в системе, поскольку споры *Bacillus* sp. прорастали и давали начало колониям в среде для их подсчета.



Фиг. 241. «Деструктор» в действии.

Микрофотография грибного мицелия на хвое сосны разлагающейся в лесной подстилке, полученная в сканирующем электронном микроскопе *А* Часть сосновой иглы (×100). *Б.* Участок вещегося гриба при большем увеличении (×500)

ТАБЛИЦА 65

Сукцессия микроорганизмов в искусственном замкнутом микрокосме (см. фиг. 8, В и 9, А) (Горден и др., 1969)

Организм[1]	Подсчет живых бактерий в смешаниой системе иа 1 мл									
	10^3	10^9	10^8	10^7	10^6	10^5		10^6	10^7	10^6
	дни									
	0	1	5	10	20	30	40	50	60	70
Bacillus (вегетативные клетки)	A	A	A							
Bacillus (споры)			C	R	R	R	R	R	R	R
W		A	A			C		C	C	C
Y		C	A	C	C	C				
L		C	A	A	A	A	A	A	C	R
G		C	C	C	A	A	A	A	R	R
C		C	A	A	C		A	A	A	A
T		C					A	A	A	
B	A	A					C	A	A	A
O		R	R	R	R	R	R	C	C	C
P		R	A	R	R	R	R	C	C	C
Chlorella		C	A	A	A	A	A	C	C	C
Schizothrix		C	C	C	C	A	A	A	A	A
Scenedesmus										
Cypridopsis		R	R	R	C			C	C	C

[1] Буквами W, Y, L и т. д. обозначены фуикционально различимые изоляты бактерий, которые могут быть, а могут и не быть «видами» в обычном таксономическом смысле, «0» обозначает момент, когда свежая культуральная среда была засеяна из старой климаксной культуры; через 70 дней микрокосм вновь достигает устойчивого состояния. R — редки, С — обычны, А — обильны. Кривую метаболизма такой сукцессни в микрокосме см. иа фиг. 122.

Еще один потенциально мощный способ выявления микроорганизмов в природной среде — использование электронного стереосканирующего микроскопа (Грей, 1967). С его помощью микроорганизмы можно наблюдать в физической среде их обитания, выявляя их пространственные взаимоотношения и характер роста. На фиг. 241 показаны грибы, растущие на сосновой хвоинке в лесной подстилке и разлагающие ее. Этот метод особенно хорош для высших простейших, но может с успехом использоваться и для бактерий. Хотя в настоящее время это и не строго количественный метод, он дает возможность наблюдать микроорганизмы непосредственно в их местообитаниях.

Измерения общей биомассы

Неадекватность методов прямого и непрямого подсчета привела к поискам более точных методов оценки биомассы микроорганизмов. Такие данные важны, в частности, для количественного анализа трофических взаимоотношений. В чистых культурах высокие плотности популяции, как правило, измеряются по мутности, сухому весу, содержанию белка и другим параметрам. Все эти тесты слишком неспецифичны для условий, которые обычно встречаются в природе, — для них характерно присутствие большого количества неживого органического вещества. Широко распространенным и существенным для роста и сохранения клеток веществом является аденозинтрифосфат (АТФ); поэтому определение АТФ представляет собой потенциально чувствительный способ измерения живой биомассы. Поскольку в норме АТФ обнаруживается только в живых клетках (гл. 2, разд. 1) и представляет собой основной компонент процессов преобразования энергии и биосинтеза, количество АТФ может служить надежным показателем общей биомассы.

Принципиальная трудность использования этого метода состоит в том, что клетке присущи колебания в содержании АТФ на единицу веса клетки. К тому же время обновления и содержание АТФ в клетке (Харрисон и Маитра, 1968) зависят от физиологического состояния клетки и типа микроорганизма. Опубликованные данные о колебаниях АТФ на единицу веса для самых разнообразных организмов демонстрируют 50-кратный диапазон колебаний. Этот диапазон, вероятно, может быть сужен для какого-то определенного местообитания, так как разнообразие организмов в данном типе экосистемы должно быть меньше, чем в смеси организмов, собранных со всего света. Проблема определения диапазона уровней АТФ в биомассе основных экосистем ждет своего решения.

В настоящее время для большинства природных систем невозможно достаточно точно определить число клеток или их биомассу. Однако для сравнения бывают полезны данные об относительных численностях или относительных биомассах. Но все-таки для определения микробной биомассы, которая доступна в качестве пищи для потребителей, требуются точные данные о запасах микроорганизмов в данном объеме почвы или воды.

3. ВОПРОС РАСПОЗНАВАНИЯ

Нас интересуют типы организмов, присутствующие в пробе, по двум главным причинам. Во-первых, необходимо идентифицировать активные микроорганизмы — это главный ключевой момент в изучении имеющегося разнообразия функциональных типов и для сравнения проб и окружающей среды. Во-вторых, нужно знать имеющиеся типы для того, чтобы следить за происходящими в системе флуктуациями. Если показатель разнообразия (гл. 6, разд. 4) применяется в качестве критерия или предпринимается изучение сукцессии, то также требуется идентификация организмов.

Определение и классификация большинства многоклеточных животных и растений основаны почти исключительно на морфологических признаках. Высшие простейшие также различаются морфологически. Часто утверждают, что морфология бактерий мало помогает в таксономических определениях, так как их клетки малы и довольно однообразны по форме. Это утверждение может быть хорошо обосновано для двух главных (т. е. чаще всего исследуемых, но не обязательно самых важных) порядков бактерий, а именно Pseudomonadales и Eubacteriales, но в ограниченной степени применимо к другим порядкам. Следует, однако, отметить, что в настоящее время все порядки бактерий разделяются исключительно по морфологическим признакам. Многие семейства, роды и виды также определяются морфологически, например виды родов *Beggiatoa* и *Sorangium* (Брид и др., 1957). Таким образом, в некоторых группах бактерий возможно непосредственное морфологическое определение. Это относится ко многим фотосинтезирующим бактериям, меньше — к хемолитотрофам и в еще меньшей степени — к гетеротрофам (см. определения гл. 2, разд. 3). Во многих местообитаниях большую часть микроорганизмов составляют гетеротрофы. Одна из трудностей их определения состоит в том, что как культуральные, так и морфологические признаки могут у них значительно варьировать в зависимости от условий окружающей среды (Брок, 1966).

Специалист по систематике бактерий, как правило, пытается дополнить прямые наблюдения тестами на биохимическую и физиологическую активности. Проблемы, связанные с определением рода и вида у бакте-

рий, слишком сложны, чтобы рассматривать их здесь, но мы можем отослать читателя к превосходному обзору Скирмена (1967). При последних пересмотрах системы классификации микроорганизмов все меньше используют плохо обоснованные филогенетические взаимоотношения, а ставят своей целью главным образом построение прагматической системы. Эта система строится на основании нумерического анализа данных для рассчитанной с помощью вычислительной машины таксономической схемы (Сокол и Снит, 1963). Этот метод дает возможность определить морфологические, биохимические и физиологические свойства культур, а затем на основе математического анализа степени сходства с учетом всех признаков установить таксономию. Преимущество такой системы состоит в том, что она использует в дополнение к таксономической схеме также данные о функции бактерий, например о расщеплении глюкозы, потребностях в аминокислотах и т. д. Хотя свойства чистых культур нельзя ни качественно, ни количественно экстраполировать непосредственно на условия in situ, «вполне оправданно и необходимо для дела предположить, что большинство свойств, проявляемых чистыми культурами, сходны со свойствами их предшественников в природе» (Хангейт, 1962). Примером применения в экологии нумерического анализа может служить работа Ловилейса, Колуэлла и Табиаша, 1968.

Самым серьезным препятствием для применения нумерического таксономического анализа в экологии микробов является относительно большое число тестов, которые нужно выполнить и зарегистрировать для каждого изолята, и большое число изолятов, которое необходимо было бы исследовать.

Заслуживают упоминания два новых подхода к таксономии. Оба они основаны на постоянстве пар оснований дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК) клеток. В первом методе определяется общее количество гуанина и цитозина. Он основан на том, что сходные типы организмов содержат сходную ДНК. Ценность метода связана с возможностью различать близкие на первый взгляд группы, такие, как роды *Vibrio* и *Aerobacter*, у которых величины Г+Ц равны соответственно 40 и 55, хотя многие различающиеся группы могут иметь одно и то же содержание Г+Ц. Сводка величин Г+Ц, опубликованных на протяжении 1966 г., составлена Хиллом (1967). Второй метод заключается в непосредственном спаривании двух ДНК или ДНК и мРНК из двух разных видов и определении подобия по общему уровню гомологии (более полно по этому вопросу см. Мармур, Фальков и Мендель, 1963, и Мендель, 1969). Этот метод требует много времени и довольно трудоемок. Его повседневное применение станет возможным, когда будут развиты стандартные простые методики. Однако этот метод чрезвычайно ценен, так как позволяет сравнивать непосредственно генотипы двух штаммов.

Наконец, следует сказать несколько слов об использовании в экологии метода флуоресцирующих антител. Против поверхностных антигенов разных видов бактерий получают специфические антитела и метят их различными флуоресцирующими красителями. Смешав такие антитела с суспензией клеток, можно непосредственно наблюдать возникающую *флуоресценцию в ультрафиолете с помощью особого* (*флуоресцентного*) микроскопа (подробности см. в работе Кинна, 1968). Этот метод был применен для идентификации специфических видов клеток in situ (Хилл и Грей, 1967) и для обнаружения возбудителей пищевых отравлений непосредственно в пище (Фантазия, 1969). Это потенциально полезный способ для наблюдения за развитием какой-либо определенной популяции в данном местообитании.

Более важным, чем определение биомассы и типов микроорганизмов, особенно при изучении потоков энергии в экосистеме, является из-

мерение активности, которую проявляет или может проявлять микробная популяция, а также прямое измерение этой активности in situ. Эти предметы и составят тему следующих двух разделов нашего обзора.

4. АКТИВНОСТЬ МИКРООРГАНИЗМОВ

Чистые культуры и добавки

Измерение степени активности микробов в экосистеме может быть выполнено либо на чистых культурах, либо с помощью химического анализа на пробах из окружающей среды. Как мы уже упоминали, при изучении чистых культур используются различные тесты для классификации; мы отметили также, что результаты этих тестов дают некоторое представление о физиологических и биохимических свойствах бактерий. Эксперименты с чистыми культурами остаются существенной и вполне оправданной частью исследований экологии микроорганизмов, но прямо относить их результаты к окружающей среде нужно очень осторожно, так как нет уверенности в том, что: 1) активность, наблюдаемая в чистой культуре, существует и in situ; 2) условия культивирования не подавляют или не стимулируют различные метаболические процессы; 3) взаимодействия в смешанной популяции не меняют активности отдельных штаммов. Все это остается в силе даже в свете утверждения Хангейта (1962) (см. стр. 618).

Метод избирательного обогащения позволяет выявить метаболические процессы, которые могут протекать в среде. Например, на симпозиуме, посвященном проблемам обогащения сред и выделения микроорганизмов, Шлегель (1964) сообщил, что у микроорганизмов существуют совершенно неизвестные типы метаболизма и что изучение влияния обогащения на избирательный рост позволяет лучше представить себе, в каких типах местообитаний такие организмы встречаются. Впервые описанные формы фотосинтезирующих бактерий иллюстрируют экологическое значение поглощения света и пигментного состава (Пфеннинг, 1967; Трапер и Яннаш, 1968). Эймхеллен и др. (1966) открыли новый бактериохлорофилл, поглощающий дальний инфракрасный свет (1020 нм), и тем самым показали, что излучение с такой длиной волны, ранее считавшееся непригодным в качестве источника световой энергии для фотосинтеза, используется бактериями.

С помощью добавок были исследованы круговороты неорганических питательных веществ, в частности круговороты азота и серы (Брок, 1966). Фактически все ключевые организмы в этих круговоротах были выделены благодаря применению специфических добавок (перечень этих ключевых микроорганизмов см. в гл. 4, разд. 1). Этот метод был и остается мощным средством изучения метаболизма в экологических целях, но для более прямых исследований природных популяций должны разрабатываться дополнительные методы.

Химический анализ конечных продуктов

Другой подход к проблеме измерения метаболической активности микроорганизмов состоит в прямом химическом анализе окружающей среды для выявления конечных продуктов метаболизма. Определение органического углерода в растворе и в составе различных частиц, запасов аминокислот, липидов, углеводов дает качественные и количественные оценки запасов для всей системы. Данные о запасах позволяют оценить количество и определить типы соединений, а это, как указы-

валось ранее, важно для понимания того, какие питательные вещества доступны живым организмам в любой данный момент.

Однако такие данные могут оказаться обманчивыми, так как они не отражают скорости обновления соединения, т. е. скорости, с которой вещество синтезируется и потребляется. Хобби и др. (1968) нашли, например, что запасы треонина и метионина в эстуарии Сент-Джонс в Чесапикском заливе, Вирджиния, были близки к 1,50 и 1,31 мкг/л соответственно, но метионин возобновлялся и расходовался в восемь раз быстрее, чем треонин. Следовательно, в определенный отрезок времени метионин в количественном отношении в восемь раз «важнее» треонина, хотя в любой данный момент их содержание одинаково. В следующем разделе мы рассмотрим этот вопрос более подробно.

В большей части экосистем мы можем лишь определить, как активности микроорганизмов связаны между собой. Мы знаем, что круговороты разных элементов (гл. 4, разд. 1) сопряжены со специфичными путями метаболизма. В некоторых системах, например в мелководных анаэробных прудах, хорошо изучено взаимодействие автотрофов и гетеротрофов в круговороте серы. В последние годы для выяснения сложных превращений веществ в экосистемах с успехом использовались радиоактивные метки (гл. 4, разд. 2). Так, Помрой и др. (1966) проследили за использованием и распространением фосфора в экосистеме засоленных маршей, наблюдая перемещение введенного в нее ^{32}P. Применив этот метод, они не только выявили организмы, ответственные за поглощение фосфора, но и установили существующие между ними пищевые связи.

До тех пор пока мы качественно и количественно не изучим природу круговоротов отдельных элементов, мы не сможем оценить взаимодействия между активностями микроорганизмов в большинстве экосистем. К счастью, математические модели этих взаимодействий могут сильно облегчить экспериментальные исследования.

5. ВОПРОС О СКОРОСТИ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ

Количественное измерение типов и потоков активности микроорганизмов in situ, по-видимому, наиболее важная проблема экологии микроорганизмов. Как мы уже подчеркивали в гл. 3, разд. 7, для мелких организмов «скорость» более важна, чем «устойчивое состояние». Вопрос заключается в том, что можно и необходимо измерять. Первоначальные попытки определить скорость преобразований, осуществляемых в природе микроорганизмами, связаны с измерением 1) дыхания или 2) разложения некоторых органических источников энергии или субстратов во время их роста. Общую гетеротрофную активность смешанной популяции можно измерить, определяя выделение CO_2 или потребление O_2 либо с помощью кислородных электродов (Канвишер, 1959) и сосудов Варбурга увеличенных размеров, либо по измерению БПК (биохимического потребления кислорода, см. гл. 2, разд. 1). Измерение разложения органических источников энергии проводили путем добавления в пробу известного количества субстрата и расчета уменьшения этого субстрата во времени. В последующих разделах мы еще встретимся с некоторыми из современных методов измерения активности полной смешанной популяции микроорганизмов in situ.

Измерение in situ уровней органических соединений и времени их обновления

В некоторых местообитаниях — озерах, реках или в открытом океане — общий уровень метаболической активности микроорганизмов очень низок. Чувствительность методов измерения многих реакций зна-

чительно повысилась благодаря применению радиоактивных изотопов (гл. 17, разд. 4). После того как были развиты методы измерения фотосинтетической активности зеленых растений с помощью ^{14}C (гл. 3, разд. 3), С. Я. Кузнецов (1958) и Ю. И. Сорокин (1964) попытались определить интенсивности бактериального фото- и хемосинтеза. Хотя С. Я. Кузнецов (1967) и показал, что поглощение гетеротрофами бикарбоната может быть довольно значительным (особенно в темноте) и это приводит к снижению количества высвобождаемой CO_2, можно надеяться, что этот метод поможет установить вклад бактерий в общий поток CO_2 in situ.

В 1962 г. Парсонс и Стрикленд предложили вносить в пробы воды меченные по ^{14}C органические вещества (первоначально глюкозу и ацетат) и измерять после короткого инкубационного периода поглощение ^{14}C. Неожиданно оказалось, что зависимость между скоростью поглощения и концентрацией субстрата выражается кривой насыщения, а это свидетельствует о наличии кинетики первого порядка, как обнаружено для активности пермеазы в чистой культуре неповрежденных клеток (Кипис и Коен, 1962). Иными словами, природная смешанная популяция в пробе воды ведет себя подобно чистой культуре, для которой характерна прямая линия поглощения, указывающая на одноферментную реакцию. Эта работа была подвергнута критике в основном из-за того, что авторы добавляли радиоактивные субстраты в количестве, во много раз превышавшем их уровень в окружающей среде.

Основополагающая работа Парсонса и Стрикленда вдохновила Райта и Хобби (1966) на усовершенствование методики. Применив предложенную Лайнуивером и Берком модификацию уравнения Михаэлиса — Ментен[1], они попытались, добавляя радиоактивный субстрат в некотором диапазоне концентраций, определить количество глюкозы и ацетата, которое исходно присутствует в воде озера Эркен в Швеции. Было обнаружено два разных механизма поглощения — один у бактерий и другой у водорослей. При низких концентрациях субстрата у бактерий были прослежены специфические системы активного транспорта, тогда как у водорослей наблюдался градиент диффузии при высоких концентрациях субстрата. Этот метод был усовершенствован, в результате чего появилась возможность рассчитать время обновления или замещения субстрата. Хобби и др. (1968) опубликовали данные о временах обновления от часов до дней для нескольких аминокислот в эстуарии Сент-Джонс в Чесапикском заливе. Первые попытки применения этого метода в открытом океане были безуспешны (Ваккаро и Яннаш, 1966), вероятно из-за очень низкой активности организмов в природе. Следует отметить, что все растущие бактерии могут рассматриваться как водные, находятся ли они в океане, в воде, содержащейся в частицах почвы, или внутри какого-либо живого организма.

Клетка и энергетические отношения

В принципе можно получить теоретические выходы энергии и клеток в системе. Соответствующие цифры позволяют рассчитать максимальные пределы энергетического обмена внутри экосистемы. Хотя эта концепция пока что находится в стадии становления, она обладает большими потенциальными возможностями, если использовать ее в экологии, и поэтому в настоящем разделе мы займемся ею подробно[2].

---

[1] Это уравнение определяет зависимость между скоростью поглощения и концентрацией субстрата. Подробности см. Фретон и Симмонс (1959) или любое руководство по общей биохимии.

[2] Раздел о $Y_{ккал}$ и $Y_{д.е}$ — был подготовлен доктором У. Дж. Пейном с кафедры микробиологии Университета штата Джорджия.

Моно (1942) в свое время отметил, что рост бактерий прямо пропорционален количеству энергодающего субстрата, которым обеспечена культуральная среда. Позже были приложены значительные усилия для получения констант роста, которые можно было бы использовать для математической обработки. Теперь мы знаем, что урожай сухого вещества клеток (биомассы) анаэробных бактерий достаточно постоянно связан с количеством доступной благодаря брожению энергии (выражающейся в молях АТФ). Средний урожай ($Y_{АТФ}$) равен 10,5 г клеток на моль АТФ, образуемой молем расщепленного субстрата. Однако, когда полный ферментативный путь процесса катаболизма, поставляющего энергию, неизвестен, мы сталкиваемся с результатами, которые, казалось бы, противоречат предсказанной величине $Y_{АТФ}$.

Однако величину $Y_{АТФ}$ нельзя использовать для аэробных путей, поскольку число молей АТФ, образующегося при аэробном катаболизме, неопределенно и сильно варьирует у разных бактерий и других микроорганизмов. В результате отношения урожаев роста к 1) молям утилизированного субстрата (Y_s), 2) эквивалентам углеродного утилизированного субстрата (Y_{carb}) или 3) молям поглощенного в процессе роста кислорода (Y_{O_2}) не представляют собой постоянных величин.

Исследуя рост почвенных псевдомонад на многих взятых по отдельности органических соединениях, Мейберри, Прохазка и Пейн (1967) пришли к заключению, что удобнее рассматривать субстраты с точки зрения числа доступных электронов (д. e^-), которыми они обладают, а не числа атомов углерода. Например, глюкоза содержит 24 д. e^-, уксусная кислота — 8, глицерин — 14, бензойная кислота — 30. (Число д. e^- для любого органического вещества можно определить, рассчитав количество кислорода, необходимое для полного сжигания одного моля вещества, и умножив полученное число молей кислорода на четыре — число электронов, нужное для восстановления одного моля кислорода.) Когда Мейберри и др. разделили величины Y_s, полученные ими и многими другими авторами, на число д. e^- в моле использовавшихся специфических субстратов, то получили величины в пределах от 2,00 до 3,92 со средним $Y_{д.e^-} = 3{,}14$ г сухого веса клеток на д. e^-. В этом диапазоне 78% величин лежит между 2,75 и 3,50.

Даже в случае роста микроорганизмов в смешанной культуре величина $Y_{д.e^-}$ очень близка к 3,14. Данные 33 экспериментов, выполненных четырьмя разными исследователями, которые подкармливали чистыми биохимическими препаратами культуры в отстое сточных вод и измеряли Y_s, дали среднюю величину $Y_{д.e^-} = 2{,}95$.

Из этих результатов четко следует, что урожай гетеротрофных организмов, которые растут аэробно, потребляют самые разнообразные субстраты и не образуют других конечных продуктов, кроме клеток и CO_2, равен в минимальной среде примерно 3,14 г сухого веса на д. e^- независимо от видов микроорганизмов и утилизируемого субстрата.

Мейберри, Прохазка и Пейн (1967) предсказали, что отношение урожая клеток при любом типе бактериального роста к сумме энергий, получаемых из культуральной среды в результате как ассимиляции, так и диссимиляции, должно быть постоянным. Они исследовали теплоту сгорания многих органических соединений, как это делал Хараш (1929), и нашли, что для органических субстратов, используемых бактериями для роста, характерна средняя величина 26,5 ккал/д. e^-. Итак,

$$Y_{ккал} = \frac{Y_{д.e^-}}{E_c} = \frac{3{,}14 \text{ г/д.e}^-}{26{,}5 \text{ ккал/д.e}^-} = 0{,}118 \text{ г/ккал.}$$

Для экспериментальных целей E_c, или общую энергию, выделяемую из

культуры, можно представить как

$$E_a + E_d = E_c,$$

где E_a — это ассимилированная в клеточной структуре энергия и E_d — энергия, диссимилированная при окислительном или ферментативном метаболизме. E_a всегда можно рассчитать по экспериментальным данным, умножив теплоту сгорания бактериальных клеток на Y_s. При сжигании в калориметрической бомбе эти авторы нашли, что теплота сгорания бактериальных клеток равна 5,3 ккал/г. Таким образом,

$$E_a = Y_s \cdot 5{,}3 \text{ ккал/г}.$$

E_d для ферментативного роста также можно вычислить; для этого нужны только экспериментальные данные по балансу брожения. Например, при сбраживании молочной кислоты 1 моль глюкозы с теплотой сгорания 673 ккал/моль расщепляется на 2 моля лактата с общей теплотой сгорания 2·326, или 652 ккал/моль. Диссимилированная энергия составляет, следовательно, 673—652=21 ккал/моль. Согласно работе Бошо и Эльсдена (1956) по расщеплению глюкозы *Streptococcus faecalis*, где Y_s=22 г/моль,

$$Y_{\text{ккал}} = \frac{22 \text{ г/моль}}{117 \text{ ккал/моль} + 21 \text{ ккал/моль}} = 0{,}159 \text{ г/ккал}.$$

Результаты шести исследований, в которых были использованы в анаэробных условиях девять разных видов облигатных и факультативных анаэробов, росших на семи различных субстратах, дали среднюю величину $Y_{\text{ккал}}$=0,130 г/ккал.

Определение $Y_{\text{ккал}}$ для аэробного роста требует иного метода определения E_d. Величины Y_s и E_a получают так же, как для анаэробного роста, но E_d в данном случае — произведение числа молей кислорода, потребленных в процессе роста на моль использованного субстрата (O_2 на моль), и увеличенной в четыре раза средней для органических молекул энергии на д. e^- (4 д. e^-/моль·26,5 ккал/д. e^-=106 ккал/моль). В экспериментах Мейберри, Прохазки и Пейна с почвенными псевдомонадами, росшими на бензойной кислоте, где O_2 на моль=3,46,

$$Y_{\text{ккал}} = \frac{86{,}8 \text{ г/моль}}{460 \text{ ккал/моль} + 366 \text{ ккал/моль}} = 0{,}105 \text{ г/ккал}.$$

Анализ результатов пяти исследований аэробного роста семи видов микроорганизмов на 26 различных субстратах дал среднюю величину $Y_{\text{ккал}}$=0,116 г/ккал. Средняя из величин $Y_{\text{ккал}}$ для аэробного и анаэробного роста равна 0,121, что хорошо согласуется с предсказанной величиной 0,118 г/ккал.

Еще более близкое сходство с предсказанной величиной было получено по результатам упоминавшихся раньше экспериментов с культурами отстоя сточных вод, которые подкармливали чистыми биохимическими препаратами. В этих исследованиях вычисленная средняя $Y_{\text{ккал}}$ оказалась равной 0,110 г/ккал.

Таким образом, кажется очень правдоподобным, что на каждую килокалорию энергии, получаемой растущими клетками из культуральной среды, образуется аэробно или анаэробно 0,118 г клеток (см. обзор Пейна, 1970).

Измерение активности[1]

По содержанию питательных веществ местообитания можно разделить на две обширные категории: 1) с высоким уровнем содержания

[1] Части этого раздела взяты из работы Яниаша (1969).

субстратов (1 г на 1 л или на 1 кг) и 2) с низким уровнем содержания субстратов (мг на 1 л или на 1 кг). С точки зрения потока или снабжения питательными веществами местообитания можно разделить на: 1) непрерывные и 2) прерывистые; встречаются, конечно, и промежуточные градации. Процессы в экосистемах с прерывистым снабжением и высоким уровнем субстратов, например разложение и дальнейшую судьбу листовой подстилки, легче всего имитировать и изучать в лаборатории. Успешно исследовались различные процессы производства пищи, например процессы соления и маринования овощей. Они хорошо поддаются изучению, так как технически довольно легко проводить измерения в системах с высокой метаболической активностью и высоким субстратным уровнем. Эти среды представляют собой превосходные модели для изучения сукцессии.

Очень подробно исследовались превращения микробами клетчатки в сложном желудке жвачных животных (Хангейт, 1963). Эта система представляет собой среду с непрерывным снабжением питательными веществами на высоком уровне. Активности можно охарактеризовать с помощью такого параметра, как скорость, если допустить, что они постоянны. Использовав этот принцип, Хангейт и сотрудники выяснили, какие организмы принимают участие в превращениях клетчатки, и определили конечные продукты и энергетический баланс всей системы. Поскольку эта система анаэробна, она неэффективна для роста бактерий (только 10% энергии ассимилируется бактериями), но именно благодаря этой неэффективности жвачные вообще могут существовать на таком субстрате, как клетчатка. Основная часть энергии, полученной в результате деятельности микробов, запасается в жирных кислотах, которые образуются из клетчатки, но не разлагаются дальше. Жвачные могут непосредственно ассимилировать эти конечные продукты. Таким образом, термин «эффективность» может быть довольно обманчивым. В этом примере анаэробный метаболизм неэффективен для бактерий, но высокоэффективен для жвачных.

Другая интенсивно изучаемая непрерывная система с высоким содержанием питательных веществ — активированный ил. Яворничий и Прокесова (1963) использовали эту систему для демонстрации важной роли, которую играют простейшие, поедая бактерий и поддерживая тем самым их метаболизм на определенном уровне. Такие системы очень хороши для изучения скоростей метаболизма.

Малокормные прерывистые системы в силу самой своей природы, казалось бы, не должны встречаться в основных местообитаниях. Однако многие реки и озера могут быть отнесены к этому типу систем. На протяжении большей части года уровень органических веществ достаточно низок, но значительные количества их попадают с суши в воду после штормов. Количественно и качественно состав воды меняется, но даже в периоды обогащения система остается малокормной. Во многих экосистемах такого рода бактерии образуют налеты на скалах и поверхностных структурах. Следовательно, в системе имеется непрерывный компонент — вода реки или озера — и прерывистый — бентос. При изучении микробиологии таких систем оба компонента следует рассматривать совместно.

Самый трудный для изучения тип окружающей среды — это малокормные непрерывные проточные системы, такие, как некоторые реки и ручьи, а также открытый океан. Кинетика протекающих в них процессов необычайно важна, если иметь в виду обширность районов земного шара, занятых такими системами. В общей бактериологии метаболизм бактерий исследуется в присутствии относительно высоких концентраций субстратов (как было отмечено в разд. 2). Недавние работы

по регуляции метаболизма (Малё и Кьельдгаард, 1966) показали, что нельзя прямо экстраполировать данные, полученные при «оптимальных» концентрациях субстрата, на условия роста при крайне низком уровне субстрата. На биосинтетические способности, так же как на минимальные потребности бактериальной клетки, сильно влияет изменение скорости роста или концентрации лимитирующих рост питательных веществ. Кроме того, природа лимитирующего субстрата, функционирует ли он как источник энергии или как необходимое питательное вещество, определяет соотношение между дыхательным и биосинтетическим метаболизмом (Герберт и др., 1956). Эти обстоятельства наводят на мысль, что измерения, по-видимому, нужно стараться проводить или непосредственно в природных местообитаниях бактерий, или при таких концентрациях субстратов, которые близки к имеющимся в природной среде.

Примером первого подхода служит работа Брока (1967), в которой методом радиоавтографии определяли включение меченого тимидина в ДНК отдельных клеток *Leucothrix* sp. Преимуществом этой процедуры является ее специфичность, что особенно отчетливо видно при сравнении, например, с относительно неспецифичным темновым поглощением меченого бикарбоната. Эта методика имеет два недостатка: 1) она применима только к тем видам, которые могут расти в чистой культуре и хорошо различимы in situ морфологически; 2) необходимость инкубировать пробы в пробирках, как будет описано ниже, часто приводит к ошибкам.

Второй подход — измерение роста или метаболической активности при крайне низких концентрациях лимитирующих питательных веществ — сталкивается с другими техническими трудностями. В фундаментальной работе о росте бактерий Моно (1942) показал, что связь между скоростью роста и концентрацией лимитирующего субстрата может быть описана эмпирической кривой, соответствующей соотношению Михаэлиса — Ментен для скорости ферментативной реакции и концентрации субстрата. Однако невозможно получить данные о росте, соответствующие нижней части кривой, у ее начала, а именно эта часть представляет для эколога наибольший интерес. Клетки, введенные в среду с крайне низкими концентрациями питательных веществ, частично подвергаются автолизу, выделяя дополнительные субстраты и вызывая так называемый «криптический рост», который затемняет истинную картину зависимости скорости роста от субстрата (Постгейт и Хантер, 1963).

В 1950 г. Моно и независимо Новик и Сцилард построили хемостат — простое в принципе устройство, используемое для выращивания бактерий при постоянных условиях окружающей среды, в том числе при постоянной концентрации лимитирующего субстрата. Вместо замкнутой системы, такой, как, например, закрываемые пробками культуральные сосуды, в которых концентрация субстрата изменяется со временем по мере роста, была использована открытая система с постоянным добавлением свежей среды и сливом соответствующего количества культуры, содержащей клетки и продукты роста (схема простого хемостата показана на фиг. 8, *А*).

Установки непрерывного культивирования существовали и до 1950 г., особенно для микробных культур или — в прикладной микробиологии — для непрерывного производства клеток или продуктов метаболизма. Но с тех пор как было обнаружено, что равномерно перемешанная непрерывная культура растущих экспоненциально микроорганизмов представляет собой саморегулирующуюся систему, хемостат стал неоценимым средством количественного исследования. Пройдя через «переходное состояние», в котором скорость роста регулируется избранной концентрацией лимитирующего субстрата, система достигает «стационарного со-

стояния», на что указывает постоянство плотности популяции. Пока внешние условия, включая состав и проток среды, остаются неизменными, скорость роста будет постоянной и равной скорости разбавления системы. Важные параметры роста и метаболической активности могут быть выражены для стационарного состояния в простых математических соотношениях (Герберт и др., 1956).

Переход от изучения деятельности микробов в системах замкнутого культивирования к изучению в открытых системах с непрерывным протоком знаменует собой новый значительный успех в изучении экологии микроорганизмов в малокормных непрерывных местообитаниях. За год до того, как был описан хемостат, ван Ниль (1949) отмечал:

«Рост — это выражение по преимуществу динамической природы живых организмов. Среди обычных методов, применяемых при научном исследовании динамических явлений, наиболее полезны методы, в которых рассматриваются кинетические аспекты.

...Кинетические исследования на культурах микроорганизмов чрезвычайно полезны для выявления связей между ростом и факторами окружающей среды, особенно такими, как характер питательных веществ и их количество».

С развитием хемостатов стало возможно применить это положение к исследованию кинетики микробиологической экосистемы.

Принцип конкуренции за лимитирующий субстрат в естественном местообитании хорошо соблюдается и в хемостате. Однако из-за того, что при разбавлении клетки удаляются из хемостата непрерывно и безвыборочно, с одной и той же скоростью для всех присутствующих в системе видов, система оказывается строго избирательной: вид, растущий при данных условиях с наибольшей скоростью, будет успешно конкурировать и в конце концов вытеснит все другие виды. Таким образом, хемостат позволяет не только воспроизводить естественные условия. Его истинная ценность заключается в том, что система в нем может быть приведена в стационарное состояние, на основе которого осуществляется большинство кинетических исследований.

Термин «стационарное состояние» в экологической литературе используется для обозначения зависящих от времени циклических состояний смешанных популяций. Отдельные виды в природных популяциях могут находиться не в стационарном, а в переходном состоянии, т. е. увеличиваться или уменьшаться в связи с сезонными и другими периодическими изменениями в окружающей среде. Таким образом, стационарное состояние, определенное с точки зрения микробиологии, представляет собой полезное экспериментальное средство и соответствует ситуации, существующей в природных условиях только в самых стабильных местообитаниях, например в глубине моря или в почве зрелого леса. Концепция лимитирующего фактора в применении к условиям стационарного и переходного состояний обсуждалась в гл. 5 (разд. 1).

Следует отчетливо представлять себе, что природное местообитание микроорганизмов состоит из стольких отдельных открытых систем, сколько представлено в нем видов, причем каждая популяция контролируется своим собственным лимитирующим фактором; все они более или менее взаимосвязаны и зависят от доступной энергии. Основные отношения между плотностью популяции, скоростью роста и концентрацией лимитирующего вещества совершенно различны в открытой и в замкнутой системах. В открытых системах, например, плотность популяции максимальна, когда скорость роста и концентрации питательных веществ минимальны. Концентрации питательных веществ увеличиваются при уменьшении плотности популяции, а максимальная скорость роста достигается естественно тогда, когда питательных веществ много и плот-

ность низка (см. концепцию «оптимальной продуктивности», гл. 7, разд. 18). С этой точки зрения становится понятным, что при простом отборе проб система превращается из открытой в замкнутую, что равнозначно резким изменениям окружающей среды.

При изучении непрерывной культуры было показано (Яннаш, 1963; 1967b), что многие изоляты бактерий не способны поддерживать рост в некоторых природных водоемах при концентрации лимитирующего вещества ниже некоторого порога. Уровень этих «остаточных» концентраций, которые доступны, но не используются микроорганизмами, зависит от различных факторов окружающей среды, например от pH или Eh системы.

Хотя применение классических методов обогащения ограничено видами микробов с резко выраженной субстратной специфичностью (сульфатокисляющие, нитратвосстанавливающие бактерии и т. д.), использование хемостата позволило выделить такие скрытые типы метаболизма, которые на самом деле могут быть ответственны за бо́льшую часть разложения в воде самых разнообразных органических субстратов (Яннаш, 1967a). Эти исследования подтверждают, что бактериологическая среда, обычно используемая на чашках с агаром, избирательна для организмов типа «сорняков», неспособных в природных условиях участвовать в метаболизме субстратов, и поэтому они должны довольно редко встречаться в незагрязненной природной среде. На обычных контрольных средах такие сорные виды заглушают те формы, которые активно растут в присутствии природных концентраций субстрата. Таким образом, «климаксные» микроорганизмы малокормных местообитаний могут остаться незамеченными, так как в обычных бактериологических средах уровень питательных веществ довольно высок.

Идею о противоположности активной и неактивной частей микрофлоры природных местообитаний можно найти в определении С. Н. Виноградским (1949) «автохтонных» и «зимогенных» микроорганизмов. Для первых характерны более или менее постоянные процессы круговорота при низких концентрациях питательных веществ, для второй группы характерна потребность в высокой концентрации субстрата — их вегетативный рост, или «цветение», проявляется только во время случайного или сезонного повышения уровня питательных веществ. Из этого различия вытекает следующий вывод: если мы хотим изучать деятельность микробов в местообитаниях с низким уровнем питательных веществ и постоянным протоком, то мы должны пытаться найти те организмы, которые необходимы для этих целей, а именно организмы, активные в природных условиях с низким уровнем питательных веществ. Они могут и не быть теми «лабораторными животными», на которых принято проводить самые интенсивные исследования.

Брок и Брок (1968) изучали скорость роста донных водорослей in situ, пытаясь использовать в качестве непрерывной культуры небольшую речку. Они закрыли ограниченный участок реки черной фольгой, предотвратив таким образом доступ энергии. Измеряя скорость выноса клеток водорослей из затемненного участка, они рассчитали исходные скорости роста. Подобные исследования были проведены и в лабораторной системе. Хемостат заполняли стерилизованной путем фильтрации или нестерилизованной водой, в которую вносили подлежащие испытанию изоляты бактерий. Температуру и другие факторы поддерживали на уровне, характерном для естественной среды обитания. Зная разницу между скоростью разбавления системы и скоростью выноса организмов, можно было с высокой точностью вычислить скорость их роста в отсутствие или в присутствии конкурирующей микрофлоры в необогащенной природной воде (см. также Яннаш, 1969).

6. РЕЗЮМЕ

Экологию микроорганизмов как область науки нельзя отделять от «общей» экологии. Хотя для того, чтобы ответить на некоторые специальные вопросы, приходится прибегать к особым методам анализа, основные принципы экологии должны оставаться в силе и применительно к взаимодействиям микроорганизмов. Основное внимание в этой главе было уделено методам, потому что, как было сформулировано во введении, общие вопросы экологии микроорганизмов достаточно хорошо изучены. Упор был сделан на необходимость развития методов для исследования in situ активности микроорганизмов в экосистемах, так как удобный в лабораторной микробиологии метод обогащения для чистых культур не адекватен для экологического анализа. Студент должен помнить, что экология микроорганизмов — это не побочный вопрос экологии, но очень часто ее центральный вопрос, особенно в аспекте круговоротов элементов, биоэнергетики экосистем и контроля за искусственным загрязнением.

Глава 20

Экология космического полета[1]

Одна из самых увлекательных новых областей науки связана с созданием замкнутых или полузамкнутых экосистем для жизнеобеспечения человека во время длительного космического полета или длительного исследования внеземной среды. Хотя уже созданы временные системы жизнеобеспечения, достаточные для 1—3 космонавтов при кратком, продолжающемся 1—30 дней орбитальном или исследовательском полете (как при высадке на Луну), усилия по созданию совершенно замкнутой, стабильной регенерирующей экосистемы, способной в течение длительных периодов времени обеспечить существование в космосе целых популяций людей, все еще недостаточны и успехи невелики. Построение такого рода системы жизнеобеспечения непосредственно связано с экологией и теорией экосистем, так как все сходятся на том, что в таких системах непременно должна участвовать биологическая регенерация. Другая область, представляющая интерес для экологии, это «экзобиология», или вопрос о существовании жизни на других планетах. В основе экзобиологии лежит предположение о том, что рано или поздно мы найдем первобытную экосистему или по крайней мере добиологическую стадию химической эволюции, соответствующую той, которая предположительно существовала на Земле в очень далеком прошлом (гл. 9, разд. 4).

В самом широком смысле проблемы выживания человека в искусственном космическом корабле аналогичны тем проблемам, которые ему приходится решать для обеспечения своего дальнейшего существования в земном космическом корабле. В городах, как и в космическом корабле, обостряются все проблемы обнаружения и борьбы с загрязнениями воздуха и воды, обеспечения достаточного количества пищи и ее питательной ценности, избавления от накапливающихся токсичных отходов и мусора, а также социальные проблемы, связанные с уменьшением жизненного пространства. При путешествиях в космосе возникают две новые проблемы, а именно невесомость (полное или почти полное отсутствие тяготения) и радиационный пояс, включающий в себя потенциально смертоносные лучи, от которых нас защищает атмосфера Земли. Наша неспособность сконструировать сейчас полностью замкнутую экосистему, пригодную для продолжительного существования в космосе, свидетельствует о нашем невежестве и о пренебрежении к изучению тех важнейших балансов, которые поддерживают нашу биосферу в состоянии, пригодном для жизни. Таким образом, усилия по созданию системы жизнеобеспечения путем миниатюризации биосферы и установления

---

[1] Эта глава написана Д. Куком.

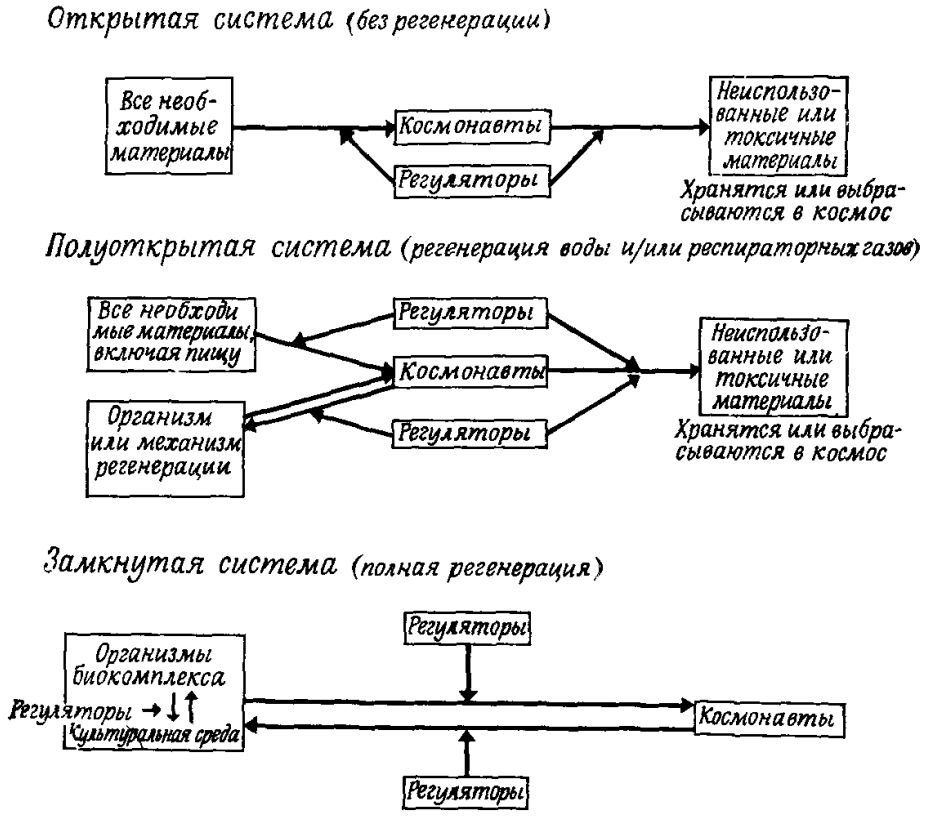
минимальной экосистемы для человека будут служить цели, которая столь же важна для сохранения качества условий жизни человека на Земле, как и для успешного исследования планет.

1. ТИПЫ СИСТЕМ ЖИЗНЕОБЕСПЕЧЕНИЯ

Блоковые схемы трех систем жизнеобеспечения изображены на фиг. 242. Они соответствуют трем различным уровням регенерации и различаются по потоку энергии, круговороту веществ и типу регуляции. В открытой системе (без регенерации) поток веществ идет в одном направлении и жизнь системы зависит от запасов воды, пищи и кислорода. Вся регуляция осуществляется внешними средствами. В полуоткрытой системе (с частичной регенерацией) некоторая часть веществ совершает круговорот между космонавтом и биокомплексом системы обеспечения или механическим регенерирующим устройством, но почти вся регуляция остается внешней и механической и вся жизнь системы зависит от прочности и надежности механической части.

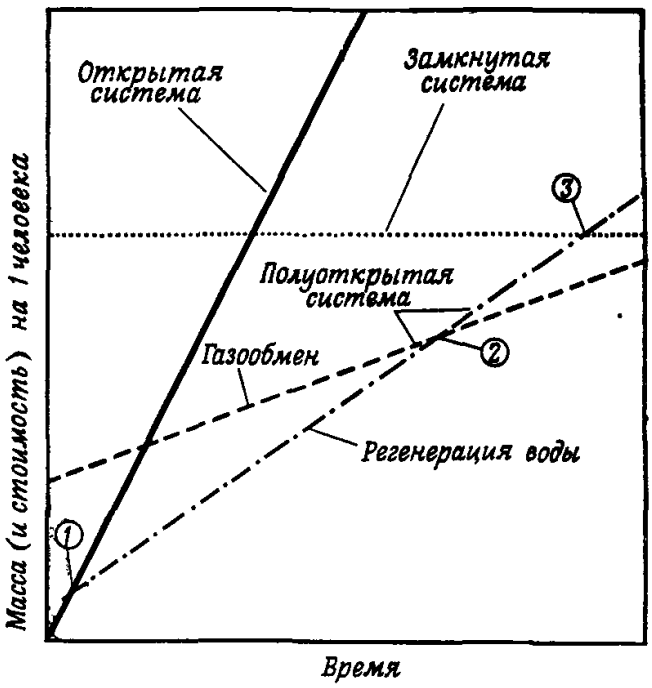
В замкнутой по всем параметрам (кроме энергии) системе происходит круговорот веществ, который, так же как и поток энергии, можно регулировать или стабилизировать при помощи либо внешних механических устройств, либо внутренних биологических механизмов, либо и тем и другим путем. Длительность здесь определяется либо надежностью механических частей, либо непрерывными гомеостатическими взаимодействиями между биотическими компонентами.

Пока (до 1970 г.) во всех космических кораблях использовалась система открытого типа лишь с незначительной регенерацией. Все необходимые для жизни вещества — воду, пищу и кислород — погружали на борт корабля вместе с оборудованием для обеззараживания и складирования (или выбрасывания в космическое пространство) отходов метаболизма. Однако по мере увеличения числа космонавтов в корабле и



Фиг 242. Упрощенные блоковые схемы трех систем жизнеобеспечения.

продолжительности полета масса такой открытой системы быстро достигнет уровня, при котором критическими станут тяговые ограничения. Зависимость между массой и продолжительностью или дальностью полета показана на фиг. 243. По оси ординат откладывается фиксированная «стоимость по массе» оборудования, системы жизнеобеспечения, включая источник энергии, но не расходуемое горючее. Система открытого типа обладает наименьшими размерами и стоимостью для коротких периодов времени; контроль здесь относительно простой, но «стоимость по массе» возрастает очень резко с каждым лишним днем пребывания в космосе.



Фиг. 243. Зависимость между массой, продолжительностью полета и степенью регенерации в системе жизнеобеспечения космического корабля (Майерс, 1963).

Роль регенерации возрастает по мере увеличения времени пребывания в космосе. *1*, *2* и *3* — точки, в которых имеет смысл производить регенерацию воды, респираторных газов и пищи соответственно.

Теоретически всех осложнений, возникающих в открытой системе из-за большой массы, можно частично или полностью избежать, введя частичную регенерацию (фиг. 242, *2* и 243). Располагая источником энергии (солнечный свет или электричество либо и то и другое) и «сырьем» в виде отходов (CO_2, мочи, сточные воды), можно восстанавливать химическим путем кислород и воду. Кроме того, если к выделяемым космонавтом веществам и источнику энергии добавить определенные организмы (водоросли, бактерии и другие), можно регенерировать газовую смесь для дыхания и питьевую воду, а также выращивать пищу. При включении такой регенерационной стадии увеличивается фиксированная «стоимость по массе» (фиг. 243), но скорость ее увеличения на каждый дополнительный день полета уменьшается по сравнению с открытой системой. Закрытая система жизнеобеспечения с полной регенерацией будет иметь большие размеры и высокую стоимость, но эта стоимость будет оставаться одинаковой независимо от продолжительности пребывания в космосе, т. е. такая система наиболее целесообразна.

Стрелки с цифрами *1*, *2* и *3* на фиг. 243 указывают на те точки во времени, когда регенерация соответственно воды, кислорода и пищи, так сказать, окупится. Сейчас еще трудно точно указать масштаб времени на оси абсцисс. Предполагается, что точка *1* соответствует нескольким неделям, точка *2* — нескольким месяцам, точка *3*, вероятно, — 1 г. Как отметил Хок (1960), открытая или полуоткрытая система могла бы действовать дольше, если бы человек мог впадать в спячку!

Для космических кораблей было предложено несколько типов частично или полностью замкнутых систем с регенерацией за счет: 1) механической хеморегенерации; 2) фотосинтеза водорослей; 3) бактериального хемосинтеза и 4) многовидовых экосистем со многими трофическими уровнями, подобных саморегулирующимся, или «климаксным», системам в природе. При выборе одного из этих вариантов в качестве основы жизнеобеспечения самыми важными критериями являются: потреб-

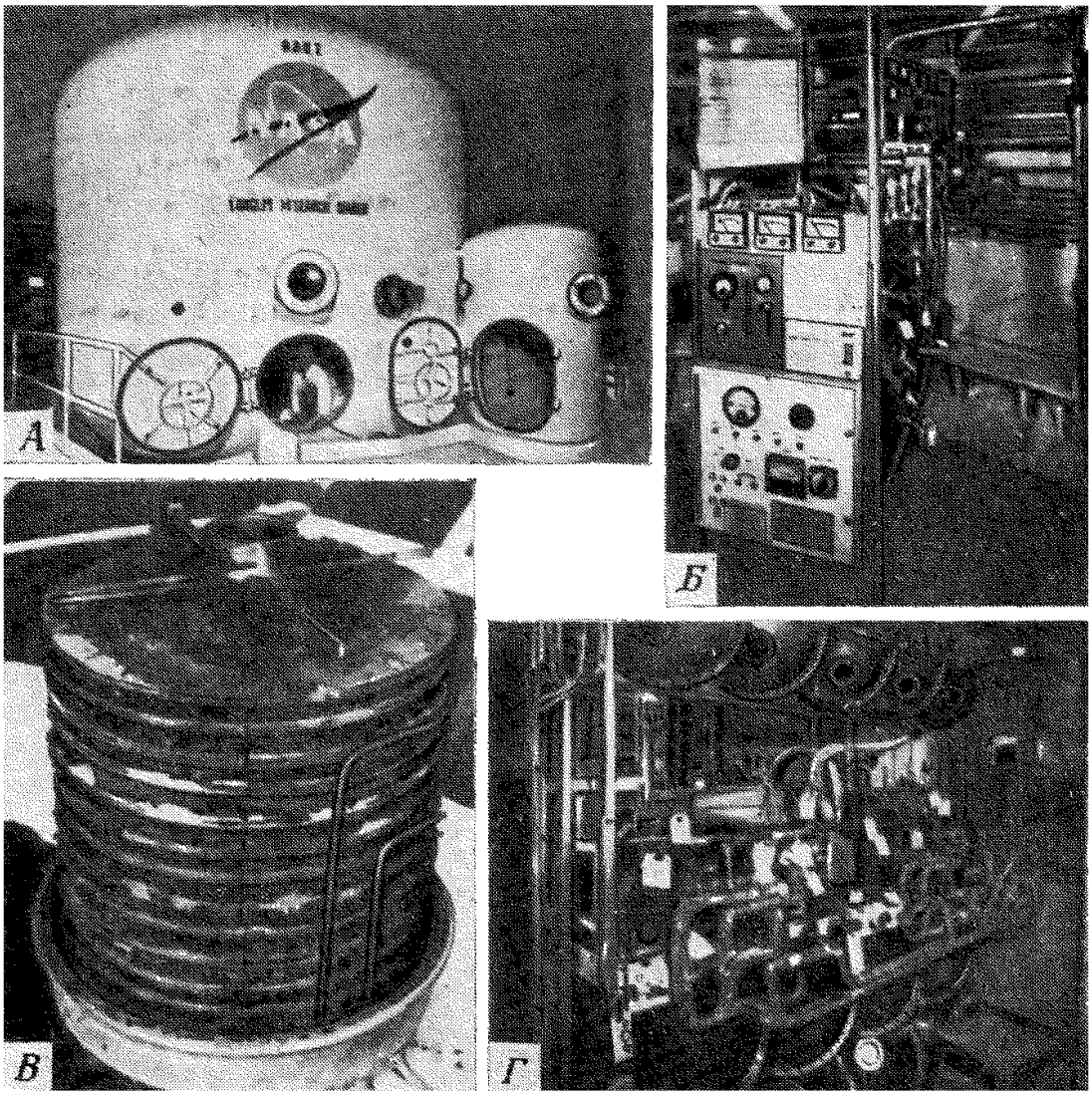
ляемая энергия, масса, стабильность и долговечность. С точки зрения инженера, который должен запустить на орбиту полезный груз, оптимальна та система, которая является наименьшей по всем параметрам (энергия, масса, площадь, объем), способна в течение длительного времени поддерживать жизнь и надежна (в смысле исправности механизмов и прочности). С точки зрения космонавта, стабильность и долговечность регенерационного устройства важнее, чем эффективность регенерации. Исходя из теории развития экосистемы, обсуждавшейся в гл. 9 (разд. 1), инженер стремится достигнуть максимальной эффективности P/B (где P — скорость регенерации газов или производства пищи, а B — масса регенерационной установки), как на ранних стадиях сукцессии в естественных системах на Земле. К сожалению, такой эффективности можно достигнуть за счет стабильности условий и величины жилого отсека для космонавтов, которые, таким образом, могут предпочесть более низкую эффективность P/B (или более высокое отношение B/P) зрелых, или климаксных, природных систем!

В настоящее время работа по созданию систем жизнеобеспечения идет по двум направлениям — механическому и биологическому. Сложная механическая система хеморегенерации, обеспечивающая регенерацию газов и воды (но не пищи) и удаление отходов, уже почти действует. Это достаточно надежная система, способная поддерживать жизнь довольно долгое время. Для очень длительных полетов система химической регенерации становится слишком «тяжелой»; так как ее металлические детали велики по объему и массе, она требует больших количеств энергии, а также запасов пищи и некоторых газов, которые надо пополнять. Дополнительные осложнения возникают в связи с тем, что для удаления CO_2 нужна высокая температура; кроме того, при длительных полетах в системе постепенно накапливаются токсичные вещества (например, окись углерода), о чем не приходится беспокоиться при непродолжительных полетах. В очень длительных космических полетах, когда пополнение запасов и хеморегенерация невозможны, придется прибегнуть к другой альтернативе — к биологической экосистеме, обеспечивающей частичную или полную регенерацию. В таких системах, основанных на биологических процессах, в настоящее время пытаются использовать в качестве «продуцентов» хемосинтезирующие бактерии, мелкие фотосинтезирующие организмы, такие, как *Chlorella,* или некоторые высшие водные растения, поскольку, как указывалось выше, инженерные соображения исключают, по-видимому, использование для этих целей более крупных организмов. Иными словами, при выборе биологического «газообменника» вновь возникает проблема «масса или эффективность». Как мы видели в гл. 3, чем меньше организм, тем выше его регенерационная эффективность. Эта эффективность, однако, достигается ценой долговечности отдельных особей (еще одно проявление упоминавшейся ранее противоположности соотношений P/B и B/P). Чем короче жизнь отдельной особи, тем труднее предупредить или смягчить колебания численности популяции и генофонда. Один килограмм хемосинтезинтезирующих бактерий может удалить из атмосферы космического корабля больше CO_2, чем один килограмм водорослей *Chlorella*, но рост бактерий регулировать труднее. В свою очередь *Chlorella,* если говорить о массе, более эффективна в качестве газообменника, чем высшие растения, но при этом ее труднее регулировать.

По всей вероятности, необходимой для действительно длительного исследования космоса стабильностью обладает только многовидовая зрелая экосистема. Изучение таких систем важно еще и потому, что при этом ясно вырисовываются те ограничения, которые человек должен наложить на свою жизнь здесь, на Земле.

Механическая хеморегенерация

Система, основанная на механической хеморегенерации газов и воды и на запасании пищи и ряда других материалов, представляет собой полуоткрытую систему, которая значительно экономичнее в смысле массы по сравнению с системой открытого типа и предположительно могла бы в течение нескольких сот дней обеспечивать жизнь космонавтов. Согласно Фостеру (1966), 94% массы всех материалов, нужных для жизнеобеспечения, составляют вода и кислород. Если обеспечить периодическое пополнение запасов, как это можно будет делать при исследовании Луны или на космических заправочных станциях, то такую систему можно было бы использовать довольно долгое время при некоторых типах полетов. На фиг. 244 показана «Полная система жизнеобеспечения» — один из нескольких возможных проектов космического корабля с механической системой хеморегенерации. Эта модельная система сконструирована и испытывается компанией «Дженерал Дайнамикс» для Исследовательского центра Ленгли (Армстронг, 1966; NACA CR-614). Когда установка будет закончена, она сможет в течение года



Фиг. 244. Макет полной системы жизнеобеспечения, в которой механическими и химическими способами производится регенерацня воды и газов

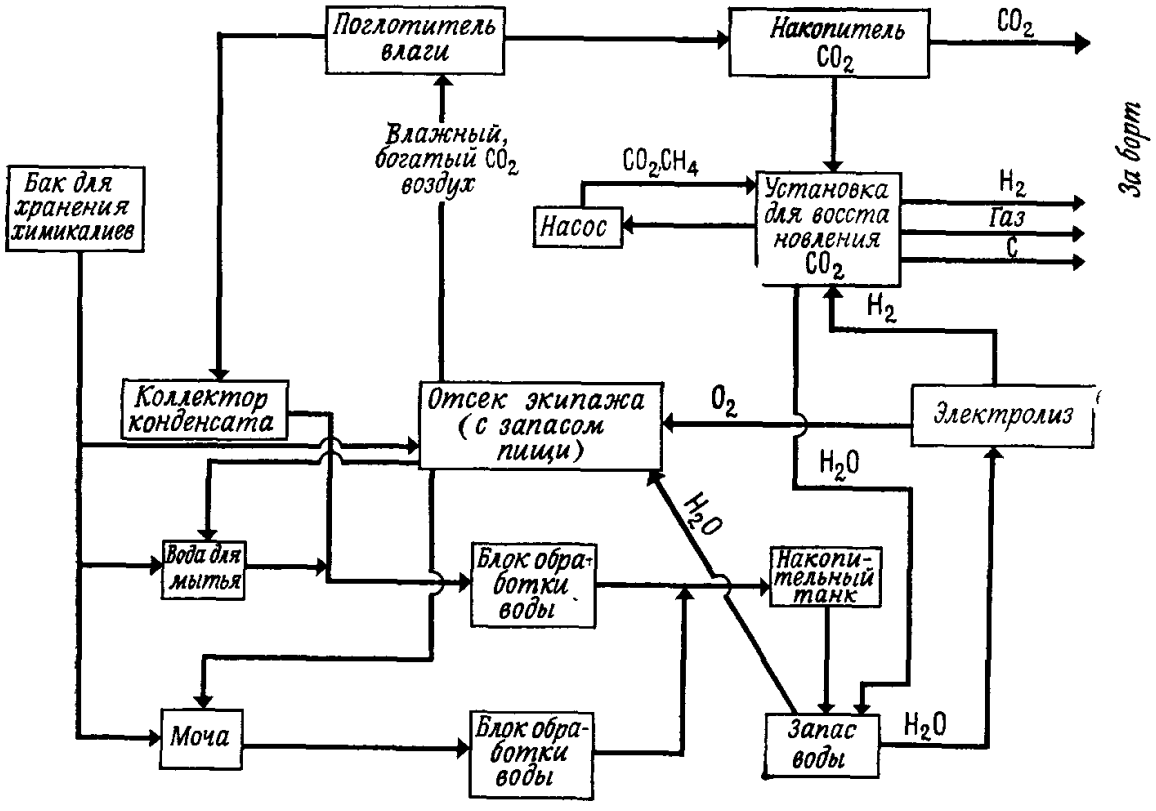
А Внешний вид камеры жизнеобеспечення; небольшая боковая камера справа — воздушный шлюз, через который входит и выходит космонавт *Б* Установка для регенерацин атмосферы *В* Установка для каталнзируемого восстановления CO_2, показаи накопившнйся углерод, который нужно выбросить вон *Г* Регуляторы управления водой с накопительными танкамн вверху и внизу Фиг *Б* и *Г* ярко демонстрируют, какие сложные механические конструкцнн необходнмы для замены самых элементарных функцнй природы!

обеспечить 4 человек сухой пищей и регенерированным кислородом и водой, но каждые 90 дней необходимо будет пополнять запасы пищи и некоторых газов. Схема процесса механической и химической регенерации показана на фиг. 245. Самая важная с точки зрения экономии массы процедура регенерации — это восстановление воды. Вода расходуется в кабине для питья, для восстановления пищи, для умывания, а также в электролитической ячейке — для регенерации кислорода. Около половины потребленной человеком за сутки воды выделяется с мочой, остальное — с калом, а также при потоотделении и дыхании. Содержание воды в кале слишком мало, чтобы имело смысл ее восстанавливать. Вследствие неприятного запаха и опасности бактериального заражения кал, вероятно, будет выбрасываться из корабля.

Питьевую воду из отходов получают методом выпаривания горячим воздухом. Мочу обрабатывают дезинфицирующими веществами по пути в воздушную испарительную ячейку, содержащую волокнистые фитили, которые пропитываются мочой. Струя горячего воздуха выпаривает воду, оставляя в фитиле взвешенные и растворенные загрязнения. Увлажненный горячий воздух попадает в охлаждаемый конденсор, откуда образовавшаяся вода поступает в контейнер. Сходным образом обрабатывают воду, использованную для умывания, и влажный воздух кабины.

После завершения цикла в баке-сборнике проводят бактериологический и химический анализ восстановленной воды и, если ее качество не соответствует стандартам, весь процесс повторяют. Наиболее серьезные проблемы восстановления воды — это сбор конденсата при отсутствии тяготения и предупреждение химического или бактериологического заражения.

Бóльшая часть поглощенного человеком кислорода выделяется в виде углекислого газа, остальное — в виде воды. Система, применяемая для регенерации кислорода, заключается в восстановлении углекислого газа до воды и углерода. Эту воду, а также некоторое количество воды,



Фиг. 245. Упрощенная теоретическая схема механо-химической регенерационной системы (действующая модель показана на фиг. 244).

образующейся при метаболизме, подвергают электролизу, при котором H_2 отделяется от O; таким образом получается газообразный кислород (фиг. 245). Воздух кабины циркулирует через восстанавливаемый силикагель, который поглощает из него влагу, а затем его пропускают сквозь молекулярное сито, которое удаляет CO_2. Слой адсорбента нагревают для удаления CO_2 из узла концентратора в реактор восстановления CO_2. CO_2 восстанавливается в соответствии с уравнением

$$CO_2 + 2H_2 \xrightarrow[593\ ^\circ C]{\text{Fe-катализатор}} 2H_2O + C.$$

Образующаяся в виде пара вода поступает в сборник; часть этой воды подвергают электролизу, получая кислород для атмосферы кабины и водород для узла восстановления:

$$2H_2O \longrightarrow 2H_2 + O_2.$$

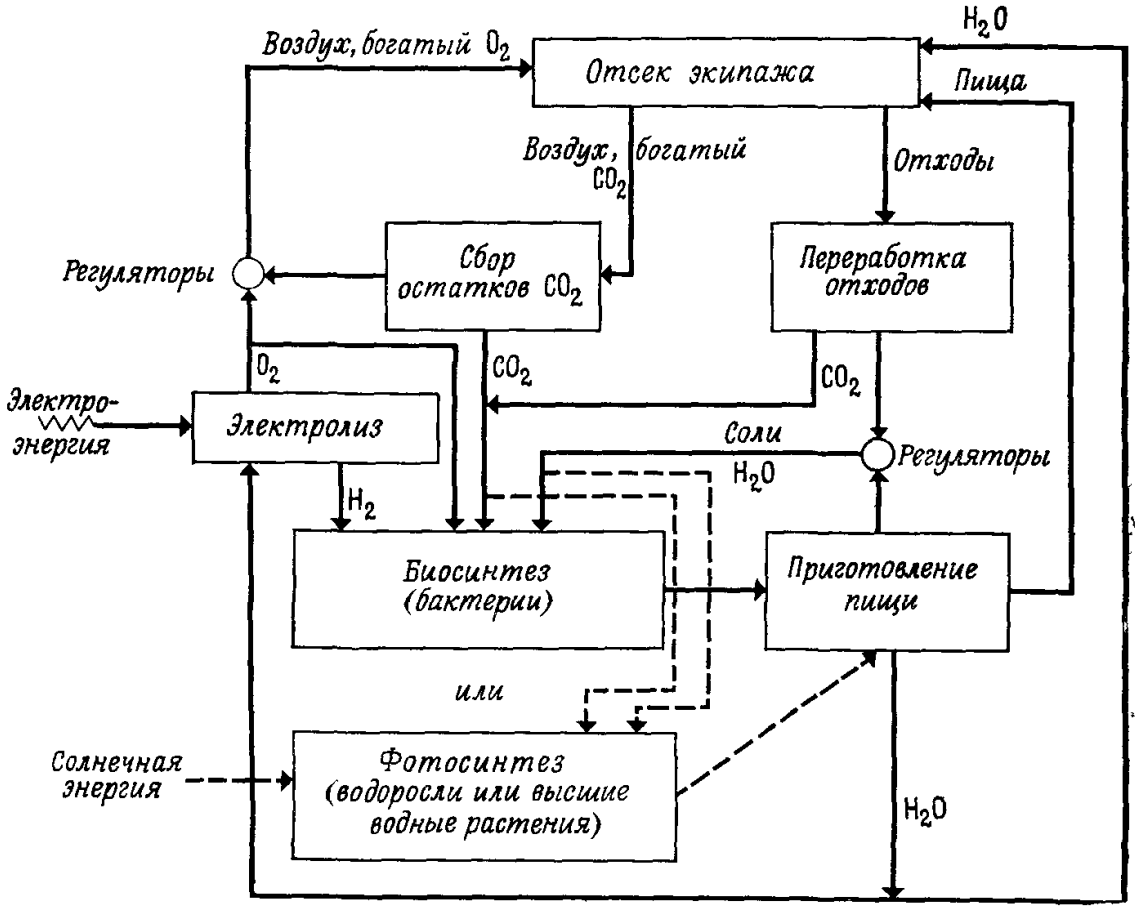
Метан, окись углерода и элементарный углерод представляют собой побочные продукты, которые должны быть выброшены за борт космического корабля. Потери углерода восполняются за счет пищи, но азот, кислород и водород должны быть запасены в достаточном количестве для восполнения потерь, возникающих при утечках в системе и при выбрасывании отходов.

Надежность механической системы (если судить по результатам наземных испытаний) представляется удовлетворительной для полета продолжительностью до 100 суток. Как и у любого другого механического устройства, при увеличении сроков работы, а следовательно, и износа характеристики системы могут ухудшиться, так что возникнет необходимость ремонта на борту или даже прекращения полета. Наконец, трудно построить систему, которая может без утечек работать с жидкостями и газами при очень высоких температурах и давлениях. Утечки могут вызвать загрязнения или пожар. Нельзя игнорировать и то обстоятельство, что в результате выбрасывания отходов происходит загрязнение космического пространства и может даже произойти заражение внеземных живых систем, если они существуют. Хотя такая замкнутая система теоретически кажется относительно простой, размеры и сложность оборудования, необходимого для замены самых элементарных функций природы, весьма внушительны.

Системы биорегенерации

Как уже указывалось, в настоящее время при поддержке НАСА изучаются биорегенерационные системы жизнеобеспечения двух типов — фотосинтетическая и хемосинтетическая. Обе системы основаны на сопряжении с космонавтом популяции одного вида регенеранта или «продуцента». Для достижения высокой эффективности, т. е. высокого отношения P/B, необходимой по инженерным соображениям, предпочтение отдается штаммам водорослей и бактерий с очень высоким потенциалом роста, даже если эти штаммы представляют собой в сущности «лабораторные сорняки», которые в природных системах (т. е. в биосфере) быстро гибнут. В полуоткрытой системе организмы-продуценты могут использоваться только как газообменники (фиг. 242), а в замкнутой системе с полной регенерацией они могут поставлять также и пищу (фиг. 246).

Основанный на фотосинтезе газообменник был предложен в начале 50-х годов независимо несколькими исследователями. Эта идея переросла позднее в концепцию о системе полной регенерации (фиг. 246), в которой зеленые растения получают CO_2 и питательные вещества, образующиеся при метаболизме гетеротрофного (космонавт) организма, и



Фиг. 246. Упрощенная схема биорегенерационной системы, основанной либо на хемосинтезирующих бактериях, либо на фотосинтезирующих растениях.

в присутствии света превращают их в пищу и кислород, используемые космонавтом. Эксперимент Эли и Майерса (1964) на замкнутой по газообмену системе «водоросли — мышь», продолжавшийся 82 дня, представляет собой одно из самых длительных исследований такого рода. На основе экологической теории можно предсказать, что такие переупрощенные системы, очень сходные с ранними стадиями сукцессий в природе, будет чрезвычайно трудно стабилизировать.

В качестве фотосинтезирующего организма для системы жизнеобеспечения была выбрана водоросль *Chlorella;* она имеет небольшие размеры, содержит очень мало клетчатки, обладает высоким уровнем фотосинтеза на единицу биомассы и ее относительно легко выращивать при высокой плотности на удобренной среде. Высшие водные растения (*Spirodela, Lemna*) привлекают внимание главным образом потому, что их листья плавают на поверхности воды и они обмениваются O_2 и CO_2 прямо с воздухом, что упрощает многие проблемы газообмена (Дженкинс, 1966).

В экспериментах по созданию систем «водоросли — млекопитающие» возникает много затруднений: нашествия конкурентов или хищников (бактерии или зоопланктон), накопление образуемых водорослями токсинов, наличие среди водорослей мутантов с пониженными уровнями метаболизма. Всех этих проблем можно было ожидать в переупрощенной экосистеме, не имеющей адекватной внутренней регуляции. Но наиболее серьезные затруднения связаны с питанием водорослей и млекопитающего и с коэффициентом газообмена; обсудим эти проблемы более подробно.

Питание растительной популяции и космонавта — проблема очень сложная, и это одно из самых серьезных препятствий к использованию

фотосинтетической системы из одного вида водорослей. Основная задача при этом — предотвращение сукцессии в такой экосистеме, относящейся к типу «очень молодых». Так как необходима непрерывная культура водорослей, из которых можно было бы все время изымать клетки, возобновляя культуральную среду, нужно обеспечить непрерывное поступление достаточного количества необходимых растениям питательных веществ. Если питательные вещества, изымаемые при сборе урожая, не замещать (за счет кала или мочи или за счет запасов), то высокий первоначально уровень фотосинтеза понизится. Кроме того, система теряет некоторое количество питательных веществ при выпадении их в детрит или накоплении в организме космонавта, что ограничивает существование замкнутой системы. Любое такое усиливающееся связывание питательных веществ в органическом веществе — именно то, чего можно было бы ожидать при сукцессии в природных экосистемах. Если водоросли служат пищей космонавту, то решающим фактором будет поддержание в среде постоянного количества и соотношения необходимых этим растениям питательных веществ, так как при недостатке, например, азота клетки водорослей будут синтезировать большое количество липидов (Фогг, 1965). Поэтому необходимы сложные внешние механизмы, которые бы обеспечивали довольно постоянный уровень питательных веществ, так как иначе ожидаемый уровень фотосинтеза, а следовательно, и пищевые качества водорослей понизятся.

Кал и моча человека с добавлением небольшого количества микроэлементов могут, по-видимому, обеспечить необходимое количество питательных веществ для непрерывного роста водорослей (Голуэке и Освальд, 1964). Однако если водоросли служат единственным регенератором питательных веществ для этого источника, то система не будет работать, так как водоросли не способны быстро разлагать органическое вещество до элементарного уровня. Понадобится либо механическое устройство для приготовления среды, либо сложная система регенерации питательных веществ с участием бактерий, простейших и водорослей, вроде той, какая используется при переработке бытовых сточных вод (Освальд и Голуэке, 1964).

Для того чтобы фотосинтетическая система была замкнутой по газу и пище, космонавт должен получать свою энергию от водорослей. Однако человек, по-видимому, не может существовать на диете, состоящей из одних лишь водорослей. Водоросли, как и бактерии, слишком богаты белком и слишком бедны углеводами. Помимо неприятного запаха и вкуса (Пауэлл, Невельс и Макдауэлл, 1964), водоросли вызывают расстройства пищеварения (Макдауэлл и Левейл, 1964); кроме того, они бедны некоторыми незаменимыми аминокислотами (Краусс, 1962) и, если не производить механического разрушения клеток, плохо перевариваются (Дем и др. 1965). Водоросли, вероятно, можно было бы использовать как добавку к диете, но не в качестве единственного источника энергии в системе, в которой гетеротрофы представлены только космонавтом и его кишечной флорой.

Небольшое изменение дыхательного коэффициента (ДК) космонавта (соотношение между образованием CO_2 и потреблением O_2) или изменение ассимиляционного коэффициента (АК) растения (соотношение между образованием O_2 и потреблением CO_2) приведет к потере или накоплению в системе кислорода или углекислого газа. Колебания равновесия между АК и ДК должны поддерживаться в очень узких пределах на протяжении всего пребывания в космосе, хотя интенсивность метаболизма космонавта может значительно колебаться в зависимости от тяжести работы, диеты, суточных ритмов и других влияющих на метаболизм факторов. Точно так же АК растения изменяется в зависимости

от содержания в среде питательных веществ. Так, Эли и Майерс (1964) сообщают, что метаболизм мыши в течение 82 дней эксперимента «мышь—водоросли» был очень неустойчив, что осложняло проблему баланса АК/ДК. О подобных затруднениях сообщают также Бауман и Томас (1961). До сих пор еще не удалось добиться длительного сохранения баланса АК/ДК в двухвидовой экосистеме даже при использовании многочисленных внешних регуляторов.

Одновидовая популяция водорослей весьма нестабильна даже при выращивании в непрерывной культуре, где необходимые факторы (питательные вещества, свет, температура и т. п.) поддерживаются на постоянном уровне. Несмотря на применение довольно изощренных устройств, все же происходят большие колебания плотности популяции. Таким образом, основное возражение против использования двухвидовой (человек и какой-либо один вид организмов) системы жизнеобеспечения связано с ее недостаточной надежностью. При снижении или нарушении метаболизма в популяции водоросли космонавт не мог бы обратиться к альтернативным источникам энергии, воды или кислорода (нет разнообразия, характерного для трофической сети) — мрачная перспектива для человека, находящегося за несколько сот тысяч километров от Земли.

Все трудности, описанные здесь для двухвидовой системы жизнеобеспечения, полностью соответствуют условиям, вызывающим сукцессию от молодых к более зрелым, но менее активным сообществам в природе. Вероятность длительного сохранения устойчивости системой, в которой имеется только один «цветущий» вид-продуцент, по-видимому, очень невелика, если не тратить огромных количеств энергии на регуляцию. Для того чтобы система, аналогичная представленной на фиг. 246, была практична, регуляторы (показанные на схеме маленькими кружками) должны быть необычайно большими и сложными, а следовательно, они будут поглощать очень много энергии.

В начале 60-х годов была предложена система жизнеобеспечения хемосинтезирующие бактерии — человек, в которой водоросли можно было бы заменить водородными бактериями (фиг. 246). На сегодняшний день о свойствах такой системы известно очень мало, так как внимание исследователей было направлено главным образом на методы культивирования, характеристики роста, биохимию и генетику бактерий (Бонджерс, 1964a, 1964b; Рипески, 1962, 1966). Как уже говорилось в гл. 1, хемосинтезирующие бактерии окисляют многие неорганические вещества, получая энергию, необходимую для ассимиляции углекислого газа в клеточные структуры (следовательно, они хемоавтотрофы). Ряд видов бактерий могут использовать таким способом молекулярный водород, в том числе некоторые псевдомонады, которых относят к роду *Hydrogenomonas*. Важно отметить, что эти бактерии, которых культивируют и изучают в качестве возможных компонентов систем жизнеобеспечения, являются не облигатными фиксаторами водорода, а факультативными гетеротрофами, живущими в природе за счет органического вещества почвы. Важно также отметить, что, функционируя как автотрофы, они не выделяют кислорода, которым, следовательно, нужно обеспечить космонавта каким-то иным путем.

Хемосинтезирующая экосистема объединяла бы в себе признаки системы с механической регенерацией и фотосинтезирующей системы. Кислород и водород получают путем электролиза воды, как в системе с механической регенерацией (ср. фиг. 245 и 246), но образующийся водород не выбрасывается, а используется водородными бактериями для восстановления CO_2, образования воды и построения протоплазмы бактерий. Космонавт мог бы использовать получаемый при электролизе кислород

для дыхания, а бактерий — теоретически — в качестве пищи; сам он поставлял бы при этом воду, углекислый газ и питательные вещества для дальнейшего метаболизма бактерий. Теоретически замкнутую сбалансированную систему можно было бы построить в соответствии со следующими уравнениями:

Электролиз:

$$6H_2O \xrightarrow[\text{энергия}]{\text{Электрическая}} 6H_2 + 3O_2.$$

Биосинтез, осуществляемый водородными бактериями:

$$6H_2 + 2O_2 + CO_2 \longrightarrow CH_2O + 5H_2O.$$

Дыхание человека:

$$CH_2O + O_2 \longrightarrow CO_2 + H_2O.$$

Преимущества такой системы — низкая масса и небольшая потребность в энергии. Согласно обзору Дженкинса (1966), система «электролиз — *Hydrogenomonas*» будет иметь вдвое меньшую массу и потребности ее в энергии (в расчете на одного человека) будут на несколько порядков ниже, чем у биорегенерационной системы с водорослями, для которой необходимо контролируемое искусственное освещение. Однако эта новая система будет обладать всеми недостатками, связанными с выращиванием и потребностями в питательных веществах, которые были описаны для водорослевой системы, а сверх того и рядом дополнительных недостатков. Нет никаких оснований надеяться, что водородные бактерии окажутся подходящей для человека пищей, не говоря уже о том, что они могут легко «переключиться» на гетеротрофность, вместо того чтобы «заниматься» фиксацией водорода. Более того, в условиях радиационного стресса в космосе высокопродуктивные штаммы, выведенные в лаборатории, могут претерпеть обратную мутацию и дать непродуктивные штаммы, а вторжение фага может вообще разрушить всю систему. Иными словами, мы вновь сталкиваемся со знакомой ситуацией — высокая продуктивность и низкая надежность. Во всяком случае, в настоящее время создается впечатление, что *Hydrogenomonas* скорее может служить дополнительным «сборщиком» CO_2 в системе с частичной регенерацией, чем самым важным звеном в замкнутой системе.

В общем из многих критериев, которым должна удовлетворять система жизнеобеспечения, только два имеют первостепенное значение:

1) соответствие условиям космического корабля и 2) стабильность и надежность. Две простые микробные экосистемы (фотосинтетическая и хемосинтетическая) могут быть достаточно маленькими и легкими и, таким образом, удовлетворяют первому требованию. Однако эти простые системы по существу своему нестабильны и требуют больших затрат энергии на регуляцию. Вероятность разлаживания двухвидовой (человек и микроорганизм) связи в результате сукцессионных процессов или стресса во время продолжительного космического путешествия довольно велика. Использование таких простых экосистем подвергает космонавта серьезному риску, и от дальнейшей работы над ними как над основой системы жизнеобеспечения следовало бы отказаться. Помимо всего прочего, к проблеме биорегенерации неприменим узко инженерный подход. Организмы нельзя «проектировать» и «испытывать», как транзисторы или батареи, предназначенные для выполнения какой-то одной функции или для решения одной определенной проблемы. Организмы эволюционировали вместе с другими организмами как единое целое, и они выполняют множество функций, которые должны быть

строго согласованы со всеми другими функциями экосистемы. Ясно, что «минимальной экосистемой» для человека должна быть многовидовая экосистема.

Положение дел с многовидовой системой жизнеобеспечения

Как мы убедились, человек, вероятно, не сможет жить лишь с одним или двумя видами автотрофных микроорганизмов, которые обеспечивали его жизненные потребности. Но, кроме того, необходимо выяснить, какие потребуются ему дополнительные биотические и физические компоненты. Иными словами, каков минимум разнообразия, необходимый для заданной временной стабильности? Мы не можем ответить на этот вопрос сейчас и не сможем сделать это до тех пор, пока те, кто разрабатывает биорегенерационные системы, не станут лучше представлять себе основные экологические принципы, например связи между стабильностью и разнообразием, биогеохимические циклы, пищевые цепи, развитие экосистемы (сукцессии) и т. п. Идея о максимальном выходе при минимальном размере должна быть отвергнута в пользу экологического правила, утверждающего, что «оптимальная эффективность всегда меньше максимальной». Иными словами, мы должны «проектировать вместе с природой», а не отбрасывать ее. А для этого надо делать упор на экосистемы, находящиеся в зрелом, или «климаксном», состоянии и обладающие высокой степенью саморегуляции, а следовательно, устойчивые к возмущениям и менее подверженные сукцессионным изменениям.

Преимущества зрелой многовидовой системы жизнеобеспечения неоднократно обсуждались как в американской (Голуэке, Освальд и Макгохи, 1959; Тауб, 1963; Паттен, 1963а; Г. Т. Одум, 1963; Ю. П. Одум, 1966; Кук и др., 1968 и другие работы), так и в советской литературе (Шепелев, 1965; Ивлев, 1966). Основное препятствие на пути к использованию зрелой экосистемы — это, как уже говорилось, высокое отношение биомассы к продуктивности и, следовательно, очень большие размеры. Г. Одум (1963) установил, что всего лишь около 2% продукции фотосинтеза зрелой экосистемы уходит на поддержание дыхания всех компонентов системы, за исключением единственного крупного консумента. Основываясь на этих расчетах, он установил, что минимальная экосистема для одного человека должна занимать площадь около 1 га. Учет психосоциальных потребностей человека как долговременного члена изолированного сообщества может потребовать расширения этой минимальной площади до 4—5 га. Если это действительно соответствует величине минимальной экосистемы, то мы должны обеспечить каждому мужчине, каждой женщине и каждому ребенку по меньшей мере по 4 га как часть системы их жизнеобеспечения. При этом мы не должны ограничивать себя существующими в настоящее время пределами «полезного груза», который может быть запущен в пространство, так как в будущем станет возможным собирать крупные космические станции из запущенных по отдельности составных частей. Запуск очень большого полезного груза значительно упростится благодаря использованию орбитальной космической станции или Луны, на которой гравитационное притяжение очень мало.

Несмотря на то что зрелая многовидовая система очень невыгодна в смысле массы и площади, ее применение экологически глубоко обоснованно при условии, что все основные биогеохимические циклы и направления потока энергии будут разрабатываться как единое целое. Результаты исследований на лабораторных микроэкосистемах (гл. 2 и 10),

хотя их и нельзя непосредственно использовать для космических нужд, так как эти системы слишком малы, чтобы в них можно было включить человека, показали очень высокую стабильность таких систем, которая обусловлена их разнообразием. Оказалось, в частности, что метаболизм смешанных культур менее чувствителен к изменениям температуры, чем метаболизм чистых культур (Бейерс, 1962), и что состояние климакса более устойчиво к ионизирующему излучению, чем переходные или ранние стадии сукцессии (см. Кук и др., 1968). Г. Одум (1963) так резюмировал позицию эколога:

«Решая вопрос о стоимости конструирования замкнутой системы, мы стоим перед альтернативой — платить ли за сложную многовидовую экосистему, которая сама обеспечивает свое воспроизведение, дыхание и регуляцию и функционирует как «экологическая инженерная конструкция», или ограничиться некоторой редуцированной системой, вроде искусственного турбидистата для водорослей, а регуляцию и все остальные функции обеспечить при помощи механических устройств. Для тех целей, для которых существуют функциональные цепи и биоструктуры, возникшие в процессе отбора на эффективность и миниатюризацию, происходившего на протяжении многих миллионов лет в допускаемых термодинамическими соображениями пределах, вряд ли можно надеяться, что мы сумеем добиться более рационального расходования энергии, используя для регуляции и для всех других функций массивные, несамовоспроизводящиеся и несамоподдерживающиеся технические устройства».

2. ЭКЗОБИОЛОГИЯ

Мы еще не располагаем вполне убедительными доказательствами существования жизни вне Земли, или, как ее называет Ледерберг (1960), «экзобиологии», но все то, что мы узнали о среде на Марсе и на других имеющих атмосферу планетах, не исключает такой возможности. Хотя температурные и другие физические условия среды на этих планетах экстремальны, они не выходят за пределы толерантности некоторых из самых устойчивых обитателей Земли (бактерий, вирусов, лишайников и др.), особенно если считать вероятным наличие более мягкого микроклимата под поверхностью или в защищенных областях. Можно, однако, считать установленным, что на других планетах солнечной системы нет крупных «пожирателей кислорода», таких, как люди или динозавры, так как в атмосфере этих планет кислорода очень мало или нет совсем. Теперь ясно, что зеленые области и так называемые «каналы» Марса — это не растительность и не работа разумных существ. Однако на основе данных спектроскопических наблюдений темных областей Марса в инфракрасных лучах можно считать, что там имеется органическое вещество, а недавние автоматические межпланетные станции («Маринер-6» и «Маринер-7») обнаружили на этой планете аммиак, имеющий, возможно, биологическое происхождение.

Как отмечалось в гл. 9, для существования жизни кислородная атмосфера не обязательна. В самом деле, согласно общепринятой теории А. И. Опарина (1938), зарождение, или «спонтанное возникновение», жизни произошло скорее всего после долгого периода абиотического синтеза сложных биологических макромолекул в восстановительной атмосфере, которая предположительно существовала в докембрийское время на Земле и имеется сейчас на Марсе и Юпитере. Успешный синтез существенных для жизни биохимических соединений в условиях, имитирующих те, что были на примитивной Земле, осуществленный Кальвином (1951), Миллером (1953, 1957), Оро (1967), Фоксом (1965) и другими, делает эту теорию правдоподобной. Таким образом, автоматический, а в будущем, вероятно, и управляемый людьми космический корабль при межпланетных перелетах может встретить примитивных анаэробов или по крайней мере их добиологических предшественников. Такие экспедиции и в самом деле сравнимы с путешествием в машине

времени, которая отправит нас на миллиарды лет назад, к истокам жизни. Имеется, конечно, и другая возможность: жизнь некогда существовала на соседних с нами планетах, но исчезла, по-видимому, из-за того, что экосистемы не достигли такой степени организации, чтобы смягчить действие смертоносных потоков радиации, или, может быть, из-за того, что некий организм стал чересчур самонадеянным и разрушил свою собственную систему жизнеобеспечения. Последняя альтернатива дает нам повод подумать о будущем Земли!

Если когда-нибудь мы и найдем внеземную жизнь, нам надо твердо помнить о «принципе внезапного усиления патогенности» (гл. 7, разд. 18) и принять все необходимые предосторожности, чтобы избежать взаимного заражения. Удобренная среда Земли может оказаться очень благоприятной для «инопланетной блохи», которая начнет пожирать все и вся, или же, наоборот, завезенные с Земли микроорганизмы могут разрушить примитивные живые системы на других планетах. Эти соображения заставляют заниматься вопросами стерилизации космических кораблей. Все мы, как граждане Земли, должны требовать, чтобы жесткие стандарты обеззараживания применялись ко всем космическим кораблям, даже тем, которые возвращаются с Луны и других необитаемых небесных тел, так как возможно, что даже на них когда-нибудь будут найдены споры. У нас достаточно хлопот с организмами, которые осложняют жизнь в биосфере, чтобы ввозить еще незнакомцев!

Среда обитания вне биосферы

Помимо поддержания круговорота питательных веществ, регуляции потока энергии и температуры внутри космического корабля, его экосистема должна будет справляться также с внешней физической средой, которая отличается, во всяком случае количественно, от той, что находится под защитой атмосферы и гравитационного поля Земли. Здесь следует прежде всего подумать о трех аспектах: 1) колебания силы тяжести от полной невесомости до ускорений, испытываемых при запуске; 2) три типа излучения, а именно галактическое космическое излучение, пояса ван Аллена и резкие возрастания потоков протонов на Солнце; все они обладают потенциально более высокими энергетическими уровнями, чем излучения, достигающие земной поверхности; 3) отсутствие регулярных пульсаций факторов окружающей среды, которые запускают циркадные и другие биологические «часы», координирующие деятельность систем органов в организме и организмов — в пределах экосистем. Даже если в клетке и существуют действительно клеточные независимые внутренние часы или таймеры (гл. 8, разд. 6), биологические ритмы без периодической «сверки» с окружающей средой выйдут из фазы.

Обо всех этих новых факторах нам предстоит узнать еще многое, однако, по-видимому, нет оснований считать их непреодолимыми. От излучения до некоторых пределов можно защититься, невесомость можно выдержать (во всяком случае, достаточно долго, чтобы достичь гравитационных полей других планет), можно создать те или иные заменители тяготения, в экосистему космического корабля можно ввести таймеры. Как и во многих других ситуациях, в которых вводятся новые виды стрессов, именно взаимодействие или суммация факторов (например, невесомость плюс протоны) окажутся наиболее критическими аспектами космического путешествия. На Земле нужно будет осуществить много имитаций, механических и теоретических, прежде чем мы сможем полностью понять вредное воздействие этих факторов.

3. РЕЗЮМЕ

В современных исследованиях космоса и в работах, запланированных на ближайшие 20 лет, используется система жизнеобеспечения, основанная на частичной регенерации и временном складировании. Система жизнеобеспечения с полной регенерацией, способная обеспечить существование человека в течение длительного времени и требующая только ввода световой энергии, представляет собой замкнутую микроэкосистему, которая функционирует в принципе так же, как биосфера. Перспективы построения такой «минимальной экосистемы для человека в космосе» пока не ясны. Изучение и развитие замкнутых систем следует, однако, ускорить, так как это имеет чрезвычайно важное значение для решения более насущных вопросов, относящихся к минимальной экосистеме человека на Земле. Становится все более очевидным, что человек на Земле нуждается в жизненном пространстве, которое должно обеспечивать нечто большее, чем просто удовлетворение физиологических потребностей, необходимых для жизни. Человеку нужна сложная и разнообразная среда обитания, которая бы соответствовала не только первоочередным физиологическим нуждам, но также целому ряду психологических и социологических потребностей. Минимальная экосистема для человека в биосфере — это не только то, что необходимо для поддержания жизни. Вклад экологической теории, очерченной в гл. 1—10, в построение замкнутых систем очевиден даже несмотря на то, что такая теория не принималась во внимание при первых попытках конструирования систем регенерации. Здесь следует учитывать принципы, относящиеся к разнообразию и стабильности, трофическому уровню, биогеохимическим циклам, а также к экологической сукцессии. Особенно важно помнить о принципе «оптимум меньше максимума», так как при отборе биотических компонентов для системы нельзя руководствоваться одной лишь метаболической эффективностью. Экологические соображения ясно указывают, что в замкнутую систему должно входить больше компонентов, чем только человек и один или два вида благоприятных микробов. Микроскопические водоросли и водородные бактерии не обладают никакими преимуществами перед механико-химическими устройствами для регенерации респираторных газов и воды. Ясно, что внимание следует сконцентрировать на больших, разнообразных, саморегулирующихся экосистемах, в которые входили бы организмы, легче сопрягаемые с человеком.

Некоторые физические факторы среды, с которыми мы встречаемся в космосе, особенно невесомость и интенсивный радиационный поток, оказываются новыми или количественно иными, нежели энергетические условия среды на Земле. В настоящее время создается впечатление, что они не будут лимитирующими факторами, если мы будем учитывать их влияние на биологические системы и компенсировать его.

Сейчас кажется несомненным, что ни на одной из планет нашей солнечной системы нет такой высокоразвитой кислородной экосистемы, как та, что регулирует в настоящее время земную среду обитания; однако вероятность примитивной жизни или по крайней мере ее органических предшественников не столь уж мала, поскольку восстановительная атмосфера и другие условия среды на некоторых планетах напоминают условия, которые, как полагают, существовали на Земле, когда на ней возникла жизнь.

Глава 21

На пути к прикладной экологии человека

«Оптимум качества всегда меньше того количественного максимума, который можно поддерживать (гл. 2, разд. 2; гл. 7, разд. 10 и 18; гл. 15, разд. 7)». «Земля может прокормить больше «живых существ, которые бы довольствовались, подобно домашним животным, загрязненной кормушкой, чем человеческих созданий, которым нужна свободная от загрязнения среда обитания, разумная степень личной свободы и разные возможности достижения счастья (гл. 7 и 15)».

«Лимитирует не энергия сама по себе, а последствия загрязнения, порождаемого эксплуатацией энергии (гл. 17, разд. 6). В настоящее время загрязнение — один из важнейших лимитирующих факторов для человека (гл. 16)».

«Человек именно как геологический фактор, а не как представитель животного мира находится под сильным воздействием положительной обратной связи, которой поэтому должна быть противопоставлена отрицательная обратная связь» (гл. 2, разд. 4).

Чтобы поддерживать порядок в экосистеме, нужно затрачивать энергию на «откачивание неупорядоченности». Загрязнение и сбор продукции оказывают стрессовые воздействия, увеличивающие стоимость поддержания системы. Чем большие требования мы предъявляем к природе, тем меньше энергии для поддержания остается в природе, и человеку, таким образом, все дороже обходится предупреждение неупорядоченности (гл. 3, разд. 1, 2 и 5).

«До сих пор человек существовал в своей среде как паразит, потребляя все, что ему нужно, и не заботясь о благосостоянии своего хозяина (т. е. своей системы жизнеобеспечения)» (гл. 7, разд. 19).

Для того чтобы разрешить противоречие между использованием жизненного пространства и сохранением его в оптимальном незагрязненном состоянии, ландшафт следует разделить на части, обеспечив тем самым удовлетворительное равновесие между продуктивными и протективными экосистемами. Ограничения пользования землей и водой — наши единственные средства практически избежать перенаселения, или чрезмерного истощения природных ресурсов, или и того и другого вместе (гл. 9 и 15).

Разнообразие — это необходимость, а не только «приправа» к жизни (гл. 9, разд. 1).

Представление о многократном использовании должно стать одной из важных задач общества (гл. 4, разд. 1 и 7; гл. 5, разд. 3).

«Всеобщее осознание того, что возможности окружающей среды в отношении ресурсов и жизненного пространства взаимосвязаны, взаимозависимы и ограниченны, произвело революционный переворот в на-

ших умонастроениях; это позволяет надеяться, что человек окажется готовым применять в широких масштабах принципы экологической регуляции» (часть третья, введение).

«Одна лишь технология не в силах разрешить дилемму роста населения и загрязнения среды; необходимо привести также в действие моральные, правовые и экономические ограничения, порождаемые глубоким и полным осознанием общественностью того факта, что человек и ландшафт составляют единое целое» (часть третья, введение).

Эти выдержки из разных частей книги сводятся к одному заключению: настало время, когда человек должен управлять своей собственной популяцией так же, как ресурсами, от которых он зависит, потому что впервые за свою недолгую историю он столкнулся с предельными, а не просто с локальными ограничениями. Таким образом, управление экосистемой и прикладная экология человека стали новыми предметами, которые требуют слияния множества дисциплин и целей, выступавших до настоящего времени независимо друг от друга. Экологические принципы, очерченные в этой книге, составляют, так сказать, основу для теоретической модели, но как именно должна развиваться прикладная экология человека и какие она должна принять формы, чтобы можно было достигнуть действительно высоких целей в реальной обстановке современного мира и общества, — это в настоящее время еще очень туманно.

1. ИСТОРИЧЕСКИЙ ОБЗОР

Социологи, антропологи, географы и экологи животных первыми проявили интерес к экологии человека. А сейчас представители почти всех дисциплин и профессий в области как естественных, так и общественных наук полны страстного желания найти общую платформу по проблемам экологии человека. Этот краткий обзор истории вопроса мы приводим в качестве основы для того, чтобы наметить вероятные направления развития прикладной экологии человека в будущем. География и антропология всегда уделяли большое внимание воздействию человека на ландшафт. В 1864 г. Марш написал на эту тему классический трактат, озаглавленный «Человек и природа. Физическая география и ее изменение под влиянием человека». Более новая всесторонняя разработка этой темы содержится в книге «Роль человека в изменении лика Земли», изданной У. Л. Томасом мл. (1956).

Часто обсуждаются две противоположные точки зрения о влиянии человеческой культуры на окружающую среду: 1) физическая среда оказывает доминирующее воздействие на культуру и цивилизацию («детерминизм окружающей среды», см. Меггерс, 1954), о чем свидетельствуют, например, различия в обычаях у обитателей аридных и влажных областей; 2) физическая среда накладывает только слабые ограничения на развитие передовой человеческой культуры, о чем свидетельствует сходство городских цивилизаций в разные времена и в разных природных условиях. Сегодня этот вопрос можно сформулировать иначе: до какой степени непрерывные волнения человека по поводу ухудшения окружающей среды вызваны тем, что он стремится сделать свою культуру слишком независимой от природной среды? Некоторые географы пытались реконструировать окружающую среду прошлого и выяснить влияние на нее человека. Бутцер (1964) написал превосходиую книгу о географии и экологии плейстоцена, уделив особое внимание отношениям человека и ландшафта доисторического Старого Света. Для Нового Света Зауэр (1966) реконструировал экологию коренного населения Карибского бассейна, Центральной Америки и северной части Южной

Америки. Беннет (1968) рассмотрел влияние человека на зоогеографию Панамы со времен первобытных охотников и собирателей через расцвет и упадок густонаселенной аграрной империи и до наших дней, когда обширные пространства вновь покрыты вторичными джунглями. В этом исследовании документально доказано заметное воздействие, которое производили на окружающую среду обитавшие здесь народы, и показано, что значительные экологические изменения, часто в ущерб человеку, может вызвать не только индустриальное общество и не только в двадцатом веке. Применение огня (гл. 9, разд. 5, и гл. 5) и одомашнивание растений и животных (гл. 8, разд. 5) изменили лик Земли задолго до промышленной революции. Как уже подчеркивалось, одомашнивание освобождает человека от прямой зависимости от дикой природы, но неумение должным образом контролировать своих симбионтов (прежде всего домашние животные, пасущиеся на естественных пастбищах, и пропашные культуры) привело к разрушению продуктивности почвы и растительности на обширных пространствах (гл. 8, разд. 5).

Урбанизация продолжает оставаться в центре внимания социологических исследований, так как население городов растет во много раз быстрее, чем население в целом. Однако лишь недавно социологи стали широко изучать экологическую проблему, которой посвящена эта глава, и начали понимать, что главная беда — ухудшение качества жизненного пространства, а не снабжение энергией или ресурсы. Или, если выразить это иначе: сумеем ли мы сохранить человеческие ценности или утратим их, будет зависеть от того, *как* мы будем использовать материалы и энергию и как будет планироваться и регулироваться рост населения и использование пространства (гл. 15, разд. 8). Архитектор Элиель Сааринен в книге «Город» (1943) приписывает снижение качества среды в городах: 1) замене творческой архитектуры нетворческими нововведениями, которые лишены «органической упорядоченности и соответствия», и 2) чрезмерному вниманию общественности к экономике в ущерб планированию городов. Подобного взгляда придерживается и Я. Макхарг (гл. 15, разд. 8). В контроле качества городской жизни важную роль могли бы сыграть такие показатели, как процент семейных людей, процент разводов, семей без отцов, обеспеченных семей, безработной молодежи, уровень преступности и т. д. (Бауэр, 1966); кроме того, важным показателем может служить образовательный ценз жителей. Социологическую дилемму города можно, по-видимому, выразить, сформулировав два его аспекта: 1) город — это венец творения человеческой цивилизации, где неизвестны нужда и раздоры и где человек, укрывшись от неприятных воздействий физической среды, может наслаждаться жизнью, досугом и культурой; 2) город — это грандиозное изменение природы, открывающее тысячи способов разрушения и обеспечения тех основных условий, от которых зависят жизнь и достоинство человека. С точки зрения эколога ситуация 1 будет достигнута только тогда, когда город будет функционировать как интегральная часть общей экосистемы биосферы, а ситуация 2 неизбежна до тех пор, пока города растут в отсутствие каких-либо отрицательных обратных связей или рассматриваются как нечто обособленное от системы своего жизнеобеспечения.

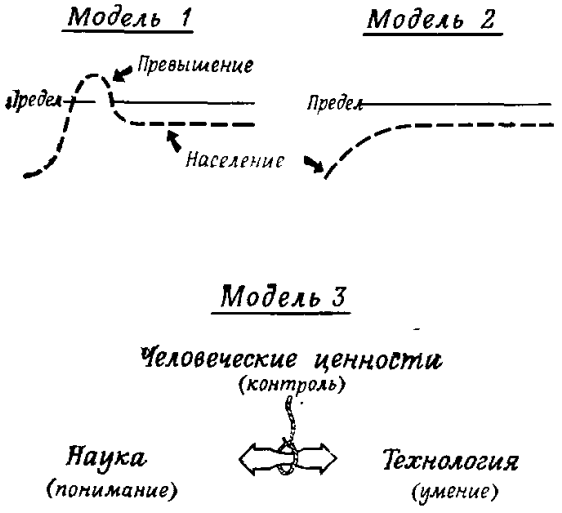
Однако, если мы хотим рассмотреть взаимодействие «природных» и «культурных» свойств людей, экология человека должна выйти за рамки общей экологии, так как гибкость поведения, способность контролировать свое непосредственное окружение и стремление к созданию независимой от окружающей среды культуры выражены у человека гораздо сильнее, чем у других организмов.

2. ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА

Если понимать популяционную экологию в том широком смысле, в каком она обсуждалась в гл. 7, то экологию человека можно рассматривать как популяционную экологию очень своеобразного вида *Homo sapiens*. Экология человека как наука шире демографии, занимающейся популяционным анализом населения (обзор см. Томлинсон, 1965), так как ее интересуют не только внутренние факторы динамики популяций, но и связи популяции с более крупными структурами и с внешними факторами. Как мы неоднократно подчеркивали, популяции человека, подобно другим популяциям, представляют собой лишь часть биоценозов и экосистем.

Одно из основных отличий популяции человека от других популяций — это степень доминирования, на которую способны люди как группа (обсуждение экологического доминирования см. в гл. 6, разд. 2). Хотя концепция доминирования довольно ясна и о нем легко рассуждать в общих чертах, его трудно измерить количественно. Человек часто думает, что он на 100% доминирует над своим окружением, хотя на самом деле это может быть очень далеко от истины. Он может снабжать кондиционированным воздухом свое жилье и рабочие помещения и считать себя при этом независимым от климата, но если он не обеспечит также кондиционированным воздухом свои посевы и домашних животных, он будет оставаться в очень сильной зависимости от жары и холода, засухи и других климатических явлений. Хотя фермеру может казаться, что он полностью управляет своим кукурузным полем, однако вымывание фосфора со склона в океан может происходить с такой скоростью, что с точки зрения своего будущего благополучия фермер не только не управляет полем, но и разрушает его! Здесь уместно сослаться на важность развития гомеостатического контроля (гл. 2, разд. 4) и цитаты из Хатчинсона (гл. 2, разд. 4, гл. 3, разд. 4) и Леопольда (гл. 15, разд. 1) о месте человека в экосистеме и о роли, которую он играет в биогеохимических циклах. Полное доминирование над природой, вероятно, невозможно; оно не было бы ни прочным, ни стабильным, так как человек — очень «зависимый» гетеротроф, который занимает очень «высокое» место в пищевой цепи. Было бы гораздо лучше, если бы человек понял, что существует некая желательная степень экологической зависимости, при которой он должен разделять мир со многими другими организмами, вместо того чтобы смотреть на каждый квадратный сантиметр как на возможный источник пищи и благосостояния или как на место, на котором можно соорудить что-нибудь искусственное. Если поведение человека в самом деле «разумно» (гл. 8, разд. 7), то ясно, что человек должен: 1) изучить и понять форму собственного популяционного роста (формы роста популяций см. гл. 7, разд. 8); 2) определить количественно оптимальные размеры и конфигурацию населения в связи с емкостью данной области, что позволит ему 3) быть готовым к принятию «культурной регуляции» там, где «естественная регуляция» недейственна.

Форма роста популяции человека — одна из самых противоречивых проблем. В дискуссиях о «проблеме населения» люди часто обращаются к Т. Мальтусу, чей знаменитый «Опыт о принципах народонаселения» выдержал шесть изданий между 1798 и 1826 г. Мальтус выявил достаточно общий для всех организмов факт, что популяции присуща «положительная обратная связь» в виде способности к экспоненциальному росту (гл. 7, разд. 7). Это не означает, что популяция непременно превысит свои возможности к существованию (запасы пищи). Мальтус не знал о различии между зависящими и не зависящими от плотности фак-



Фиг. 247. Два основных «варианта выбора» для будущего роста населения.

Модель 1 вероятна хотя бы частично или в локальных условиях, если допускается неограниченный рост, до тех пор пока плотность ие «перескочит» некоторую жизненную емкость нлн предел. *Модель 2* вероятна, если есть возможность резко ограннчнть скорость роста *до того,* как начнут проявляться неблагопрнятные эффекты скученности, загрязнення и чрезмерного расходования ресурсов. *Модель 3* показывает регуляцию соотношения между наукой и техникой, необходимую для того, чтобы осуществилась модель *1*.

торами, или о том, что первые могут действовать по принципу отрицательной обратной связи, предотвращая перенаселенность (гл. 7, разд. 10). Не мог Мальтус предвидеть, что суммарное использование энергии (не только энергии, заключенной в пище) и сопутствующее ему загрязнение станут факторами, ограничивающими число людей, которые могут жить на Земле. Важно отметить, что *зависящая от плотности регуляция в настоящее время не проявляется в характере роста населения.* Как мы уже говорили (гл. 7, разд. 9), недавние исследования показали повсеместную положительную корреляцию между приростом людского населения и плотностью (т. е. рост населения ускоряется при повышении плотности населения в отличие от популяции большинства других видов, у которых скорость роста уменьшается с увеличением плотности).

Одно несомненно: характер роста популяции человека не описывается ни S-образной, ни простой логистической кривой в силу причин, уже разъясненных в гл. 7, разд. 8; рост не регулируется «автоматически» около некоторого стационарного уровня, как у дрожжей в тесном сосуде, где клетки очень быстро начинают гибнуть под действием собственных отходов (фиг. 83). Поскольку у человека воздействие перенаселения, так же как и влияние перерасхода каких-либо ресурсов, всегда начинается лишь после продолжительного лаг-периода, плотность населения будет стремиться к «превышению уровня», если не начнут действовать какие-то факторы, резко снижающие скорость роста *до того,* как начнут проявляться вредные последствия перенаселения. Таким образом, у человека, по-видимому, имеется две основные возможности, как показано на фиг. 247. Первая (модель 1) состоит в том, чтобы допустить неограниченный рост населения, который будет продолжаться до тех пор, пока плотность не превысит известные пределы (пища, ресурсы, пространство, загрязнение и т. п.). После этого большому числу людей придется погибнуть или влачить очень жалкое существование до тех пор, пока не снизится плотность (или не повысится порог, если это окажется возможным). Если в этот момент не ввести контроль, могут произойти дополнительные взрывы численности (фиг. 92). Некоторые области земного шара уже так перенаселены, что какое-то одно неблагоприятное событие, например наводнение, тайфун или один неурожай, может привести к гибели тысяч и даже миллионов людей. Другая возможность — признать, что на самом деле эта гибель вызвана перенаселением. Если человек примет на себя ответственность, появится возможность заранее предсказать пределы, принять меры по регулированию численности (контроль рождаемости, ограничения земле- и водопользования, охрана и возобновление ресурсов, снижение экономических «стимуляторов роста» и т. д.), с тем чтобы плотность оставалась заметно ниже критической (модель 2). Для достижения этого необходимо, чтобы взаимодействие науки и техники (науку можно приравнять к «пониманию», а тех-

нологию — к «умению») находилось под контролем человеческих ценностей (модель 3).

В 1959 г., когда готовилось второе издание этой книги, авторы книг и статей по экологии человека по своему отношению к вопросу о перенаселении делились почти поровну на два лагеря. В то время одни мыслящие и образованные специалисты в области как естественных, так и общественных наук предостерегали, что опасность очень велика, но другие столь же авторитетные специалисты и также представляющие как естественные, так и общественные науки, придерживались противоположного мнения. В 1970 г. все авторы почти единодушно говорят о необходимости какой-то регуляции роста населения. Даже самые горячие сторонники усиленного развития сельского хозяйства соглашаются с тем, что «зеленая революция» (и другие технические достижения) только отодвигает время, когда рост населения придется регулировать. Сейчас дискуссия принимает иную форму (как уже отмечалось во введении к третьей части), и две противоположные точки зрения сводятся к следующему:

1) проблемы населения и загрязнения можно решить техническими средствами;

2) для дилеммы населения и загрязнения технического решения не существует; необходимы этические, законодательные, политические и экономические ограничения.

Эколог считает, что верны обе точки зрения, но ни одна из них сама по себе не может служить основой для выработки программы и установления целей или практических действий. Если мы хотим претворить в жизнь первое утверждение, то необходимо принять второе.

3. ИЗ ЧЕГО ДОЛЖНА СЛАГАТЬСЯ ПРИКЛАДНАЯ ЭКОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА

Как уже подчеркивалось в этой главе, в настоящее время для решения проблем населения и загрязнения экологические принципы совершенно не привлекаются, но представление о необходимости управления экосистемой как целым быстро распространяется во всем мире. Если человек хочет управлять самим собой, а также ресурсами, от которых зависит его жизнь, то нужно осуществить все или некоторые из следующих реформ и мероприятий (в скобках даны ссылки на те разделы текста, где обсуждается экологический смысл данного пункта).

1. Отмена всех запретов на планирование семьи, контроль над рождаемостью и аборты, с тем чтобы рождались только те дети, которым обеспечены любовь родителей, образование и хорошие условия жизни в пределах локальных ресурсов и пространства. (При этом скорость роста населения будет в большей степени соответствовать емкости среды, как в случае многих популяций животных с хорошей регуляцией численности; гл. 7, разд. 10.)

2. Региональное планирование землепользования (разделение на зоны) как способ регуляции численности и размещения населения и как способ оставить свободной по крайней мере третью часть территории в новых и разрастающихся городских местностях (аналог «территориальной регуляции» в природных популяциях; гл. 7, разд. 15).

3. Реорганизация налоговой системы, с тем чтобы по мере увеличения плотности населения и давления на ресурсы резко понижались «стимуляторы роста» (аналог подавления роста в природных популяциях; гл. 2, разд. 4).

4. Больший упор на закон и медицину в охране окружающей среды и потребителя (гл. 16, разд. 6).

5. Оценка оптимальной величины населения, с тем чтобы иметь некий «исходный уровень», применительно к которому будут действовать способы регуляции с отрицательной обратной связью, перечисленные в пунктах 1—4 (стр. 76 и 539; см. также Ю. Одум, 1970; Тейлор, 1970).

6. Установление общей стоимости каждого данного продукта с учетом всех стадий, чтобы избежать просчетов, связанных с тем, что стоимость производства, загрязнения и восстановления рассматриваются порознь (гл. 16, разд. 7). Рассмотрение производственных циклов в целом следует также использовать для такой переделки системы сельского хозяйства, при которой уменьшились бы отходы и загрязнения. А это означает, что основное внимание должно быть направлено на качество, разнообразие, устойчивость к болезням и т. д., а не на размеры урожая как такового (гл. 3, разд. 3; гл. 15, разд. 3).

7. Развитие «экономики космического корабля», где внимание направлено главным образом на качество основных запасов и человеческих ресурсов, а не на уровни производства и потребления как таковые (стр. 76 и введение к третьей части).

8. Регенерация и строгая охрана воды и всех минеральных и биологических ресурсов (гл. 4, разд. 1, гл. 15, разд. 2 и 3).

9. Обращение к отходам, как к побочным продуктам, состоящее в объединении мероприятий по полной переработке с организацией мест отдыха, со спортом и охраной водного и воздушного бассейнов (гл. 16, разд. 4 и 5).

10. Всеобщее признание того, что в отношении всех своих жизненных ресурсов (воздух, вода, пища) город зависит от зеленой сельской местности, а деревня зависит от города по большинству своих экономических ресурсов, и создание единого сельско-городского комплекса (гл. 2, разд. 2).

11. Переключение научных исследований с поисков отдельных ответов на отдельные вопросы или скороспелых технических решений на моделирование долговременных решений кардинальных проблем (т. е. переход от «инженерного мышления», посвященного преимущественно части, к рассмотрению целого; см. предисловие и стр. 358).

12. На всех ступенях системы образования (от средней до высшей школы) больше внимания нужно уделять принципу единства человека и окружающей среды, т. е. экологии экосистемы (введение к третьей части).

Список литературы

Aberg B., Hungate F. P. (eds.), 1967. Radioecological Concentration Processes, Pergamon Press, Oxford, 1040 pp.

Adams Ch. C., 1935. The relation of general ecology to human ecology, Ecology, **16**, 316—335.

Ahlgren I. F., Ahlgren C. E, 1960. Ecological effects of forest fires, Bot. Rev., **26**, 483—533.

Albertson F. W., Tomanek G. W., Riegel A., 1957. Ecology of drought cycles and grazing intensity on grasslands of Central Great Plains, Ecol. Monogr., **27**, 27—44.

Alexander M., 1964. Biochemical ecology of soil micro-organisms, Amer. Rev. Microbiol., **18**, 217—252.

Alexander M., 1965. Biodegradation problems of molecular recalcitrance and micromicrobial fallibility. In: Advances in Applied Microbiology (W. W. Umbreit, ed.), Academic Press, New York, pp. 35—80.

Alexander M., 1971. Microbial Ecology, John Wiley and Sons, Inc., New York, 511 pp.

Alle W. C., 1931. Animal Aggregations: A Study in General Sociology, University of Chicago Press, Chicago.

Alexander M., 1951. Cooperation among Animals with Human Implications, Schuman, New York (revised edition of Social Life of Animals, W. W. Norton and Co., Inc., New York, 1938).

Alle W. C., Emerson A. E., Park O., Park Th., Schmidt K. P., 1949. Principles of Animal Ecology, W. B. Saunders Company, Philadelphia.

Alle W. C., Schmidt K. P., 1951. Ecological Animal Geography (2nd ed.), John Wiley and Sons, Inc., New York.

Allen G. M., 1964. Estuarine destruction — a monument to progress, Trans. 29th N. A. Wildl. and Res. Conf., pp. 324—333.

Allen K. R., 1951. The Horokiwi Stream: a study of a trout population, New Zealand Mar. Dept. Fish. Bull., № 10, 238 pp.

Allison F. E., 1935. Carbohydrate supply as a primary factor in legume symbiosis, Soil Sci., **39**, 123—145.

American Association for the Advancement of Science, 1965. Air Conservation (J. P. Dixon, ed.), AAAS Publ., № 80, Washington, D. C., 335 pp.

American Public Health Association, 1965. Standard methods for examination of water and wasterwater including bottom sediments and sludges (12th ed.), Amer. Public Health Assoc., Inc., New York, 769 pp.

Anderson G. C., 1964. The seasonal and geographic distribution of primary productivity off Washington and Oregon coasts, Limnol. Oceanogr., **9**, 284—302.

Anderson G. R., 1955. Nitrogen fixation by pseudomonas-like soil bacteria, J. Bact., **70**, 129—133.

Anderson M. C., 1964. Studies of the woodland light climate. I. The photographic computation of light conditions, J. Ecol., **52**, 27—41.

Andrewartha H. G., 1961. Introduction to the Study of Animal Populations, University of Chicago of Chicago Press, Chicago, 281 pp.

Andrewartha H. G., Birch L. C., 1935. The Lotka-Volterra theory of interspecific competition, Aust. J. Zool., **1**, 174—177.

Andrewartha H. G., Birch L. C. 1954. The Distribution and Abundance of Animals, University of Chicago Press, Chicago.

Anita N. J., McAllister C. D., Parsons T. R., Stephens K., Strickland J. D., 1963. Further measurements of primary production using a large volume plastic sphere, Limnol. Oceanogr., **8**, 166—183.

Ardrey R., 1966. The Territorial Imperative, Atheneum, New York, 390 pp.

Armstrong R. C. 1966. Life support system for space flights of extended time periods. Prepared by General Dynamics, San Diego, Calif., for Langley Research Center. NASA CR-614.
Army T. J., Greer F. A. 1967. Photosynthesis and crop production systems. In: Harvesting the Sun (San Pietro, Greer and Army, eds.), Academic Press, New York, pp. 321—332.
Aruga Y., Monsi M., 1963. Chlorphyll amount as an indicator of matter production in biocommunities, Plant and Cell Physiol., **4**, 29—39.
Aschoff J., 1965. Circadian Clocks, North-Holland Publishing Company, Amsterdam.
Aschoff J., 1965a. Circadian rhythms in man, Science, **148**, 1427—1432.
Ashby W. R., 1963. An Introduction to Cybernetics, John Wiley and Sons, Inc., New York, 295 pp. (У. Р. Эшби, Введение в кибернетику, ИЛ, М., 1959.)
Atkins W. R. G., 1945. Autotrophic flagellates as the major constituent of oceanic plankton, Nature, **156**, 446—447.
Aubert de la Rue E., Bourliere F., Harroy J., 1957. The Tropics, Alfred A. Knopf, Inc., New York.
Auerbach S. I., 1958. The soil ecosystem and radioactive waste to the ground, Ecology, **39**, 522—529.
Auerbach S. I., 1965. Radionuclide cycling: current status and future needs, Health Physics, **11**, 1355—1361.
Auerbach S. I., Crossley D. A., 1958. Strontium-90 and cesium-137 uptake under natural conditions, Proc. Int. Conf. Peaceful Uses Atomic Energy, Geneva. Paper № 401.
Auerbach S. I., Crossley D. A., Engelman M. D., 1957. Effects of gamma radiation on collembola population growth, Science, **126**, 614.
Auerbach S. I., Olson J. S., Waller H. D., 1964. Landscape investigations using cesium-137, Nature, **201**, 761—764.
Avery T. E., 1966. Forester's guide aerial photointerpretation, U. S. Department of Agriculture, Department Handbook, **308**, p. 40.
Avery T. E., Richter G., 1965. An airphoto index to physical and cultural features in eastern United States, Photogr. Engr., **31**, 896—914.
Ayala F. J., 1968. Genotype, environment and population numbers, Science, **162**, 1453—1459.
Azzi G., 1956. Agricultural Ecology, Constable, London.
Baas-Becking L. G. M., 1959. Geology and Microbiology. In: Contributions to Marine Microbiology (T. M. Skerman, ed.), New Zealand Dept. Scient. Indust. Res. Information series № 22, New Zealand Oceanogr. Inst. Mem. No. 3, pp. 48—64.
Backus R. H., Craddock J. E., Haedrich R. L., Shores D. L., Teal J. M., Wing A. S., Mead G. W., Clarke W. D., 1968. Ceratoscopelus maderensis: peculiar sound-scattering layer identified with this mytophid fish, Science, **160**, 991—993.
Badgley P. C., Vest W. L., 1966. Orbital remote sensing and natural resources, Photogr. Engr. **32**, 780—790.
Baker E. W., Wharton G. W., 1952. An Introduction to Acarology, Macmillan Co., New York.
Baker H. G., 1961. The adaptation of flowering plants to nocturnal and crepuscular pollinators, Quart. Rev. Biol., **36**, 64—73.
Baker H. G., 1963. Evolutionary mechanisms in pollination biology, Science, **139**, 877—883.
Baker H. G., 1965. Characteristics and modes of origin of weeds. In: The Genetics of Colonizing Species (Baker and Stebbins, eds.), Academic Press, New York.
Bakuzis E. V., 1969. Forestry viewed in an ecosystem perspective. In: The Ecosystem Concept in Natural Resource Management (G. Van Dyne, ed.), Academic Press, New York, pp. 189—257.
Baldwin M. F., Page J. K. (eds.), 1970. Law and the Environment. A conference, Warrenton, Va., Sept. 1968. A Conservation Foundation Publication, Walker, New York, 432 pp.
Ball R. C., Hopper F. F., 1963. Translocation of phosphorus in a trout stream ecosystem. In: Radioecology (V. Schultz and A. W. Klement, eds.), Reinhold Publishing Company, New York, pp. 217—228.
Baltensweiler W., 1964. Zeiraphera griseana Hubner (Lepidoptera: Tortricidae) in the European Alps. A contribution to the problem of cycles, Canad. Entomol., **96**, 792—800.
Bardach J. E., 1968. Harvest of the Sea, Harper and Row Publishers, Inc., New York.
Bardach J. E., 1969. Aquaculture, Science, **161**, 1098—1106.
Barick F. B., 1950. The edge effect of the lesser vegetation of certain Adirondack forest types with particular reference to deer and grouse, Roosevelt Wildl. Bull., **9**, 1—146.
Barnes H., 1959. Oceanography and Marine Biology; A Book of Techniques, Macmillan Company, New York, 218 pp.
Barr T. C., 1967. Observations on the ecology of caves, Amer. Nat., **101**, 475—491.
Barrett G. W., 1969. The effects of an acute insecticide stress on a semienclosed grassland ecosystem, Ecology, **49**, 1019—1035.
Barringer A. R., Newbury B. C., Moffatt A. J., 1968. Surveillance of pollution from airborne and space platforms. Proc. 5th Sym. Remote Sensing of Environment, University of Michigan Press, Ann Arbor.
Bartholomew G. A., Dawson W. R., 1953. Respiratory water loss in some birds of southwestern United States, Physiol. Zool., **26**, 162—166.

Bartsch A. F., Allum M. O., 1957. Biological factors in the treatment of raw sewage in artificial ponds, Limnol. Oceanogr., **2**, 77—84.
Bates M., 1945. Observations on climate and seasonal distribution of mosquitoes in eastern Colombia, J. Anim. Ecol., **14**, 17—25.
Bates M., 1949. The Natural History of Mosquitoes, Macmillan Company, New York.
Bates M., 1952. Where Winter Never Comer. A Study of Man and Nature in the Tropics, Charles Scribner's Sons, New York.
Bates M., 1957. Application of ecology to public health, Ecology, **38**, 60—63.
Bates M., 1960. The Forest and the Sea, Random House, New York.
Bates M., 1964. Man in Nature (2nd ed.), Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N. J.
Bauchop T., Elsden S. R., 1960. The growth of microorganisms in relation to their energy supply, J. Gen. Microbiol., **23**, 457—469.
Bauer R. A. (ed.), 1966. Social Indicators, M. I. T. Press, Cambridge, Mass.
Baumhover A. H., Graham A. J., Hopkins D. E., Dudley F. H., New W. D., Bushland R. C., 1955. Screw-worm control through release of sterilized flies, J. Econ. Entomol., **48**, 462—466.
Baylor E. R., Sutcliffe W. H., Jr., 1963. Dissolved organic matter in seawater as a source of particulate food. Limnol, Oceanogr., **8**, 369—371.
Beals E. W., 1969. Vegetational change along altitudinal gradients, Science, **165**, 981—985.
Beck S. D., 1960. Insects and the length of the day, Scient. Amer. **202(2)**, 108—118.
Becking R. W., 1957. The Zurich-Montpellier School of Phytosociology, Bot. Rev., **23**, 411—488.
Beecher W. J., 1942. Nesting birds and the vegetation substrate, Chicago Ornithological Society, Chicago.
Beeton A. M., 1961. Environmental changes in Lake Erie, Trans. Amer. Fish. Soc., **90**, 153—159.
Beijerinck M. W., 1921—1940. Verzamelde Geschriften, 1—6, Nijhoff, Den Haaug.
Benarde M. A., 1970. Our Precarious Habitat. An Integrated Approach to Understanding Man's Effect on His Environment, W. W. Norton & Company, Inc., New York, 362 pp.
Bennett C. F., 1968. Human Influences on the Zoogeography of Panama, Ibero-Americana, Vol. 51, 115 pp.
Bennett G. W., 1962. Management of Artifical Lakes and Ponds, Reinhold Publishing Company, New York.
Bennett I. L., Robinson H. L. (eds.), 1967. The World Food Problem. A report of the President's Science Advisory Committee, Panel on the World Food Supply, Superintendent of Documents, Washington, D. C. 3 Vols.
Benton G. S., Blackburn R. T., Snead V. O., 1950. The role of the atmosphere in the hydrological cycle, Trans. Amer. Geophys. Union, **31**, 61—73.
Berkner L. V., Marshall L. C., 1964. The history of growth of oxygen in the earth's atmosphere. In: The Origin and Evolution of Atmospheres and Oceans (D. J. Brancazio and A. G. W. Cameron, eds.), John Wiley and Sons, Inc., New York, pp. 102—126.
Berkner L. V., Marshall L. C., 1965. History of major atmospheric components, Proc. Natl. Acad. Sci. (Wash.), **53**, 1215—1226.
Berkner L. V., Marshall L. C., 1966. The role of oxygen, Sat. Rev., May 7, 1966, pp. 30—33.
Bertalanffy L. von, 1957. Quantitative laws in metabolism and growth, Quart. Rev. Biol., **32**, 217—231.
Bertalanffy L. von (ed.), 1969. General Systems Theory; Foundations, Development, Applications, Georgy Braziller, Inc., New York, pp. 290.
Best R., 1962. Production factors in the tropics. In: Fundamentals of Dry-Matter Production and Distribution, Neth. J. Agr. Sci., 10 (№ 5, special issue), 347—353.
Veverton R. J. H., Holt S. J., 1957. On the dynamics of exploited fish populations. Great Brit. Min. Agr. Fish, Food, Fish. Invest. Ser., 2, **19**, 1—533.
Beyers R. J., 1962. Relationship between temperature and the metabolism of experimental ecosystems, Science, **136**, 980—982.
Beyers R. J., 1963. The metabolism of twelve aquatic laboratory microecosystems, Ecol. Monogr., **33**, 281—306
Beyers R. J., 1964. The microcosm approach to ecosystem biology, Amer. Biol. Teacher, **26**, 491—498.
Beyers R. J., 1965. The pattern of photosynthesis and respiration in laboratory microecosystems. In: Primary Productivity in Aquatic Environments (C. R. Goldman, ed.), Mem. Inst. Ital. Idrobiol., 18 suppl. University of California Press, Berkeley.
Beyers R. J., Larimer J., Odum H. T., Parker R. B., Armstrong N. E., 1963. Directions for determination of changes in carbon dioxide concentration from changes in pH, Publ. Inst. Mar. Sci. Univ. Texas, **9**, 454—489.
Billings W. D., 1952. The environment complex in relation to plant growth and distribution, Quart. Rev. Biol., 27, 251—265.
Billings W. D., 1957. Physiological ecology, Ann. Rev. Plant Physiol., 8, 375—392.

Billings W. D., 1968. Plants, Man and the Ecosystem, Wadsworth, Belmont, Calif., pp. 154.
Birch L. C., 1948. The intrinsic rate of natural increase of an insect population, J. Anim. Ecol., **17**, 15—26.
Birch L. C., 1957. The meaning of competition, Amer. Nat., **41**, 5—18.
Birge E. A., 1904. The thermocline and its biological significance, Trans. Amer. Micr. Soc., **25**, 5—33.
Birge E. A., 1915. The heat budgets of American and European lakes, Trans. Wisconsin Acad. Sci. Arts Lets., **18**, 166—213.
Björkman J., 1966. The effect of oxygen concentration on photosynthesis in higher plants, Physiol. Plantarum, **19**, 618—633.
Bjornsen R. L., 1968. Infrared mapping of large fires, Proc. 5th Sym. Remote Sensing of Environment, University of Michigan Press, Ann Arbor.
Black C. A., 1968. Soil-Plant Relationships (2nd ed.), John Wiley and Sons, Inc., New York, 792 pp.
Blackman F. F., 1905. Optima and limiting factors, Ann. Botany, **19**, 281—298.
Bledsoe L. J., Jameson D. A., 1969. Model structure of a grassland ecosystem. Inà The Grassland Ecosystem: A Preliminary Synthesis (R. L. Dix and R. G. Beidleman, eds.), Range Sci. Dept. Sci. Ser., No. 2, Colorado State University, Fort Collins, Col., pp. 410—437.
Bliss L. C., 1956. A comparison of plant development in microenvironments of arctic and alpine tundras, Ecol. Monogr., **26**, 303—337.
Bliss L. C., 1966. Plant productivity in Alpine microenvironments, Ecol. Monogr., **36**, 125—155.
Blum M. S., 1969. Alarm pheromones, Ann. Rev. Entomol., **14**, 57—80.
Bodenheimer F. S., 1937. Population problems of social insects, Biol., Rev., **12**, 393—430.
Bodenheimer F. S., 1938. Problemes of Animal Ecology, Oxford University Press, London.
Bogert C. M., 1949. Thermoregulation in reptiles, a factor in evolution, Evolution, **3**, 195—211.
Bogue D. T., 1969. Principles of Demography, John Wiley and Sons, Inc., New York.
Bond R. M., 1933. A contribution to the study of the natural food-cycle in aquatic environments, Bull. Bingham Oceanogr. Coll., **4**, 1—89.
Bongers L., 1964. Sustaining life in space — a new approach, Aero. Med., **35**, 139—144.
Bonner J., 1950. The role of toxic substances in the interaction of higher plants, Bot. Rev., **16**, 51—64.
Bonner J. T., 1965. Size and Cycle: An Essay on the Structure of Biology, Princeton University Press, Princeton, N. J., 228 pp.
Borgstrom G., 1965. The Hungry Planet, Macmillan Company, New York, 487 pp.
Borkovec A. B., 1966. Insect chemosterilants. In: Advances in Pest Control (R. L. Metcalf, ed.), Vol. VIII, John Wiley and Sons, Inc., New York.
Bormann F. H., 1956. Ecological implications of changes in photosynthetic response of *Pinus taeda* seedings during ontogeny, Ecology, **37**, 70—75.
Bormann F. H., Likens G. E., 1967. Nutrient cycling, Science, **155**, 424—429.
Botkin D. B., Woodwell G. M., Tempel N., 1970. Forest productivity estimated from carbon dioxide uptake, Ecology, **51**, 1057—1060.
Boulding K. E., 1962. A Reconstruction of Economics, Science Editions, New York.
Boulding K. E., 1964. The Meaning of the 20th Century: The Great Transition, Harper and Row Publishers, Inc., New York.
Boulding K. E., 1966. The economics of the coming spaceship earth. In: Environmental Quality in a Growing Economy. Resources for the Future, Johns Hopkins Press, Baltimore, pp. 3—14.
Boulding K. E., 1966a. Economics and ecology. In: Future Environments of North America (Darling and Milton, eds.), The Natural History Press, Garden City, N. Y., pp. 225—234.
Bouwer H., 1968. Returning wastes to the land, a new role for agriculture, J. Soil and Water Cons., **23**, 164—168.
Bowman K. O., Hutcheson K., Odum E. P., Shenton L. R., 1970. Comments on the distribution of indices of diversity. In: International Symposium on Statistical Ecology, Vol. 3. Pennsylvania State University Press.
Bowman R. O., Thomas F. W., 1961. Long-term non-toxic support of animal life with algae, Science, **134**, 55—56.
Boyd C. E., 1968. Fresh-water plants: a potential source of protein, Econ. Bot., **22**, 359—368.
Boysen-Jensen P., 1949. The production of matter in agricultural plants and its limitation, Det. Danske Videnskal Selskab, Biol. and Med., **21**, 1—28.
Bradshaw A. D., 1957. Genecology of productivity of grasses (abstract), J. Anim. Ecol., **26**, 242.
Brady N. C. (ed.), 1967. Agriculture and the quality of our environment, Amer. Assoc. Adv. Sci. (Wash.), Publ., **85**, 460 pp.

Braun E. L., 1950. Deciduous Forests of Eastern North America, Blakiston Co., Philadelphia.
Braun-Blanquet J., 1932. Plant Sociology: the Study of Plant Communities (Translated and edited by G. D. Fuller and H. C. Conard), McGraw-Hill Book Co., Inc., New York.
Braun-Blanquet J., 1951. Pflanzensoziologie, Springer-Verlag, Vienna.
Bray J. R., 1961. Measurement of leaf utilization as an index of minimum level of primary consumption, Oikos, **12**, 70—74.
Bray J. R., 1962. Estimates of energy budget for a *Typha* (cattail) marsh, Science, **136**, 1119—1120.
Bray J. R., 1963. Root production and the estimation of net productivity, Canad. Bot., **41**, 65—72.
Bray J. R., 1964. Primary consumption in three forest canopies, Ecology, **45**, 165—167.
Bray J. R., Gorham E., 1964. Litter production in forests of the world. In: Adv. Ecol. Res. (J. B. Cragg, ed.), **2**, 101—157.
Breed R. S., Murray E. G., Smith N. R., 1957. Bergey's Manual of Determinative Bacteriology, The Williams and Wilkins Co., Baltimore.
Bresler J. B. (ed.), 1968. Environments of Man, Addison-Wesley Publishing Co., Reading, Mass., 289 pp.
Brews J. W., 1935. Human Ecology, Oxford University Press, London.
Briggs L. J., Shantz H. L., 1914. Relative water requirement of plants, J. Agr. Res., **3**, 1—63.
Broadhead E., 1958. The psocid fauna of larch trees in northern England, J. Anim. Ecol., **27**, 217—263.
Brock G. G., Harvey D. I., Kohler R. J., Myskowski M. P., 1965. Photographic considerations for aerospace, Itek Corp., Lexington, Mass., 118 pp.
Brock M. L., Wiegert R. G., Brock T. D., 1969. Feeding by *Paracoenia* and Ephydra (Diptera: Ephydridae) on microorganisms of hot springs, Ecology, **50**, 192—200.
Brock T. D., 1956. Principles of Microbial Ecology, Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N. J.
Brock T. D., 1967. Bacterial growth rate in the sea: direct analysis by thymidine autoradiography, Science, **155**, 81—83.
Brock T. D., 1967a. Relationship between primary productivity and standing crop along a hot spring thermal gradient, Ecology, **48**, 566—571.
Brock T. D., Brock M. L., 1966. Temperature options bor algal development in Yellowstone and Iceland hot springs, Nature, **209**, 733—734.
Brock T. D., 1968. Measurement of steady state growth rates of a thermophilic algae directly in nature, J. Bact., **95**, 811—815.
Brody S., 1945. Bioenergetics and Growth, Reinhold Publishing Company, New York.
Brooks J. L., 1950. Speciation in ancient lakes, Quart. Rev. Biol., **25**, 30—60; 131—176.
Brooks J. L., Dodson S. I., 1965. Predation, body size and composition of plankton, Science, **150**, 28—35.
Brower L. P., Ryerson W. N., Coppinger L. L., Glazier S. C., 1968. Ecological chemistry and the palatability spectrum, Science, **161**, 1349—1350 (See also Zoologica, **49**, 137, 1964).
Brown A. H., 1953. The effects of light on respiration using isotopically enriched oxygen, Amer. J. Bot., **40**, 719—729.
Brown F., 1969. A hypothesis for timing of circadian rhythms, Canad. J. Bot., **47**, 287—298.
Brown F. A., Hastings J. W., Palmer J. D., 1970. The Biological Clock — Two Views, Academic Press, New York, 94 pp.
Brown J., Johnson P. L., 1965. Pedo-ecological investigation, Barrow, Alaska, U. S. Army Cold Reg. Res. Engr. Lab. Tech. Rept.
Brown J., 1966. U. S. Army CRREL, Topographic Map, Barrow, Alaska (1 : 25 000), U. S. Army Cold Reg. Res. Engr. Lab., Spec. Rept., 101.
Brown L. L., Wilson E. O., 1956. Character displacement, Systematic Zool., **5**, 49—64.
Brown W. L., 1961. Mass insect control programs: four case histories, Psyche, **68**, 75—109.
Brown W. L., Eisner L. T., Whittaker R. H., 1970. Allomones and kairomones: transspecific chemical messengers, BioScience, **20**, 21—22.
Bruun A. F., 1957. Animals of the abyss, Scient. Amer., **197**, 50—57.
Bryant F. J., Chamberlain A. C., Morgan A., Spicer C. S., 1957. Radiostrontium in soil, grass, milk and bone in U. K.; 1956 results, J. Nuc. En., **6**, 22—40.
Buchner P., 1965. Algal Symbiosis, Chapter I. Endosymbiosis of Animals with Plant Microorganisms, John Wiley and Sons, Inc. (Interscience), New York, 3—22 pp.
Будыко М. Т. (ред.), 1955. Атлас теплового баланса, Ленинград.
Buell M. F., 1956. Spruce-fir and maple-basswood competition in Itasca Park, Minn. Ecology, **37**, 606.
Bullock T. H., 1955. Compensation for temperature in the metabolism and activity of poikotherms, Biol. Rev., **30**, 311—342.

Bunning E., 1956. Der tropische Regenwald, Springer-Verlag, Berlin.
Bunning E., 1967. The Physiological Clock (revised 2nd ed.), Springer, Berlin (Э. Бюннинг, Ритмы физиологических процессов, ИЛ, М., 1961.)
Burges A., Raw F. (eds.), 1967. Soil Biology, Academic Press, New York, 532 pp.
Burkholder P. R., 1952. Cooperation and conflict among primitive organisms, Amer. Sci., **40**, 601—631.
Bukholder P. R., 1956. Studies on the nutritive value of *Spartina* grass growing in the salt marsh areas of coastal Georgia, Bull. Torrey Bot. Club., **83**, 327—334.
Burkholder P. R., Bornside G. H., 1957. Decomposition of marsh grass by aerobic marine bacteria, Bull. Torrey Bot. Club, **84**, 366—383.
Burns W., 1969. Noise and Man, J. B. Lippincott, Philadelphia.
Burr G. O., Hartt H. E., Brodie H. W., Tanimoto T., Kortschak H. P., Takahashi D., Ashton F. M., Coleman R. E., 1957. The sugar cane plant, Ann. Rev. Plant Physiol., **8**, 275—308.
Burris R. H., 1969. Progress in the biochemistry of nitrogen fixation, Proc. Royal Soc. Biol., **172**, 339—354.
Burton G. W., Odum E. P., 1945. The distribution of stream fish in the vicinity of Mountain Lake, Virginia, Ecology, **26**, 182—193.
Bushland R. C., 1960. Male sterilization for the control of insects. In: Advances in Pest Control Research (R. L. Metcalf, ed.), Vol. III, John Wiley and Sons, Inc., New York.
Butler C. G., 1967. Insect pheromones, Biol. Rev., **42**, 42—87.
Butler P. A., 1966. The problem of pesticides in estuaries, Amer. Fish. Soc. Spec. Publ., **3**, 110—115.
Butler P. A., 1969. The significance of DDT residues in estuarine fauna. In: Chemical Fallout (M. W. Miller and G. G. Berg, eds.), Charles C. Thomas, Springfield, Ill., pp. 205—220.
Butzer K. W., 1964. Environment and Archeology, An Introduction to Pleistocene Geography, Aldine Press, Chicago, 524 pp.
Buzzati-Traverso, Adriano A. (ed.), 1958. Perspectives in Marine Biology, University of California Press, Berkeley.
Cahn R., 1969. Ecology and international assistance. Reprinted from the Christian Science Monitor by the Conservation Foundation, Washington, D. C. 16 pp.
Cain S. A., 1944. Foundation of Plant Geography, Harper and Bros., New York, 556 pp.
Cain S. A., 1945. A biological spectrum of the flora of the Great Smoky Mountain National Park, Butler Univ. Bot. Studies, 7, 1—14.
Cain S. A., 1950. Life-forms and phytoclimate, Bot. Rev., **16**, 1—32.
Cain S. A., Evans F. C., 1952. The distribution patterns of three plant species in an oldfield community in southeastern Michigan, Contr. Lab. Vert. Biol., Univ. Mich., **52**, 1—11.
Caldecott R. S., Snyder L. A. (eds.), 1960. Radioisotopes in the biosphere, University of Minnesota Press, Minneapolis.
Calhoun J. B., 1962, "behavioral sink". In: Roots of Behavior (E. L. Bliss, ed.), Harper and Row Publishers, Inc., New York.
Calhoun J. B., 1962a. Population density and social pathology, Sci. Amer., **206(2)**, 1399—1408.
Calloway D. H. (ed.), 1966. Human Ecology in Space Flight, N. Y. Acad. Sci., New York, 285 pp.
Calvin M., 1951. Reduction of carbon dioxide in aqueous solutions by ionizing radiation, Science, 114, 416.
Calvin M., 1969. Chemical Evolution; Molecular Evolution Towards the Origin of Living Systems on the Earth and Elsewhere, Oxford University Press, New York, 278 pp.
Cameron A. W., 1964. Competitive exclusion between the rodent genera *Microtus* and *Clethrionomys*, Evolution, **18**, 630—634.
Cameron W. M., Pritchard D. W., 1963. Estuaries. In: The Sea (M. N. Hill, ed.), Vol. II, John Wiley and Sons, Inc., New York, pp. 306—323.
Cannon H. L., 1952. The effect of uranium-vanadium deposits on the vegetation of the Colorado Plateau, Am. J. Sci., **250**, 735—770.
Cannon H. L., 1953. Geobotanical reconnaissance near Grants, New Mexico, Geol. Surv. Circ., **264**, 1—8.
Cannon H. L., 1954. Botanical methods of prospecting for uranium, Mining Engineering, Feb., 217—220.
Cannon W. B., 1939. The Wisdom of the Body. W. W. Norton and Co., New York.
Carpenter E. J., 1969. A simple, inexpensive algal chemostat, Limnol. Oceanogr., **14**, 720—721.
Carpenter J. R., 1939. The biome, Amer. Midl. Nat., **21**, 75—91.
Carpenter J. R., 1940. The grassland biome, Ecol. Monogr., **10**, 617—684.
Carpenter J. R., 1940a. Insect outbreaks in Europe, J. Anim. Ecol., **9**, 108—147.
Carson H. L., 1958. Response to selection under different conditions of recombination in *Drosophila*, Cold Spring Harbor Sym. Quant. Biol., **23**, 291—306.
Carson R., 1962. Silent Spring, Houghton Mifflin Co., Boston.

Caughley G., 1970. Eruption of ungulate populations with emphasis on Himalayan thor in New Zealand, Ecology, **51**, 53—72.
Chambers K. L. (ed.), 1970. Biochemical Coevolution. Twenty-ninth Biology Colloquium, Oregon State University, Press, Eugene.
Chang Jen-hu, 1968. The agricultural potential of the humid tropics, Geogr. Rev., **58**, 334—361.
Chant D. A., 1966. Integrated control systems. In: Scientific Aspects of Pest Control, National Akademy of Science Publ. 1402, Washington, D. C. pp. 193—218.
Chapman R. N., 1928. The quantitative analysis of environmental factors, Ecology, **9**, 111—122.
Chapman R. N., 1931. Animal Ecology, with Special Reference to Insects, McGraw-Hill Book Co., Inc. New York.
Chase G. D., Rabinowitz J. L., 1967. Principles of Radioisotope Methodology (3rd ed.), Burgess Publishing Company, New York.
Chew R. M., Chew A. E., 1965. The primary productivity of a desert shrub *(Larrea tridentata)* community, Ecol. Monogr., **35**, 355—375.
Chew R. M., 1970. Energy relationships of the mammals of a desert shrub *Larrea tridentata* community, Ecol. Monogr., **40**, 1—21.
Chitty D., 1960. Population processes in the vole and their relevance to general theory, Canad. J. Zool., **38**, 99—113.
Chitty D., 1967. The natural selection of self-regulatory behavior in animal populations, Proc. Ecol. Soc. Australia, **2**, 51—78.
Chovnick A. (ed.), 1960. Biological clocks, Cold Spring Harbor Sym. Quant. Biol. Vol. 25.
Christensen A. M., McDermott, 1958. Life history and biology of the oyster crab, *Pinnotheres ostreum* Say, Biol. Bull., **144**, 146—179. (Биологические часы, изд-во «Мир», М., 1964).
Christian J. J., 1950. The adreno-pituitary system and population cycles in mammals, J. Mamm., **31**, 247—259.
Christian J. J., 1956. Adrenal and reproductive responses to population size in mice from freely growing population, Ecology, **37**, 248—273.
Christian J. J., 1959. The role of endocrine and behavioral factors in the growth of mammalian populations. In: Symposium on Comparative Endocrinology (Grobman, ed.), John Wiley and Sons, Inc., New York, pp. 7—97.
Christian J. J., 1963. Endocrine adaptive mechanisms and the physiologic regulation of population growth. In: Physiological Mammalogy (W. V. Mayer and R. G. van Gelder, eds), Academic Press, New York, pp. 189—353.
Christian J. J., 1970. Social subordination population density, and mammalian evolution, Science, **168**, 84—90.
Christian J. J., Davis D. E., 1964. Endocrines, behavior and populations, Science, **146**, 1550—1560.
Chu H. F., 1949. How to Know the Immature Insects, Wm. C. Brown, Dubuque, Iowa.
Ciriancy-Wantrup S., Parsons J. J. (eds.), 1967. Natural Resources: Quality and Quantity, University of California Press, Berkeley. 217 pp.
Clark F. E., 1967. Bacteria in Soil. In: Soil Biology (N. A. Burges and F. Raw, eds.), Academic Press, New York.
Clark J. R., 1969. Thermal pollution and aquatic life, Sci. Amer., **220(3)**, 3—11.
Clark L. R., 1964. The population dynamics of *Cardiaspina albitextura* (Phyllidae) Aust. J. Zool., **12**, 362—380.
Clark L. R., Geier P. W., Hughes R. D. and *Morris R. F.*, 1967. The Ecology of Insect Populations in Theory and Practice, Methuen, London, 232 pp.
Clark P. J., Eckstrom P. T. and *Linden L. C.*, 1964. On the number of individuals per occupation in a human society, Ecology, **45**, 367—372.
Clarke F. W., 1924. The data of geochemistry, U. S. Geol. Surv. Bull. No. 228.
Clarke G. L., 1933. Diurnal migration of plankton and its correlation with changes in submarine irradiation, Biol. Bull., **65**, 402—436 (See also Biol. Bull., **67**, 432—455).
Clarke G. L., 1946. Dynamics of production in a marine area, Ecol. Monogr., **16**, 321—335.
Clarke G. L., 1948. The nutritional value of marine zooplankton with a consideration of its use as emergency food, Ecology, **29**, 54—71.
Clarke G. L., 1954. Elements of Ecology, John Wiley and Sons, Inc, New York (Revised printing, 1965).
Clarke G. L., Backus R. H., 1956. Measurement of light penetration in relation to vertical migration and records of luminescence of deep-sea animals, Deep-Sea Res., **4**, 1—14.
Clarke G. L., Denton E. J., 1962. Light and animal life. In: The Sea (M. N. Hill, ed.), Vol. 1, John Wiley and Sons, Inc., New York, pp. 456—468.
Clatworthy J. N., Harper J. L., 1962. The comparative biology of closely related species living in the same area, J. Exp. Bot, **13**, 307—324.

Clawson M., Landsberg H. H. and *Alexander L. T.*, 1969. Desalted seawater for agriculture: is it economic? Science, **164**, 1141—1148.
Clements F. E., 1905. Research methods in ecology, Univ. Publ. Co., Lincoln, Nebraska, 199 p.
Clements F. E., 1916. Plant succession: analysis of the development of vegetation, Publ. Carnegie Inst., Wash., **242**, 1—512 (See also reprinted edition, 1928, entitled Plant Succession and Indicators, Wilson, New York).
Clements F. E., Shelford V. E., 1939. Bioecology, John Wiley and Sons, Inc., New York.
Cleveland L. R., 1924. The physiological and symbiotic relationships between the intestinal protozoa of termites and their host, with special reference to *Reticulitermes fluipes* Kollar, Biol. Bull., **46**, 177—225.
Cleveland L. R., 1926. Symbiosis among animals with special reference to termites and their intestinal flagellates, Quart. Rev. Biol., **1**, 51—60.
Clifford P. A., 1957. Pesticide residues in fluid market milk, Publ. Health Repts., **72**, 729—734.
Cloud P. E. Jr., 1968. Realities in mineral distribution. The Texas Quarterly, II, 103—126, University of Texas Press, Austin.
Cloud P. E., Jr., 1969. Resources, population and the quality of life. Paper presented at AAAS Meeting, Boston, Mass. Mimeographed, 29 pages (to be published as a chapter in book in press by McGraw-Hill Book Co., Inc., N. Y.).
Cloud P. E. Jr. (ed.), 1969a. Resources and Man, W. H. Freeman and Company, San Francisco, 259 pp.
Cloud P. E., Jr., 1970. Eussian roulette? (editorial), Science, **167**, 1323.
Cloudsley-Thompson J. L., 1961. Rhythmic Activity in Animal Physiology and Behavior, Academic Press, New York.
Cochran W. W., Montgomery G. C. and *Graber R. R.*, 1967. Migratory flights of *Hylocichla thrushes* in spring: a radiotelemetry study, The Living Bird, **6**, 213—225.
Coffin C. C., Hayes F. R., Jodrey L. H. and *Whiteway S. G.*, 1949. Exchanges of materials in a lake as studied by the addition of radioactive phosphorus, Canad. J. Res., Section C, **27**, 207—222.
Cogswell H. L., 1947. Chaparral country, Aud. Mag., **49**, 75—81.
Coker R. E., 1947. This Great and Wide Sea, University of North Carolina Press, Chapel Hill.
Cocker R. E., 1954. Streams, Lakes, Ponds, University of North Carolina Press, Chapel Hill.
Cote LaMont C., 1946. A theory for analyzing contagiously distributed populations, Ecology, **27**, 329—341.
Cole LaMont C., 1946a. A study of the cryptozoa of an Illinois woodland, Ecol. Monogr., **16**, 49—86.
Cole LaMont C., 1949. The measurement of interspecific association, Ecology, **30**, 411—424.
Cole LaMont C., 1951. Population cycles and random oscillations, J. Wildl. Mgt., **15**, 233—251.
Cole LaMont C., 1954. Some features of random cycles, J. Wildl. Managt., **18**, 107—109.
Cole LaMont C., 1954a. The population consequences of life history phenomena, Quart. Rev. Biol., **29**, 103—137.
Cole LaMont C., 1957. Sketches of general and comparative demography, Cold Spring Harbor Sym. Quant, Rev. Biol., **22**, 1—15.
Cole LaMont C., 1958. The ecosphere, Sci. Amer., **198(4)**, 83—96.
Cole LaMont C., 1966. Protect the friendly microbes. In: The Fragile Breath of Life. 10th Anniversary Issue, Science and Humanity Supplement, Sat. Rev., May 7, 1966, pp. 46—47.
Coleman D. C., 1970. Food webs of small arthropods of a broomsedge field studied with radioisotope-labelled fungi, Proc. IBP Symposium Methode Study in Soil Ecology, Paris, pp. 203—207.
Coleman D. C., McGinnis J. T., 1970. Qantification of fungus-small arthropod food chains in the soil, Oikos, **21**, 134—137.
Colman John S., 1950. The Sea and Its Mysteries, W. W. Norton and Company, Inc., New York.
Colwell R. N., 1961. Some practical applications of multiband spectral reconnaissance, Amer. Sci., **29**, 3—36.
Colwell R. N., 1967. Remote sensing as a means of determining ecological conditions, BioScience, **17**, 444—449.
Colwell R. N., 1968. Remote sensing of natural resources, Sci. Amer., **218(1)**, 54—69.
Colwell R. N., Brewer W., Landis G., Langley P., Morgan J., Rinker J., Robinson J. M. and *Sorem A. L.*, 1963. Basic matter and energy relationships involved in remote reconnaissance, Photogr. Engr., **29**, 761—799.
Comar C. L., 1955. Radioisotopes in Biology and Agriculture. Principles and Practice, McGraw-Hill Book Co., Inc., New York.

Comar C. L., 1965. The movement of fallout radionuclides through the biosphere and man, Ann. Rev. Nucl. Sci., **15**, 175—206.
Connell J. H., 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle, *Chthamalus stellatus*, Ecology, **42**, 133—146.
Connell J. H., Orias E., 1964. The ecological regulation of species diversity, Amer. Nat., **98**, 399—414.
Cook C. W., 1964. Symposium on nutrition of forages and pastures: Collecting forage samples representative of ingested material of grazing animals for nutritional studies, J. Anim. Sci., 23, 265—270.
Cooke G. D., 1967. The pattern of autotrophic succession in laboratory microecosystem, BioScience, **17**, 717—721.
Cooke G. D., Beyers R. J. and *Odum E. P.*, 1968. The case for the multi-species ecological system, with special reference to succession and stability, In: Bioregenerative Systems, NASA Spec. Publ., **165**, 129—139.
Coon C. S., 1954. The Story of Man, Alfred A. Knopf, Inc., New York.
Cooper Ch. F., 1961. The ecology of fire, Sci. Amer., **204(4)**, 150—160.
Cooper Ch. F., Jolly W. C., 1969. Ecological effects of weather modification: A problem analysis. School of Natural Resources, University of Michigan, Ann. Arbor, 159 pp.
Cooper W. S., 1922. The broad-sclerophyll vegetation of California; an ecological study of the chaparral and its related communities, Carnegie Inst. Wash. No. 319, 1—124.
Copeland B. J., Dorris T. C., 1962. Photosynthetic productivity in oil refinery effluent holding ponds, J. Water Poll. Cont. Fed., **34**, 1104—1111.
Copeland B. J., Dorris T. C., 1964. Community metabolism in ecosystems receiving oil refinery effluents, Limnol. Oceanogr., **9**, 431—447.
Costello D. F., 1944. Important species of the major forage types in Colorado and Wyoming, Ecol. Monogr., **14**, 107—134.
Costello D. F., 1957. Application of ecology to range management, Ecology, **38**, 49—53.
Coupland R. T., Zacharuk R. Y. and *Paul E. A.*, 1969. Procedures for study of grassland ecosystems. In: The Ecosystem Concept in Natural Resource Management (G. Van Dyne, ed.), Academic Press, New York, pp. 25—17.
Cowgill U. M., Hutchinson G. E., 1964. Cultural eutrophication in Lago Monterosi during Roman antiquity, Proc. Int. Assoc. Theor. Appl. Limnol., **15(2)**, 644—645.
Cowles H. C., 1899. The ecological relations of the vegetation of the sand dunes of Lake Michigan, Bot. Gaz., **27**, 95—117; 167—202; 281—308; 361—391.
Cox G. W. (ed.), 1969. Readings in Conservation Ecology, Appleton-Century-Crofts, New York, 596 pp. (paperback).
Craig H., 1954. Carbon 13 in plants and the relation between carbon 13 and carbon 14 variations in nature, J. Geol., **62**, 115—149.
Craighead J. J., Craighead F. C., Jr., 1956. Hawks, Owls and Wildlife, The Stackpole Co., Harrisburg, Penna.
Crisp D. (ed.), 1964. Grazing in terrestrial and marine environments, Blackwell Sci. Publ., Oxford, 322 pp.
Crocker R. L., 1952. Soil genesis and the pedogenic factors, Quart. Rev. Biol., **27**, 139—168.
Crombie A. C., 1947. Interspecific competition, J. Anim. Ecol., **16**, 44—73.
Crossley D. A., 1963. Consumption vegetation by insects. In: Radioecology (V. Schultz and A. W. Klement, eds.), Reinhold Publishing Company, New York, pp. 427—430.
Crossley D. A., 1964. Biological elimination of radionuclides, Nuclear Safety, **5**, 265—268.
Crossley D. A., 1966. Radioisotope measurement of food consumption by a leaf beetle species, *Chrysomela knabi* Broun, Ecology, **47**, 1—8.
Crossley D. A., Bohnsack K. K., 1960. The oribated mite fauna in pine litter, Ecology, **41**, 785—790.
Crossley D. A., Hoglund Mary P., 1962. A litterbag method for the study of microarthropods inhabiting leaf litter, Ecology, **43**, 571—573.
Crossley D. A., Howden H. F., 1961. Insect-vegetation relationships in a radioactive waste area, Ecology, **42**, 302—317.
Crossley D. A., Witkamp M., 1964. Forest soil mites and mineral cycling, Acarologia, 137—445.
Crowe B. L., 1969. The tragedy of the Commons revisited, Science, **166**, 1103.
Crowell K. L., 1962. Reduced interspecific competition among the birds of Bermuda, Ecology, **43**, 75—88.
de la Cruz A. A., Wiegert R. G., 1967. 32-Phosphorus tracer studies of a horse weed aphid- and food chain, Amer. Midl. Nat., **77**, 501—509.
Culver D. C., 1970. Analysis of simple cave communities. I. Caves as islands, Evolution, **24**, 463—474.
Cummings K. W., Coffman W. P. and *Roff P. A.*, 1966. Trophic relations in a small woodland stream, Verh. int. Ver. Limnol., **16**, 627—638.
Currie R. I., 1958. Some observations on organic production in the northeast Atlantic, Rapp. Proc. Verb. Cons. Int. Explor. Mer., **144**, 96—102.

Curtis J. T., 1955. A prairie continuum in Wisconsin, Ecology, **36**, 558—566.
Curtis J. T., McIntosh R. P., **1951**. An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin, Ecology, **32**, 476—496.
Cushing D. H., 1964. The work of grazing in the sea. In: Grazing in Terrestrial Eviron-ments, Sym. Brit. Ecol. Soc., No. 4, Blackwell, Oxford, pp. 209—225.
Cutcomp L. K., 1967. Progress in insect control by irradiation induced sterility, Pans, **13**, 61—70.
Cutler D. W., Bal D. B., 1926. Influence of Protozoa on the process of nitrogen fixation by *Azotobacter chroococcum*, Ann. Appl. Biol., **13**, 516—534.
Cutting C. L., 1952. Economic aspects of utilization of fish, Biochem. Soc. Symp., No. 6, Biochemical Society, Cambridge, England.
Daddario E. Q., 1966. Environmental pollution. A challenge to science and technology. Rpt. of Subcommittee on Science, Research and Development, 89th Congress, U. S. Govt Publ. 70-1770.
Daisley K. W., 1957. Vitamin B_{12} in marine ecology, Nature, **180**, 142—143.
Dale M. B., 1970. Systems analysis and ecology, Ecology, **51**, 2—16.
Dales J. H., 1968. Pollution, Property and Prices, University of Toronto Press, Toronto, 111 pp.
Dales R. Ph., 1957. Commensalism. In: Treatise on Marine Ecology and Paleoecology (J. W. Hedgpeth, ed.), Vol. 1, Geological Society of America, Boulder, Col., pp. 391—412.
Dam R., Lee S., Fry P., Fox H., 1965. Utilization of algae as a protein source for humans, J. Nutr., **86**, 376—382.
Dansereau P., 1957. Biogeography: an Ecological Perspective, Ronald Press, New York.
Darling F. F., 1938. Bird Flocks and the Breeding Cycle, Cambridge University Press, Cambridge, England.
Darling F. F., 1951. The ecological approach to the social sciences, Amer. Sci., **39**, 244—254.
Darling F. F., 1960. Wildlife husbandry in Africa, Sci. Amer., **203(5)**, 123—128.
Darling F. F., Milton J. P. (eds.). 1966. Future Environments of North America, Natural History Press, Garden City, N. Y., 785 pp.
Darlington C. D., 1958. The Evolution of Genetic Systems, Basic Books, New York, 265 pp.
Darnell R. M., 1958. Food habitats of fishes and larger invertebrates of Lake Pontchartrain, Louisiana, an estuarine community, Publ. Inst. Mar. Sci., Univ. Texas, **5**, 353—416.
Darnell R. M., 1967. Organic detritus in relation to the estuarine ecosystem. In: Estuaries (G. H. Lauff, ed.), Amer. Assoc. Adv. Sci. (Wash.), pp. 376—382.
Dasmann R. F., 1964. Wildlife Biology, John Wiley and Sons, Inc., New York, 231 pp.
Dasmann R. F., 1964a. African Game Ranching, Macmillan Company, New York, 75 pp.
Dasmann R. F., 1968. A Different Kind of Country, Macmillan Company, New York.
Dasmann R. F., 1968a. Environmental Conservation (2nd ed.), John Wiley and Sons, Inc., New York, 375 pp.
Dasmann R. F., Mossman A. S., 1962. Abundance and population structure of wild ungulates in some areas of southern Rhodesia, J. Wildl. Manag., **26**, 262—268.
Daubenmire R. F., 1947. Plants and Environment, John Wiley and Sons, Inc., New York.
Daubenmire R. F., 1956. Climate as a determinant of vegetation distribution in eastern Washington and northern Idaho, Ecol. Monogr., **26**, 131—154.
Daubenmire R. F., 1959. Plants and Environment (2nd ed.), John Wiley, New York, 422 pp.
Daubenmire R. F., 1966. Vegetation: identification of typal communities, Science, **151**, 291—298.
Daubenmire R. F., 1968. Ecology of fire in grasslands. In: Advances in Ecological Research (J. B. Cragg, ed.), Vol. V, Academic Press, New York, pp. 209—266.
Daubenmire R. F., 1968a. Plant Communities, Harper and Row, New York, 300 pp.
Davidson J., 1938. On the growth of the sheep population in Tasmania, Tr. Roy. Soc. S. Australia, **62**, 342—346.
Davidson J., Andrewartha H. G., 1948. Annual trends in a natural population of *Thrips imaginis* (Thysanoptera), J. Anim. Ecol., **17**, 193—199; 200—222.
Davis C. C., 1964. Evidence for eutrophication of Lake Erie from phytoplankton records, Limnol. Oceanogr., **9**, 275—283.
Davis D. E., 1951. The characteristics of global rat populations, Am. J. Pub. Health, **41**, 158—163.
Davis D. E., 1953. The characteristics of rat populations, Quart. Rev. Biol., **28**, 373—401.
Davis D. E., 1966. Integral Animal Behavior, Macmillan Company, New York, 118 pp.
Davis G. E., Warrner C. E., 1965. Trophic relations of a sculpin in laboratory stream communities, J. Wildl. Mgt., **29**, 846—871.
Davis J. H., Jr., 1940. The ecology and geologic role of mangroves in Florida, Publ. Carnegie Inst., Wash., **517**, 303—412.

Davis J. H., Jr., 1943. The natural features of southern Florida, especially the vegetation of the Everglades, Fla. Geol. Surv. Bull. No. 25.
Davis J. J., Foster R. F., 1958. Bioaccumulation of radioisotopes through aquatic food chains, Ecology, **39**, 530—535.
Davis M. B., 1969. Palynology and environmental history during the quaternary period, Amer. Sci., **57**, 317—332.
Dearborn W. F., Rothney J. W. M., 1941. Predicting the Child's Development, Harvard University Press, Cambridge.
DeBach P., 1964. Biological Control of Insect Pests and Weeds, Reinhold Publishing Company, New York.
DeBach P., 1966. The competitive displacement and coexistence principles, Ann. Rev. Entomol., **11**, 183—212.
DeBeaufort L. F., 1951. Zoogeography of the Land and Inland Waters, Sidgwick and Jackson, London.
DeCoursey P. J., 1961. Effect of light on the circadian activity rhythm of the flying squirrel *Glaucomys volans*, Z. vergleich. Physiol., **44**, 331—354.
Deevey E. S., Jr., 1947. Life tables for natural populations of animals, Quart. Rev. Biol., **22**, 283—314.
Deevey E. S., Jr., 1950. The probability of death, Scient. Amer., **182**, 58—60.
Deevey E. S., Jr., 1951. Life in the depths of a pond, Scient. Amer., **185**, 68—72.
Deevey E. S., Jr., 1952. Radiocarbon dating, Scient. Amer., **186**, 24—28.
Deevey E. S., Jr., 1958. The equilibrium population. In: The Population Ahead (R. G. Francis, ed.), University of Minnesota Press, Minneapolis, pp. 64—86.
Delwiche C. C., 1965. The cycling of carbon and nitrogen in the biosphere. In: Microbiology and Soil Fertility, Proc. 1964, Biol. Coll., Oregon State Univ., pp. 29—58.
Delwiche C. C., 1970. The nitrogen cycle, Sci. Amer., **223(5)**, 137—146.
Dempster J. P., 1960. A quantitative study of the predators on aggs and larvae of the broom beetle, *Phytodecta olivacea* using the precipitin test, J. Anim. Ecol., **29**, 149—167.
Dendy J. S., 1945. Predicting depth distribution in three TVA storage type reservoirs, Trans. Amer. Fish. Soc., **75**, 65—71.
Dethier V. G., Stellar E., 1964. Animal Behavior (2nd ed.), Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N. J., 118 pp.
Dice L. R., 1952. Measure of spacing between individuals within a population, Contr. Lab. Vert. Biol., Univ. Mich., **55**, 1—23.
Dice L. R., 1952a. Natural Communities, University of Michigan Press, Ann. Arbor.
Dietrich G., 1963. General Oceanography, John Wiley and Sons, Inc., New York, 588 pp.
Dixon J. P. (ed.), 1965. Air Conservation, AAAS Publ. 80, Washington, D. C., 335 pp.
Dobson A. N., Thomas W. H., 1964. Concentrating plankton in a gentle fashion, Limnol. Oceanogr., **9**, 455—456.
Dobzhansky T., 1967. The Biology of Ultimate Concern, New American Library, New York, 172 pp.
Dobzhansky T., 1968. Adaptedness and fitness. In: Population Biology and Evolution (R. C. Lewontin, ed.), Syracuse University Press, pp. 109—121.
Doeksen J., van der Drift J., 1963. Soil Organisms, North-Holland Publishing Company, Amsterdam, 453 pp.
Докучаев В. В., 1898, 1954. К учению о зонах природы. Избр. соч., Сельхозгиз, М.
Dougherty E. C., 1959. Introduction to axenic culture of invertebrate metazoa: a goal, Ann. N. Y. Acad. Sci., **77**, 27—54.
Dowdy W. W., 1947. An ecological study of the arthropoda of an oak-hickory forest with reference to stratification, Ecology, **28**, 418—439.
Downs J. F., Ekvall R. B., 1965. Animal and social types in the exploitation of the Tibetan Plateau. In: Man, Culture and Animals (A. Leeds and A. P. Vayda, eds.), Amer. Assoc. Adv. Sci. (Wash.), Publ. No. 78, pp. 169—184.
Drake E. T. (ed.), 1968. Evolution and Environment, Yale University Press, New Haven, Conn., 478 pp.
van der Drift J., 1958. The role of the soil fauna in the decomposition of forest litter (abstract), XVth Internat, Cong. Zool., Sect. IV, Paper 3.
Droop M. R., 1957. Vitamin B_{12} in marine ecology, Nature, **180**, 1041—1042.
Droop M. R., 1963. Algae and invertebrates in symbiosis. In: Symbiotic Associations (P. S. Nutman and B. Mosse, eds.), Cambridge University Press, Cambridge, pp. 171—199.
Droop M. R., Wood E. J. F. (eds.), 1968. Advances in Microbiology of the Sea, Vol. 1, Academic Press, New York, 239 pp.
Dublin L. I., Lotka A. J., 1925. On the true rate of natural increase as exemplified by the population of the United States, 1920, J. Amer. Statist. Assoc., 20, 305—339.
Duddington C. L., 1962. Predacious fungi and the control of eelworms. In: Viewpoints in Biology (Carthy and Duddington eds.), Butterworth, London, pp. 151—200.
Dugdale R. C., 1967. Nutrient limitation in the sea: dynamics, identification and significance, Limnol, Oceanogr., 12, 685—695.

Dugdale V. A., 1966. Aspects of the nitrogen nutrition of some naturally occurring populations of bluegreen algae. In: Environmental Requirements of Blue-Green Algae, Pacific North-west Water Lab., Corvallis, Oregon, pp. 35—53.
Dugger W. M., Jr., Koukol J., Palmer R. L., 1966. Physiological and biochemical effects of atmospheric oxidants on plants, J. Air. Poll. Cont. Assoc., **16**, 467—471.
Dugger W. M., Jr., Taylor O. C., 1961. Interaction of light and smog components in plants, Plant Physiol., Suppl., 36, xliv.
Duncan O. D., 1964. Social Organizations and the Ecosystem. In: Handbook of Modern Sociology (R. E. L. Faris, ed.), Rand McNally and Company, Chicago.
Dyksterhuis E. J., 1946. The vegetation of the Fort Worth prairie, Ecol. Monogr., **16**, 1—29.
Dyksterhuis E. J., 1958. Ecological principles in range evaluation, Bot. Rev., **24**, 253—272.
Eckardt F. E. (ed.), 1968. Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production level, UNESCO, Paris, 516 pp.
Eckenfelder W. W., Jr., O'Connor D. J., 1961. Biological Waster Treatment, Pergamon Publishing Company, New York, 299 pp.
Ecological Society of America (Ad Hoc Weather Working Group), 1966. Biological aspects of weather modification, Ecol. Soc. Amer. Bull., **47**, 39—78.
Edmondson W. T., 1955. Factors affecting productivity in fertilized sea water, Papers in Marine Biology and Oceanography, Suppl. to: Deep-Sea Res., 3, 451—464.
Edmondson W. T., 1956. The relation of photosynthesis by phytoplankton to light in lakes, Ecol., **37**, 161—174.
Edmondson W. T., 1961. Changes in Lake Washington following an increase in the nutrient income, Proc. Internat. Assoc. Theor. Appl. Limnol., **14**, 167—176.
Edmondson W. T., 1968. Water-quality management and lake eutrophications: the Lake Washington case. In: Water Resources Management and Public Policy (T. H. Campbell and R. O. Sylvester, eds.), Univ. Wash. Press, Seattle, pp. 139—178.
Edmondson W. T., 1968a. A graphical model for evaluating the use of the egg ratio measuring birth and death rates, Oecologia, **1**, 1—37.
Edmondson W. T., 1970. Phosphorus, nitrogen and algae in Lake Washington after diversion of sewage, Science, **169**, 690—691.
Edmondson W. T., Anderson G. C., Peterson D. R., 1956. Artificial eutrophication of Lake Washington, Limnol. Oceanogr., **1**, 47—53.
Edney E. B., 1957. The water relations of terrestrial arthropods, Cambridge Manage. In: Exp. Biol. No. 5, Cambridge University Press, New York.
Edwards C. A., 1966. Effect of pesticide residues on soil invertebrates and plants. In: Ecology and the Industrial Society, John Wiley and Sons, Inc., New York, pp. 239—261 (See also Residue Rev., **13**, 83—132, 1966).
Edwards C. A., 1969. Soil pollutants and soil animals, Scient. Amer., **220 (4)**, 88—92; 97—99.
Edwards C. A., Reichle D. E., Crossley D. A., 1970. The role of soil invertebrates in turnover of organic matter and nutrients. In: Analysis of Temperate Forest Ecosystems (D. E. Reichle, ed.), Springer-Verlag, Berlin, pp. 147—172.
Efford I. E., 1969. Energy transfer in Marion Lake; with particular reference to fish feeding, Verh. Internat. Verein Limnol., **17**, 104—108.
Egerton F. N., 1968. Leeuwenhoek as a founder of animal demography, J. Hist. Biol., **1**, 1—22.
Egler F. E., 1968. Herbicides, In: A Practical Guide to the Study of the Productivity of Large Herbivores. IBP Handbook No. **7** (F. B. Golley and H. K. Buechner, eds.), Blackwell, Oxford, pp. 252—255.
Ehrenfield D. W., 1970. Biological Conservation, Holt, Rinehart and Winston, Inc., New York, 224 pp.
Ehrlich P. R., 1968. The Population Bomb, Ballantine Books, Inc., New York.
Ehrlich P. R., Ehrlich A., 1970. Population, Resources, Environment: Issues in Human Ecology, W. H. Freeman and Co., San Francisco, 400 pp.
Ehrlich P. R., Raven P. H., 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution, Evolution, **18**, 586—608.
Ehrlich P. R., 1969. Differentiation of populations, Science, **165**, 1228—1232.
Eimhjellen K. E., Aasmunchud A., Jensen A., 1966. A new bacterial chlorophyll, Biochem. Biophys. Res. Com., **10**, 232—236.
Einarsen A. S., 1945. Some factors affecting ring-necked pheasant population density, Murrelet., **26**, 39—44.
Ektin W. (ed.), 1964. Social behavior and organization among vertebrates, University of Chicago Press, Chicago.
Eldridge E. F., 1963. Irrigation as a source of water pollution, Water Poll. Cont. Fed., **35**, 614—625.
Eley J. H., Jr., Myers J., 1964. Study of a photosynthetic gas exchanger: A quantitative repetition of the Priestly experiment, Texas J. Sci., **16**, 296—333.
Eliassen R.. 1952. Stream pollution, Sc Am., **186**, 17—21.

Ellenberg H., 1950. Landwirtschaftliche Pflanzensoziologie, Band I. Unkrautgemeinschaften als Zeiger für Klima und Boden, Eugen Ulmer, Stuttgart.
Elton Ch., 1927. Animal Ecology, MacMillan Company, New York (2nd ed., 1935; 3rd ed., 1947).
Elton Ch., 1933. The Ecology of Animals, Methuen, London.
Elton Ch., 1942. Voles, Mice and Lemmings: Problems in Population Dynamics, Oxford University Press. London. (Ч. Элтон, Экология животных, Биомедгиз, М.—Л., 1934.)
Elton Ch., 1949. Population interspersion: an essay on animal community patterns, J. Ecol., 37, 1—23.
Elton Ch., 1958. The Ecology of Invasions by Animals and Plants, Methuen, London, 181 pp. (Ч. Элтон, Экология нашествий животных и растений, ИЛ, М., 1960.)
Elton Ch., 1966. The Pattern of Animal Communities, Methuen, London, 432 pp.
Elton Ch., Miller R. S., 1954. The ecological survey of animal communities: with a practical system of classifying habitats by structural characters, J. Ecol., 42, 460—496.
Ely R. L., 1957. Radioactive tracer study of sewage field in Santa Monica Bay, I. R. E. Trans, Nuclear Sc., NS-4, 49—50.
Emerson A. E., 1954. Dynamic homeostasis: A unifying principle in organic, social and ethical evolution, Scient. Monthly, 78 (2), 67—85.
Emerson R., 1929. Relation between maximum rate of photosynthesis and chlorophyll concentration, J. Gen. Physiol., 12, 609—622.
Emery K. O., 1952. Submarine photography with the benthograph, Scient. Monthly, 75, 3—11.
Emery K. O., Iselin C. O. D., 1967. Human food from ocean and land, Science, 157, 1279—1281.
Emery K. O., Rittenberg S. C., 1952. Early diagenesis of California basin sediments in relation to origin of oil, Bull. Amer. Assoc. Petr. Geologists, 36, 735—806.
Emery K. O., Tracey J. I., Ladd H. S., 1949. Submarine geology and topography in northern Marshalls, Amer. Geophys. Union Trans., 30, 50—58.
Emlen J. T., 1952. Social behavior in nesting cliff swallows, Condor, 54, 177—199.
Engelmann M. D., 1968. The role of soil arthropods in community energetics, Amer. Zool., 8, 61—69.
Epstein S. S., Shafner H., 1968. Chemical mutagens in the human environment, Nature, 219, 385—387.
Erdean R., Kerry R., Stephenson W., 1956. The ecology and distribution of intertidal organisms on rocky shores of the Queensland mainland, Australian J. Mar. and Freshwater Res., 7, 88—146.
Errington P. L., 1945. Some contributions of a 15-year local study of the northern bobwhite to a knowledge of population phenomena, Ecol. Monogr., 15, 1—34.
Errington P. L., 1946. Predation and vertebrate populations, Quart. Rev. Biol., 21, 144—177; 221—245.
Evans F. C., 1956. Ecosystem as the basic unit in ecology, Science, 123, 1227—1228.
Evans F. C., Cain S. A., 1952. Preliminary studies on the vegetation of an old field community in southeastern Michigan, Contr. Lab. Vert. Biol., Univ. Mich., 51, 1—17.
Evans F. C., Smith F. E., 1952. The intrinsic rate of natural increase for the human louse, *Pediculus humanus L.*, Amer. Nat., 86, 299—310.
Evans L. T. (ed.), 1963. Environmental Control of Plant Growth, Academic Press, New York, 449 pp.
Evenari M., 1949. Germination inhibitors, Bot. Rev., 15, 153—194.
Eyre S. R., 1963. Vegetation and Soils, Aldine Publ. Co., Chicago.
Eyster C., 1964. Micronutrient requirements for green plants, especially algae. In: Algae and Man (D. F. Jackson, ed.), Plenum Press, New York, pp. 86—119.
Fairbrother N., 1970. New Lives, New Landscapes. Planning for the 21st Century, A. A. Knopf, Inc., New York, 386 pp.
Fantasia L. D., 1969. Accelerated immunofluorescence procedure for the detection of *Salmonella* in foods and animal by-products, Appl. Microbiol., 18, 708—713.
Farner D. S., 1961. Comparative physiology; photoperiodicity, Ann. Rev. Physiol., 23, 71—96.
Farner D. S., 1964. The photoperiodic control of reproductive cycles in birds, Amer. Sci., 52, 137—156.
Farner D. S., 1964a. Time measurement in vertebrate photoperiodism, Amer. Nat., 98, 375—386.
Farvar M. T., Milton J. (eds.), 1969. The unforeseen international ecologic boomerang, Nat. Hist., 78, 42—72.
Fautin R. W., 1946. Biotic communities of the northern desert shrub biome in western Utah. Ecol. Monogr., 16, 251—310.
Fenchel T., 1969. The ecology of marine microbenthos, Part IV, Ophelia, 6, 1—182.
Fenchel T., 1970. Studies on the decomposition of organic detritus derived from the turtle grass, *Thalassia testudinum*, Limnol. Oceanogr., 15, 14—20

Fenton G. R., 1947. The soil fauna; with special reference to the ecosystem of forest soil, J. Anim. Ecol., **16**, 76—93.
Fiebleman J. K., 1954. Theory of integrative levels, Brit. J. Phil. Sci., **5**, 59—66.
Filzer P., 1956. Pflanzengemeinschaft und Umwelt, Ergebnisse und Probleme der Botanischen Standortforschung, Enke, Stuttgart.
Finch V. C., Trewartha G. T., 1949. Physical Elements of Geography, McGraw-Hill Book Co., Inc., New York.
Fischer A. G., 1960. Latitudinal variations in organic diversity, Evolution, **14**, 64—81.
Fishbein L., Flamm W. G., Falk H. L., 1970. Chemical Mutagens, Academic Press, New York, 364 pp.
Fisher J., Vevers H. G., 1944. The breeding distribution, history and population of the north Atlantic gannet *(Sula bassana):* Changes in the world numbers of the gannet in a century, J. Anim. Ecol., **13**, 49—62.
Fisher R. A., Corbet A. S., Williams C. B., 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population, J. Anim. Ecol., **12**, **42—58.**
Fleischer W. E., 1935. The relation between chlorophyll content and rate of photosynthesis, J. Gen. Physiol., **18**, 573—597.
Fleming R. H., Laevastu T., 1956. The influence of hydrographic conditions on the behavior of fish, FAO Fisheries Bull., **9**, 181—196.
Florkin M. (Morgulis, Sergius, ed.), 1949. Biochemical Evolution, Academic Press, New York. (М. Флоркин, Биохимическая эволюция, ИЛ, М., 1947.)
Fogg G. E., 1955. Nitrogen Fixation, New Biology, No. 18, pp. 52—71, Penguin Books, London.
Fogg G. E., 1962. Extracellular products. In: Physiology and Biochemistry of Algae (R. A. Lewin, ed.), Academic Press, New York, pp. 475—489.
Fogg G. E., 1965. Algal cultures and phytoplankton ecology, University of Wisconsin Press, Madison, 126 pp.
Fogg G. E., Steward W. D., 1965. Nitrogen fixation in blue-green algae, Sci. Progr., **53**, 191—201.
Forbes S. A., 1887. The lake as a microcosm, Bull. Sc. A Peoria, Reprinted in Ill., Nat. Hist. Surv. Bull., **15**, 537—550, 1925.
Fosberg F. R. (ed.), 1963. Man's Place in the Island Ecosystem, Bishop Museum Press, Honolulu, Hawaii.
Foster J. F., 1966. Life support systems and outer space, Batelle Technical Review, January 1966.
Foster R. F., 1958. Radioactive tracing of the movement of an essential element through an aquatic community with specific reference to radiophosphorus, Publ. della Stazione Zool. di Napoli.
Foster R. F., Davis J. J., 1956. The accumulation of radioactive substance in aquatic forms, Proc. Int. Conf. Peaceful Uses Atomic Energy, Geneva, **13**, 364—367.
Foster R. F., Rostenbach R. E., 1954. Distribution of radioisotopes in the Columbia River. J. Amer. Water Works Assoc., **46**, 663—640.
Fox Ch. H., 1969. Radioactive waster (revised ed.), U. S. Atomic Energy Commission Publ., AEC, Washington, D. C.
Fox S. W., 1965. Simulated natural experiments in spontaneous organization of morphological units for proteinoid. In: The Origin of Prebiological Systems and of Their Molecular Matrices, Academic Press, New York. (Происхождение предбиологических систем, изд-во «Мир», М., 1966, стр. 362.)
Fraenkel G. S., Gunn D. L., 1940. The Orientation of Animals, Oxford University Press, London.
Frank P. W., 1952. A laboratory study of intraspecies and intraspecies competition in *Daphnia pulicaria* and *Simocephalus vetulus,* Physiol. Zool., **25**, 178—204.
Frank P. W., 1957. Coactions in laboratory populations of two species of *Daphnia,* Ecology, **38**, 510—518.
Frank P. W., 1965. The biodemography of an intertidal snail population, Ecology, **46**, 831—844.
Frank P. W., 1968. Life histories and community stability, Ecology, **49**, 355—357.
Frankenberg D., Smith K. L., Jr., 1967. Coprophagy in marine animals, Limnol. Oceanogr., **12**, 443—450.
Franzisket L., 1964. Die Stoffwechselintensität der Riffcorallen und ihre okologische, phylogenetische und soziologische Bedeutung, Z. vergleich. Physiol., **49**, 91—113.
Franzisket L., 1968. Zur Oekologie der Fadenalgen im skelett lebender Riffkorallen, Zool. JB. Physiol. Bd. **74**, 246—253.
Freeman T. W., 1957. Pre-famine Ireland, Manchester University Press.
French N. R., 1965. Radiation and animal population; problems, progress and projections, Health Physics, **11**, 1557—1568.
Frere M. H., Menzel R. G., Larson K. H., Overstreet R., Reitemeier R. J., 1963. The behavior of radioactive fallout in soils and plants, Publ. 1092, National Research Council, Washington, D. C.

Freudenthal H. D., 1962. *Symbiodinium*, gen. nov., and *Symbiodinium microadriaticum*, sp. nov., a zooxanthella; taxonomy, life cycle and morphology, J. Protozool., **9**, 45—52.
Freudenthal H. D., Goreau N. I., 1959. The physiology of skeleton formation in corals. II. Calcium deposition by hemotypic corals under various conditions in the reef, Biol. Bull., **117**, 239.
Frey D. G., 1963. Limnology in North America, University of Wisconsin Press, Madison, 734 pp.
Fried M., Broeshart H., 1967. The Soil-Plant System, Academic Press, New York.
Friederichs K., 1930. Die Grundfragen und Gesetzmässigkeiten der Landung forstwirtschaftlichen Zoologie, Paul Parey, Berlin, 2 Vols.
Von Frisch K., 1950. Bees, Their Vision, Chemical Senses and Language, Cornell Univ. Press, Ithaca.
Von Frisch K., 1955. The Dancing Bees (translated by D. Ilse), Harcourt, Brace and World, Inc., New York.
Fritz N. L., 1967. Optimum methods for using infrared sensitive color films, Photogr. Engr., 33, 1128—1138.
Frost R. E., Johnson P. L., Leighty R. D., Anderson V. H., Poulin A. O., Rinker J. N., 1965. Selected airphoto patterns for mobility studies in Thailand, U. S. Army Cold Regions Spec. Rept., Vol., **1**, 1—86.
Fruton J. S., Simmonds S., 1958. General Biochemistry, John Wiley and Sons, Inc., New York, 1077 pp.
Fry F. E. J., 1947. Effects of the environment on animal activity, Univ. Toronto Studies, Biol. Ser. No. 55, University of Toronto Press, Toronto, pp. 1—62.
Fry F. E. J., 1958. Temperature compensation, Ann. Rev. Physiol., **20**, 207—227.
Fulton J. F. (ed.), 1955. Howell's Textbook of Physiology (17th ed.), W. B. Saunders Company, Philadelphia.
Furukawa A., 1968. The raft method of oyster culture in Japan. In: Proceedings of the Oyster Culture Workshop (T. L. Linton, ed.), Mar. Fish. Div. Ga. Game and Fish Comm,. Brunswick, Georgia, pp. 49—54.
Gaarder T., Gran H. H., 1927. Investigations of the production of plankton in the Oslo Fjord, Rapp. et Proc.-Verh., Cons. Int. Explor. Mer., 42, 1—48.
Gaplin C. J., 1915. The Social Anatomy of an Agricultural Community, Res. Bull., No. 34, Agr. Exp. Sta., University of Wisconsin, Madison.
Galston A. W., 1970. Plants, people and politics, BioScience, **20**, 405—410.
Galtsoff P. S., 1956. Ecological changes affecting the productivity of oyster grounds, Trans. N. A. Wildl. Conf., **21**, 408—419.
Gambino J. J., Lindberg R. G., 1964. Response of the pocket mouse to ionizing radiation, Rad. Res., 22, 586—597.
Garfinkel D., 1962. Digital computer simulation of ecological systems, Nature, **194**, 856—857.
Garfinkel D., MacArthur R. H., Sack R., 1964. Computer simulation and analysis of simple ecological systems, Ann. N. Y. Acad. Sci., **115**, 943—951.
Garren K. H., 1943. Effects of fire on the vegetation of the southeastern United States, Bot. Rev., **9**, 617—654.
Gates D. M., 1962. Energy Exchange in the Biosphere, Harper and Row Publishers, Inc., New York, 151 pp.
Gates D. M., 1963. The energy environment in which we live, Amer. Scient., **51**, 327—348.
Gates D. M., 1965. Radiant energy, its receipt and disposal, Metero. Monogr., **6**, 1—26.
Gates D. M., 1965a. Energy, plants and ecology, Ecology, **46**, 1—13.
Gates D. M., 1969. Infrared measurement of plant and temperature and their interpretation. In: Remote Sensing in Ecology (P. L. Johnson, ed.), University of Georgia Press, Athens, pp. 95—107.
Gates D. M., 1969a. Climate and stability. In: Diversity and Stability in Ecological Systems (Woodwell and Smith, eds.), Brookhaven Nat. Lab. Sym. Bio., **22**, 115—127.
Gates D. M., Keegen H. J., Schlefer J. C., Weidner V. R., 1965. Spectral properties of plant, Appl. Optics, **4**, 11—20.
Гаузе Г. Ф., 1932. Ecology of populations, Quart. Rev. Biol., **7**, 27—46 (See also Quart. Rev. Biol., **11**, 320—336, 1936).
Гаузе Г. Ф., 1934. The Struggle for Existence, Williams and Wilkins, Baltimore, 163 pp.
Гаузе Г. Ф., 1934a. Experimental analysis of Vito Volterra's mathematical theory of the struggle for existence, Science, **79**, 16—17.
Geiger R., 1957. The Climate Near the Ground (2nd ed., revised by M. N. Stewart), Harvard University Press, Cambridge, Mass.
Gerking S. C., 1962. Production and food utilization in a population of bluegill sunfish, Ecol. Monogr., **32**, 31—78.
Gerking S. C. (ed.), 1967. The Biological Basis of Freshwater Fish Production, Blackwell, Oxford, 495 pp.
Gessner F., 1949. Der Chlorophyllgehalt im See und seine photosynthetische Valenz als geophysikalishes Problem, Schweizer Zeit. f. Hydrologie, **11**, 378—410.

Gibson D. T., 1968. Microbial degradation of aromatic compounds, Science, **161**, 1093—1097.
Gifford C. E., Odum E. P., 1961. Chlorophyll a content of intertidal zones on a rocky seashore, Limnol. Oceanogr., **6**, 83—85.
Giles G. W., 1967. Agricultural power and equipment. In: The World Food Problem. Vol. III. A Report of the President's Science Advisory Committee, Panel of World Food Supply, White House, Washington, D. C., pp. 175—208.
Giles R. H. (ed.), 1969. Wildlife Management Technics (3rd ed., revised), The Wildlife Society, Washington, D. C., 623 pp.
Glasstone S. (ed.), 1957. The Effects of Nuclear Weapons, U. S. Atomic Energy Commission, Washington, D. C.
Glasstone S. (ed.), 1958. Atomic (2nd ed.), D. Van Nostrand Co., New York.
Gleason H. A., 1922. On the relation between species and area, Ecology, **3**, 156—162.
Gleason H. A., 1926. The individualistic concept of the plant association, Bull. Torrey Bot. Club., **53**, 7—26.
Glorig A., 1958. Noise and Your Ear, Grune and Stratton, New York.
Glover K. M., Hardy K. R., Konrad T. G., Sullivan W. N., Michaels A. S., 1966. Radar observations of insects in free flight, Science, **154**, 967—972.
Goldman C. R., 1960. Molybdenum as a factor limiting primary productivity in Castle Lake, California, Science, **132**, 1016—1017.
Goldman C. R., 1961. The contribution of alder trees *(Alnus tenuifolia)* to the primary productivity in Castle Lake, California, Ecology, **42**, 282—288.
Goldman C. R., 1962. A method of studying nutrient limiting factors in situ in water columns isolated by polyethylene film, Limnol. Oceanogr., **7**, 99—101.
Goldman C. R., 1964. Primary productivity and micronutrient limiting factors in some North American and New Zealand lakes, Verh. int. Ver. Limnol., **15**, 365—374.
Goldman C. R. (ed.), 1965. Primary productivity in aquatic environments, University of California Press, Berkeley, 464 pp.
Goldschmidt V. M., 1954. Geochemistry, Clarendon Press, Oxford, 730 pp.
Goldsmith J. B., Landaw S. A., 1968. Carbon monoxide and human health, Science, **162**, 1352—1359.
Golley F. B., 1960. Energy dynamics of a food chain of an old-field community, Ecol. Monogr., **30**, 187—206.
Golley F. B., 1960a. An index to the rate of cellulose decomposition in the soil, Ecology, **41**, 551—552.
Golley F. B., 1961. Energy values of ecological materials, Ecology, **43**, 581—584.
Golley F. B., 1965. Structure and function of an old-field broomsedge community, Ecol. Monogr., **35**, 113—131.
Golley F. B., 1968. Secondary productivity in terrestrial communities, Amer. Zool., **8**, 53—59.
Golley F. B., Gentry J. B., 1964. Bioenergetics of the southern harvester ant, *Pogonomyrmex badius*, Ecology, **43**, 217—225.
Golley F. B., 1969. Response of rodents to acute gamma radiation under field conditions. In: Second National Symposium of Radioecology (Nelson and Evans, eds.), Clearinghouse, Fed. Tech. Info., Springfield, Va., pp. 166—172.
Golley F. B., Gentry J. B., Menhinick E., Carmon J. L., 1965. Response of wild rodents to acute gamma radiation, Rad. Res., 24, 350—356.
Golley F. B., McGinnis J. T., Clements R. G., Child G. I., Duever M. J., 1969. The structure of tropical forests in Panama and Columbia, BioScience, **19**, 693—696.
Golley F. B., Odum H. T., Wilson R. F., 1962. The structure and metabolism of a Puerto Rican red mangrove forest in May, Ecology, **43**, 9—10.
Golueke C. G., 1960. The ecology of a biotic community consisting of algae and bacteria, Ecology, **41**, 65—73.
Golueke C. G., Oswald W. J., 1963. Closing an ecological system consisting of a mammal, algae, and non-photosynthetic microorganisms, Amer. Biol. Teach., **25**, 522—528.
Golueke C. G., 1964. Role of plants in closed systems, Ann. Rev. Plant Physiol., **15**, 387—408.
Golueke C. G., Oswald W. J., McGauhey P. H., 1959. The biological control of enclosed environments, Sewage and Indust. Wastes, **31**, 1125—1142.
Good R. D., 1964. The Geography of Flowering Plants (3rd ed.), Longmans, London, 518 pp.
Goodall D. W., 1952. Quantitative aspects of plant distribution, Biol. Rev., **27**, 194—245.
Goodall D. W., 1953. Objective methods for classification of vegetation, II. Fedelity and indicator value, Australian J. Bot., **1**, 434—456.
Goodall D. W., 1963. The continuum and the individualistic association, Vegetatio, **11**, 297—316.
Goodman G. T., Edwards R. W., Lambert J. M. (eds.), 1965. Ecology and Industrial Society, John Wiley and Sons, Inc., New York.
Gorden R. W., 1969. A proposed energy budget of a soybean field, Bull. Ga. Acad. Sci., **27**, 41—52.

Gorden R. W., Byers R. J., Odum E. P., Eagon E. G., 1969. Studies of a simple laboratory microecosystem: bacterial activities in a heterotrophic succession, Ecology, **50**, 86—100.
Gordon H. T., 1961. Nutritional factors in insect resistance to chemicals, Ann. Rev. Entomol., **6**, 27—54.
Goreau T. F., 1961. On the relation of calcification to primary production in reef-building organisms. In: The Biology of Hydra and Some Other Coelenterates (H. M. Lenhoff and W. F. Loomis, eds.), University of Miami Press, Miami, pp. 269—285.
Goreau T. F., 1963. Calcium carbonate deposition by coralline algae and corals in relation to their roles as reefbuilders, Ann. N. Y. Acad. Sci., **109**, 127—167.
Goreau T. F., Goreau N. I., 1960. Distribution of labelled carbon in reef-building corals with and without zooxanthellae, Science, **131**, 668—669.
Graham E. H., 1944. Natural Principles of Land Use, Oxford University Press, New York.
Graham S. A., 1951. Developing forests resistant to insect injury, Scient. Monthly, **73**, 235—244.
Graham S. A., 1952. Principles of Forest Entomology (revised ed.), McGraw-Hill Book Co., Inc., New York.
Grandfield C. O., 1945. Alfalfa seed production as affected by organic reserves, air temperature, humidity and soil moisture, J. Agr. Res., **70**, 123—132.
Gray T. R. G., 1967. Stereoscan electron microscopy of soil microorganisms, Science, **155**, 1668—1670.
Gray T. R. G., Parkinson D. (eds.), 1968. The Ecology of Soil Bacteria, University of Toronto Press, Toronto.
Green J., 1968. The Biology of Estuarine Animals, University of Washington Press, Seattle, 401 pp.
Greig-Smith P., 1964. Quantitative Plant Ecology (2nd ed.), Butterworth, London.
Griggs R. F., 1956. Competition and succession on a rocky mountain fellfield, Ecology, **37**, 8—28.
Grinnell J., 1917. Field test of theories concerning distributional control, Amer. Nat., **51**, 115—128.
Grinnell J., 1928. Presence and absence of animals, Univ. Calif. Chron., **30**, 429—450.
Grosch D. S., 1965. Biological Effects of Radiations, Blaisdell Piblishing Company, New York.
Gross A. O., 1947. Cyclic invasion of the snowy owl and the migration of 1945—1946, Auk, **64**, 584—601.
Grove R. D., Hetzel A. M., 1968. Vital Statistics Rates in the United States, 1940—1960. U. S. Dept. of Health, Education and Welfare, Public Health Service (National Center for Health Statistics), Washington, D. C.
Grzenda A., Caver G. J., Nicholson H. P., 1964. Water pollution by insecticides in an agricultural river basin, II. The zooplankton, bottom fauna, and fish, Limnol. Oceanogr., **9**, 318—323.
Gunter G., 1956. Some relations of faunal distributions to salinity in estuarine waters, Ecology, **37**, 616—619.
Haagen-Smit A. J., Darley E. F., Zaitlin E. F., Hull M., Noble W., 1952. Investigation of injury to plants from air pollution in the Los Angeles area, Plant Physiol., **27**, 18—34.
Haefner H., 1967. Airphoto interpretation of rural land use in Western Europe, Photogrammetria, **22**, 143—152.
Hairston N. G., 1959. Species abundance and community organization, Ecology, **40**, 404—416.
Hairston N. G., Byers G. W., 1954. The soil arthropods of a field in Southern Michigan. A study in community ecology, Contrib. Lab. Vert. Biol. Univ. Michigan, **64**, 1—37.
Hairston N. G., Smith F. E., Slobodkin L. B., 1960. Community structure, population control and competition, Amer. Nat., **94**, 421—425.
Halledal P., 1968. Photosynthetic capacities and photosynthetic action spectra of endozoic algae of the massive coral Favia, Biol. Bull., **134**, 411—424.
Hamilton W. J., 1937. The biology of microtine cycles, J. Agr. Res., **54**, 784—789.
Hammel H. T., Caldwell F. T., Abrams R. M., 1967. Regulation of body temperature in the bluetongued lizard, Science, **156**, 1260—1262.
Hanson H. C., 1950. Ecology of the grassland, II, Bot. Rev., **16**, 283—360.
Hanson W. C., Kornberg H. A., 1956. Radioactivity in terrestrial animals near an atomic energy site, Proc. Int. Conf. Peaceful Uses Atomic Energy, Geneva, **13**, 385—388.
Hanson W. C., Watson D. G., Perkins R. W., 1967. Concentration and retention of fallout radionuclides in Alaskan aretic ecosystems. In: Radioecological Concentration Processes (Aberg and Hungate, eds.), Pergamon Press, Oxford, pp. 233—245.
Hardin G., 1960. The competitive exclusion principle, Science, **131**, 1292—1297.
Hardin G., 1963. The cybernetics of competition: a biologist's view of society, Persp. Biol. Med., 7, 58—84.
Hardin G., 1968. The tragedy of the commons, Science, **162**, 1243—1248.

Hardin G., 1969. The economics of wilderness, Nat. Hist. Mag., **78**, 20, 22—26.
Hardin G. (ed.), 1969a. Population, Evolution and Birth Control, W. H. Freeman and Company, San Francisco, 386 pp.
Hardin G. (ed.), 1971. Nobody ever dies of overpopulation (editorial), Science, **171**, 527.
Hardy A. C., 1957. The Open Sea: The World of Plankton, Haughton Mifflin Co., New York.
Hardy A. C., 1958. Towards prediction in the sea. In: Perspectives in Marine Biology (A. Buzzati-Traverso, ed.), Univ. Calif. Press, Berkeley, pp. 159—186.
Hardy A. C., 1969. The Open Sea: Fish and Fisheries, Houghton Mifflin Co., New York.
Hardy R., 1945. Breeding birds of the pigmy conifers in the Book Cliff region of Eastern Utah, Auk, **62**, 523—542.
Hardy R. W. F., Holsten R. D., Jackson E. K., Burns R. C., 1968. The acetylene-ethylene assay for N_2 fixation: laboratory and field evaluation, Plant Physiol., **43**, 1185—1207.
Harker J. E., 1964. The Physiology of Diurnal Rhythms, Cambridge University Press, Cambridge.
Harley J. L., 1952. Associations between microogranisms and higher plants (mycorrhiza), Ann. Rev. Microbiol., **6**, 367—386.
Harley J. E., 1959. The Biology of Mycorrhiza, Plant Science Monographs, Leonard Hill, London, and Interscience Publ., New York, 233 pp.
Harper J. L., 1961. Approaches to the study of plant competition. In: Mechanisms in Biological Competition, Symp. Soc. Exp. Biol., Number XV, pp. 1—268.
Harper J. L., 1968. The regulation of numbers and mass in plant populations. In: Population Biology and Ecolution (R. C. Lewontin, ed.), Syracuse University Press, pp. 139—158.
Harper J. L., 1969. The role of predation in vegetational diversity. In: Diversity and Stability in Ecological Systems (Woodwell and Smith, eds.), Brookhaven Sym. Biol., Number 22, pp. 48—62.
Harper J. L., Clatworthy J. N., 1963. The comaparative biology of closely related species, VI analysis of the growth of *Trifolium repens* and *T. fragifesum* in pure and mixed populations, J. Exp. Bot., **14**, 172—190.
Harper J. L., Williams J. T., Sagar G. R., 1965. The behavior of seeds in soil, J. Ecol., **51**, 273—286.
Harris E., 1959. The nitrogen cycle in Long Island Sound, Bull. Bingham Oceanogr. Coll., **17**, 31—65.
Harrison A. D., 1962. Hydrobiological studies of all saline and acid still waters in Western Cape Province, Trans. Roy. Soc. S. Africa, **36**, 213.
Harrison D. E. F., Maitra P., 1968. The role of ATP in the control of energy metabolism in growing bacteria, J. Gen. Microbiol., **53**, vii.
Hart J. S., 1952. Lethal temperatures of fish from different latitudes, Publ. Ontario Fish. Res. Lab., **72**, 1—79.
Hart J. S., 1957. Climatic and temperature induced changes in the energetics of Homeotherms, Rev. Canad. Biol., **16**, 133—174.
Hart M. L. (ed.), 1962. Fundamentals of dry-matter production and distribution, Neth. J. Agr. Sci., **10**, 309—444 (special issue).
Harvey H. W., 1950. On the production of living matter in the sea off Plymouth, J. Mar. Biol. Assoc. U. K. n. s. **29**, 97—137.
Harvey H. W., 1955. The Chemistry and Fertelity of Sea Water, Cambridge University Press, Cambridge.
Haskell E. F., 1949. A clarification of social science, Main Currents in Modern Thought, **7**, 45—51.
Hasler A. D., 1947. Eutrophication of lakes by domestic drainage, Ecology, **28**, 383—395.
Hasler A. D., 1965. Underwater Guideposts. Homing of Salmon, University of Wisconsin Press, Madison, 155 pp.
Hasler A. D., 1969. Cultural cutrophication is reversible, BioScience, **19**, 425—431.
Hasting J. W., 1959. Unicellular clocks, Ann. Rev. Microbiol., **13**, 297—312.
Haurwitz B., Austin J. M., 1944. Climatology, McGraw-Hill Book Co., Inc., New York.
Haviland M. D., 1926. Forest, Steppe and Tundra, Cambridge University Press, Cambridge.
Hawkes H. A., 1963. The Ecology of Waste Water Treatment, Pergamon Press, New York, 203 pp.
Hawkins A. S., 1940. A wildlife history of Faville Grove, Wisconsin Trans. Wisc. Acad. Sci. Arts Lets., **32**, 29—65.
Hawley A. H., 1950. Human Ecology: A Theory of Community Structure, Ronald Press, New York.
Hayes F. R., Coffin C. C., 1951. Radioactivite phosphorus and exchange of lake nutrients, Endeavour, **10**, 78—81.

Hazard T. P., Eddy R. E., 1950. Modification of the sexual cycle in the brook trout *(Salvelinus fontinalis)* by control of light, Trans. Amer. Fish. Soc., **80**, 158—162.
Heald E. J., 1969. The production of organic detritus in a south Florida estuary, Dissertation, University of Miami, 110 pp.
Heald E. J., Odum W. E., 1970. The contribution of mangrove swamps to Florida fisheries, Proc. Gulf and Carib. Fish. Inst., **22**, 130—135.
Hedgpeth J. W., 1951. The classificaiton of estuarine and brackish waters and the hydrographic climate, in Report No. 11 of National Research Council Committee on a treatise on Marine Ecology and Paleoecology, pp. 49—56.
Hedgpeth J. W. (ed.), 1957. Treatise on Marine Ecology and Paleoecology, Vol. 1, Ecology. The Geological Society of America, New York, 1296 pp.
Hedgpeth J. W. (ed.), 1966. Aspects of the estuarine ecosystem. In: A Symposium on Estuarine Fisheries, Amer. Fish. Soc. Spec. Publ., No. 3, Washington, D. C. (Suppl. to Vol. 95 (4). Trans. Amer. Fish. Soc.), pp. 3—11.
Heese R., Allee W. C., Schmidt K. P., 1951. Ecological Animal Geography (2nd ed.), John Wiley and Sons, New York, 715 pp.
Heezen B. C., Tarp M., Ewing M., 1959. The floors of the ocean, I. North Atlantic, Geol. Soc. Amer. Spec. Paper, **65**, 122 pp.
Hegner R., 1938. Big Fleas Have Little Fleas, or Who's Who among the Protozoa, Williams and Wilkins Co., Baltimore.
Heinicke A. J., Childers N. F., 1937. The daily rate of photosynthesis of a young apple tree of bearing age, Mem. Cornell Univ. Agr. Exp. Sta., **201**, 3—52.
Hellmers H., Bonner J. F., Kelleher J. M., 1955. Soil fertility: a watershed management problem in the San Gabriel Mountains of southern California, Soil Sci., **80**, 180—197.
Henning D. H., 1968. The politics of natural resources administration, Ann. Reg. Sci. (Western Washington State College), **11**, 239—248.
Henry S. M. (ed.), 1966. Symbiosis, Academic Press, New York, Vol. 1, 478 pp.; Vol. 2, 400 pp.
Herbert D., Elsworth R., Telling R. C., 1956. The continuous culture of bacteria: a theoretical and experimental study, J. Gen. Microbiol., **14**, 601—622.
Hesketh J. D., Baker D., 1967. Light and carbon assimilation by plant communities, Crop. Sci., **7**, 285—293.
Hewitt E. J., 1957. Some aspects of micro-nutrient element metabolism in plants, Nature, **180**, 1020—1022.
Hewitt L. F., 1950. Oxidation-reduction potentials in bacteriology and biochemistry. E. and S. Livingstone, Edinburgh, 215 pp.
Heyward F., 1939. The relation of fire to stand composition of longleaf pine forests, Ecology, **20**, 287—304.
Heyward F., Barnette R. M., 1934. Effect of frequent fires on the chemical composition of forest soils in the longleaf pine region, Univ. Fla. Agr. Exp. Sta. Bull. No. 265.
Hibbert A. R., 1967. Forest treatment effects on water yield. In: International Symposium on Forest Hydrology (W. E. Sopper and H. W. Lull, eds.), Pergamon Press, New York, pp. 527—543.
Hickey J. J., 1943. A Guide to Bird Watching, Oxford University Press, London and New York.
Hickey J. J. (ed.), 1969. Peregrine Falcon Populations: Their Biology and Decline, University of Wisconsin Press, Madison, 596 pp.
Hickey J. J., Anderson D. W., 1968. Chlorinated hydrocarbons and egg shell changes in raptorial and fish-eating birds, Science, **162**, 271—272.
Hickling C. F., 1948. Fish farming in the Middle and Far East, Nature, **161**, 748—751.
Hickling C. F., 1961. Tropical Inland Fisheries, John Wiley and Sons, New York, 287 pp.
Hickling C. F., 1962. Fish Culture, Faber and Faber, London.
Hill L. R., 1966. An index to deoxyribonucleic acid base compositions of bacteria species, J. Gen. Microbiol., **44**, 419—437.
Hill I. R., Gray T. R. G., 1967. Application of the fluorescent-antibody technique to an ecological study of bacteria in soil, J. Bacteriol., **93**, 1888—1896.
Hill M. N. (ed.), 1962—1963. The Sea, John Wiley and Sons, Inc. (Interscience), New York, 3 volumes.
Hills G. A., 1952. The classification and evaluation of site for forestry, Res. Rep. No. 24, Ontario Dept. Lands and Forests.
Hinde R. A., 1956. Ethological models and concept of drive, Brit. J. Phil. Sci., **6**, 321—331.
Hjort J., 1926. Fluctuations in the year classes of important food fishes, J. du Conseil Permanent Internationale pour L'Exploration de la Mer, **1**, 1—38.
Hobbie J. E., Crawford C. C., Webb K. L., 1968. Amino acid flux in an estmary, Science, **159**, 1963—1964.
Hock R. J., 1960. The potential applicatoin of hibernation to space travel, Aero. Med., **31**, 485—489.

Hocker H. W., Jr., 1956. Certain aspects of climate as related to distribution of loblolly pine, Ecology, **37**, 824—834.
Hogetsu K., Ichimura S., 1954. Studies on the biological production of Lake Suwa VI. The ecological studies on the production of phytoplankton, Japanese J. Bot., **14**, 280—303.
Holeman J. N., 1968. The sediment yield of major rivers of the world, Water Res., **4**, 737—747.
Holdridge L. R., 1947. Determination of world plant formations from simple climatic data, Science, **105**, 267—368.
Holdridge L. R., 1967. Life Zone Ecology (2nd ed.), Trop. Res. Center, San Jose, Costa Rica, 206 pp.
Hollaender A. (ed.), 1954. Radiation Biology, Vol. I, High Energy Radiation, Vol. II, Ultraviolet and Related Radiation, Vol. III, Visible and Near-visible Light, McGraw-Hill Book Co., Inc., New York.
Holling C. S., 1961. Principles of insect predation, Ann. Rev. Entomol., **6**, 163—182.
Holling C. S., 1964. The analysis of complex population processes Can. Entomol., **96**, 335—347.
Holling C. S., 1965. The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation, Mem. Entomol. Soc. Canad., No. 45, 60 pp.
Holling C. S., 1966. The functional response of invertebrate predators to prey density, Mem. Entomol. Soc. Canad., No. 48, 86 pp.
Holling C. S., 1966a. The strategy of building models of complex ecological systems. In: Systems Analysis in Ecology (K. E. F. Watt, ed.), Academic Press, New York, pp. 195—214.
Holling C. S., 1969. Stability in ecological and social systems. In: Diversity and Stability in Ecological Systems (Woodwell and Smith, eds.), Brookhaven Sym. Biol., No. 22, pp. 128—141.
Holling C. S., Ewing S., 1969. Blind-man's bluff, Exploring the response surface generated by realistic ecological simulation model, Proc. Internat. Sym. Stat. Ecol., New Haven, Comn., 70 pp.
Hollingshead A. B., 1940. Human ecology and human society, Ecol. Monogr., **10**, 354—366.
Holm-Hansen V., Booth C. R., 1966. The measurement of adenosine triphosphate in the ocean and its ecological significance, Limnol. Oceanogr., **11**, 510—519.
Holm-Hansen V., Sutcliffe W. H., Sharp J., 1968. Measurement of deoxyribonucleic acid in the ocean and its ecological significance, Limnol. Oceanogr., **13**, 507—514.
Holt S. J., 1969. The food resources of the ocean, Scient. Amer., **221 (3)**, 178—194.
Holter M., Wolfe W., 1960. Optical-mechanical scanning techniquse, Univ. Michigan, Willow Run Labs., Infrared Lab., 2900—154 — R.
Hooker H. D., 1917. Liebig's law of minimum in relation to general biological problems, Science, **46**, 197—204.
Hood D. W. (ed.), 1970. Organic matter in natural waters, Inst. Mar. Sci., University of Alaska, Occ. Publ. No. 1, 625 pp.
Hopkins S. H., Andrews J. D., 1970. Rangia cuneato on the east coast, Science, **167**, 868—869.
Horton P. A., 1961. The bionomics of brown trout in a Dartmoor stream, J. Anim. Ecol., **30**, 331—338.
Hoyt J. H., 1967. Barrier island formation, Bull. Geol. Soc. Amer., **78**, 1125—1136.
Hozumi K., Yoda K., Kira T., 1969. Production ecology of tropical rain forests in southwestern Cambodia, II. Photosynthetic production in an evergreen seasonal forest, Nat. and Life in S. E. Asia (Japan Soc. Promo. Sci.), **6**, 57—58.
Hubbs C. L. (ed.), 1958. Zoogeography, Amer. Assh. Adv. Sci. (Wash.) Publ., **51**, 509 pp.
Huber B., 1952. Der Einfluss der Vegetation auf die Schwankungen des CO_2-Gehaltes der Atmosphere, Arch. Met. Wien, **B4**, 154.
Huffaker C. B., 1957. Fundamentals of biological control of weeds, Hilgardia, **27**, 101—167.
Huffaker C. B., 1959. Biological control of weeds with insects, Ann. Rev. Entomol., **4**, 251—276.
Humphrey R. R., 1949. Field comments on the range condition method for forage survey, J. Range Mgt., 2, 1—10.
Hungate F. P. (ed.), 1966. Radiation and Terrestrial Ecosystems, Proc. Hanford Sym., May 3—5, 1965, Pergamon Press, New York, 1675 pp. (First published in Health Physics, Vol. II, No. 12, 1965.)
Hungate R. E., 1962. Ecology of bacteria. In: The Bacteria, Vol. 4 (I. C. Gunsalus and R. Y. Stanier, eds.), Academic Press, New York, pp. 95—119.
Hungate R. E., 1963. Symbiotic associations: the rumen bacteria. In: Symbiotic Associations, 13th Sym. Soc. Gen. Microbiol., Cambridge University Press, pp. 266—297.
Hungate R. E., 1966. The Rumen and the Microbes, Academic Press, New York, 533 pp.
Hunter W. S., Vernberg W. B., 1955. Studies on oxygen consumption of digenetic trematodes. II. Effects of two extremes in oxygen tension, Exper. Parasit., **4**, 427—434.

Huntington E., 1945. Mainsprings of Civilization, John Wiley and Sons, Inc., New York.
Hutcheson K., 1970. A test for comparing diversities based on the Shannon formula, J. Theor. Biol., **29**, 151—154.
Hutchinson G. E., 1944. Limnological studies in Connecticut: critical examination of the supposed relationship between phytoplankton periodicity and chemical changes in lake waters, Ecology, **25**, 3—26.
Hutchinson G. E., 1944a. Nitrogen and biogeochemistry of the atmosphere. Amer. Scient., **32**, 178—195.
Hutchinson G. E., 1948. On living in the biosphere, Scient. Monthly, **67**, 393—398.
Hutchinson G. E., 1950. Survey of contemporary knowledge of biogeochemistry. III. The biogeochemistry of vertebrate excretion, Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., **96**, 554.
Hutchinson G. E., 1953. The concept of pattern in ecology, Proc. Acad. Nat. Sci. (Phila.), **105**, 1—12.
Hutchinson G. E., 1954. The biochemistry of the terrestrial atmosphere. In: The Earth as a Planet (G. P. Kuiper, ed.), University of Chicago Press, pp. 371—433.
Hutchinson G. E., 1957. A treatise in limnology. Geography, Physics and Chemistry, Vol. I, John Wiley and Sons, New York, 1015 pp.
Hutchinson G. E., 1957a. Concluding remarks, Cold Spring Harbor Sym. Quant. Biol., **22**, 415—427.
Hutchinson G. E., 1959. Homage to Santa Rosalina, or why are there so many kinds of animals? Am. Nat., **93**, 145—159.
Hutchinson G. E., 1964. The Lacustrine Microcosm reconsidered, Amer. Sci., **52**, 331—341.
Hutchinson G. E., 1965. The niche: an abstractly inhibited hypervolume. In: The Ecological Theatre and the Evolutionary Play. Yale University Press, New Haven, Conn., pp. 26—78.
Hutchinson G. E., 1967. A Treatise on Limnology, Vol. II, Introduction to Lake Biology and the Limnoplankton, John Wiley and Sons, Inc., New York, 1115 pp. (Д. Хатчинсон, *Лимнология*, изд-во «Прогресс», М., 1969.)
Hutchinson G. E., 1967a. Ecological biology in relation to the maintenance and improvement of the human environment. In: Applied Science and Technical Progress, Proc. Nat. Acad. Sci. (Wash.), pp. 171—184.
Hutchinson G. E., 1970. The biosphere, Scient. Amer., **223 (3)**, 44—53.
Hutchinson G. E., Bowen V. T., 1948. A direct demonstration of phosphorus cycle in a small lake, Proc. Nat. Acad. Sci., **33**, 148—153.
Hutchinson G. E., **1950**. Limnological studies in Connecticut: quantitative radiochemical study of the phosphorus cycle in Linsley Pond, Ecology, **31**, 194—203.
Hutner S. H., McLaughlin J. A., 1958. Poisonous tides, Scient. Amer., **199 (2)**, 92—97.
Hutner S. H., Provasoli L., 1964. Nutrition of algae, Amer. Rev. Plant Physiol., **15**, 37—56.
Huxley J., 1935. Chemical regulation and to hormone concept, Biol. Revs., **10**, 427.
Huxley T. H., 1863. Evidence as to man's place in nature, London. (Reprinted with an introduction by Ashley Montague in Ann Arbor Paperbacks, University of Michigan Press, 1959, 184 pp.).
Hynes H. B. N., 1960. The Biology of Polluted Waters, Liverpool University Press, Liverpool, 202 pp.
Hynes H. B. N., 1963. Imported organic Matter and secondary productivity in streams, Proc. XVI Internat. Cong. Zool. (Wash.), **4**, 324—329.
Ichimura Sh., 1954. Ecological studies on the plankton in paddy fields, I. Seasonal fluctuations in the standing crop and productivity of plankton, Japanese J. Bot., **14**, 269—279.
Inove E., Tani N., Imai K., Isobe S., 1958. The aerodynamic measurement of photosynthesis over a nursery of rice plants, J. Agr. Meteor. (Japan), **14**, 45—53.
Inove E., 1958a. The aerodynamic measurement of photosynthesis over the wheatfield, J. Agn. Meteor. (Japan), **13, 121.**
Isaacs J. D., 1969. The nature of oceanic life, Scient. Amer., **221**, (3), 146—162.
Ito Y., 1959. A comparative study on survivorship curves for natural insect populations, Japanese J. Ecol., **9**, 107—115.
Ito Y., 1961. Factors that affect the fluctuations of animal numbers, with special reference to insectoutbreaks, Bull. Inst. Agr. Sci. (Japan), Series C, No. 13, pp. 57—89.
Ивлев В. С., 1934. Eine Mikromethode zur Bestimmung des Kaloriengehalts von Nahrstoffen, Biochem. Ztschr., **275**, 49—55.
Ивлев В. С., 1945. Биологическая продуктивность водоемов. Усп. совр. биол., **19**, 1, 98—120.
Ивлев В. С., 1966. Баланс энергии и вещества в закрытой биологической системе. Сб. «Физиология морских животных», изд-во «Наука», М.
Jackson D. F. (ed.), 1968. Algae, Man and the Environment, Syracuse University Press, Syracuse, 554 pp.

Jackson J. B. C., 1968. Bivalves; spatial and size-frequency distributions of two intertidal species, Science, **161**, 479—480.
Jackson R. M., Raw F., 1966. Life in the Soil. Studies in Biology, No. 2, St. Martin's Press, New York, 60 pp.
Jacot A. P., 1940. The fauna of the soil, Quart. Rev. Biol., **15**, 28—58.
Jannasch H. W., 1963. Bakterielles. Wachstum bei geringen Substrathkonzentrationen, Arch. Microbiol., **45**, 323—342.
Jannasch H. W., 1967. Growth of marine bacteria at limiting concentrations of organic carbon in seawater, Limnol. Oceanogr., **12**, 264—271.
Jannasch H. W., 1967a. Enrichments of aquatic bacteria in continuous culture, Arch. Microbiol., **59**, 165—173.
Jannasch H. W., 1969. Estimations of bacterial growth rates in natural waters, J. Bacteriol., **99**, 156—160.
Jannasch H. W., Jones G. E., 1959. Bacterial populations in seawater as determined by different methods of enumeration, Limnol. Oceanogr., **4**, 128—139.
Jansen D. H., 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America, Evolution, **20**, 249—275.
Jansen D. H., 1967. Interaction of the bull's horn acacia *(Acacia cornigera L.)* with an ant inhabitant *(Pseudomyrmex ferruginea* F. Smith) in eastern Mexico, Univ. Kansas Sci. Bull., 47, 315—558. (See also Ecology, **48**, 26—35, 1967.)
Jarrett H. (ed.), 1966. Environmental Quality in a Growing Economy. Reseurces for the Future, Johns Hopkins Press, Baltimore, Md.
Javornichy P., Prokesova V., 1963. The influence of protozoa and bacteria upon the oxidation of organic subctances in water, Int. Rev. ges. Hydrobiol., **48**, 335—350.
Jenkins D. W. (ed.), 1966. Significant Achievements in Space Bioscience, 1958—1964, NASA SP-92, Supt. Doc., U. S. Government Printing Office, Washington, D. C., 128 pp.
Jenkins D. W. (ed.), 1966a. Manned space flight. In: Significant Achievements in Space Bioscience, 1958—1964 (D. W. Jenkins, ed.), NASA SP-92, pp. 77—109.
Jenkins J. H., Fendley T. T., 1968. The extent of contamination, detention and health significances of high accumulation of radio-activity in southeastern game populations, Proc. 22nd Ann. Conf. Southeast Assoc. Game and Fish Commissioners, **22**, 89—95.
Jenny H., Arkley R. J., Schultz A. M., 1969. The pygmy forest-podsol ecosystem and its dune associates of the Medocino coast, Madrono, **20**, 60—75.
Johannes R. E., 1964. Phosphorus excretion in marine animals: microzooplankton and nutrient regeneration, Science, **146**, 923—924.
Johannes R. E., 1965. The influence of marine protozoa on nutrient regeneration, Limnol. Oceanogr., **10**, 434—442.
Johannes R. E., 1967. Ecology of organic aggregates in the vicinity of a coral reef, Limnol. Oceanogr., **12**, 189—195.
Johannes R. E., 1968. Nutrient regeneration in lakes and oceans. In: Advances in Microbiology of the Sea (M. Droop and E. J. Ferguson Wood, eds.), Vol. I, pp. 203—213, Academic Press, New York.
Johannes R. E., 1970. Coral reefs and pollution. Report prepared for FAO Technical Conference on Marine Pollution, Rome, December 1970.
Johannes R. E., Coles S. L., Kuenzel N. T., 1970. The role of zooplankton in the nutrition of seleractinian corals, Limnol. Oceanogr., **15**, 579—586.
Johannes R. E., Coward S. J., Webb K. L., 1969. Are dissolved amino acids an energy source for marine invertebrates? Comp. Bioch. Physiol., **27**, 283—288.
Johannes R. E., Webb K. L., 1970. Release of dissolved organic compounds by marine and freshwater invertebrates, Proc. Conf. on Organic Matter in Natural Waters.
Johnson C. E. (ed.), 1970. Eco-crisis, John Wiley and Sons, Inc., New York, 182 pp.
Johnson L. E., Albee L. R., Smith R. O., Moxon A. L., 1951. Cows, calves and grass, South Dakota Agr. Expt. St. Bull., No. 412.
Johnson P. L., 1965. Radioactive contamination to vegetation, Photogr. Engr., **31**, 984—990.
Johnson P. L., 1966. A consideration of methodology in photo interpretation, Proc. 4th Sym. Remote Sensing of Environment, pp. 719—725, University of Michigan Press, Ann. Arbor.
Johnson P. L., 1969. Arctic plants, ecosystems and strategies, Arctic, **22**, 341—355.
Johnson P. L. (ed.), 1969. Remote Sensing in Ecology, University of Georgia Press, Athens, 244 pp.
Johnson P. L. (ed.), 1970. Dynamics of carbon dioxide and productivity in an arctic biosphere, Ecology, **51**, 73—80.
Johnson P. L., Vogel T. C., 1968. Vegetation of the Yukon Flats Region, Alaska Res. Rept., 209, Cold Regions Res. Engin. Lab., Hanover N. H.
Johnston D. W., Odum E. P., 1956. Breeding bird populations in relation to plant succession on the Piedmont of Georgia, Ecology, **37**, 50—62.
Jones J. R. E., 1949. A further ecological study of a calcareous stream in the "Black Mountain" district of south Wales, J. Anim. Ecol., **18**, 142—159.

Juday Ch., 1940. The annual energy budget of an inland lake, Ecology, **21**, 438—450.
Juday Ch., 1942. The summer standing crop of plants and animals in four Wisconsin lakes, Trans. Wisconsin Acad. Sci., **34**, 103—135.
Kahl M. P., 1964. The food ecology of the wood stork, Ecol. Monogr., **34**, 97—117.
Kale H. W., 1965. Ecology and bioenergetics of the long-billed marsh wren *Telmatodytes palustris griseus* (Brewster) in Georgia salt marshes, Publ. Nuttall Ornithol. Club, No. 5, Cambridge, Mass., 142 pp.
Kamen M. D., 1953. Discoveries in nitrogen fixation, Scient. Amer., **188**, 38—42.
Kamen M. D., Gest H., 1949. Evidence for a nitrogenase system in the photosynthetic bacterium *Rhodospirillum rubrum*, Science, **109**, 560.
Kanwisher J. W., 1959. Polarographic oxygen electrode, Limnol. Oceanogr., **4**, 210—217.
Kanwisher J. W., Wainwright S. A., 1967. Oxygen balance in some reef corals, Biol. Bull., **133**, 378—390.
Kardos L. T., 1967. Waste water renovation by the land — a living filter. In: Agriculture and Quality of Our Environment (Brady, ed.), Publ. No. 85, Amer. Assoc. Adv. Sci. (Wash.), pp. 241—250.
Kaushik N. K., Haynes N. B. N., 1968. Experimental study on the role of autumn-shed leaves in aquatic environments, J. Ecol., **56**, 229—243.
Kawaguti S., 1964. An electron microscope prood for a path of nutritive substances from zooxanthellae to the reef coral tissue, Proc. Japanese Acad., **40**, 832—835.
Kawanabe H., 1959. Food competition among fishes, Mem. College Sci. Univ. Kyoto, Ser. B., **26**, 253—268.
Keeling C. D., 1970. Is carbon dioxide from fossil fuels changing man's environment? Proc. Amer. Phil. Soc., **114** (1), 10—17.
Keever C., 1950. Causes of succession on old fields of the Piedmont, North Carolina, Ecol. Monogr., **20**, 229—250.
Keever C., 1955. Heterotheca latifolia, a new and aggressive exotic dominant in Piedmont old-field succession, Ecology, **36**, 732—739.
Keith L. B., 1963. Wildlife's Ten-year Cycle, University of Wisconsin Press, Madison, 201 pp.
Kendeigh S. Ch., 1934. The role of environment in the life of birds, Ecol. Monogr., **4**, 299—417.
Kendeigh S. Ch., 1944. Measurement of bird populations, Ecol. Monogr., **14**, 67—106.
Kendeigh S. Ch., 1949. Effect of temperature and season on energy resources of the English Sparrow, Auk, **66**, 113—127.
Kendeigh S. Ch., 1961. Animal Ecology, Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N. J., 468 pp.
Kendeigh S. Ch., 1969. Energy response of birds to their thermal environment, Wilson Bull., **81**, 441—449.
Kennedy J. S., 1968. The motivation of integrated control, J. Appl. Ecol., **4**, 492—499.
Kepes A., Cohen G. N., 1962. Permeation. In: The Bacteria, Vol. 4 (E. C. Gunsalus and R. Y. Stanier, eds.), Academic Press, New York, pp. 179—221.
Kershaw K. A., 1964. Quantitative and dynamic ecology, Elsevier Publishing Co., Amsterdam.
Kettlewel H. B. D., 1956. Further selection experiments on industrial melanism in the Lepidoptera, Heredity, **10**, 287—301.
Kharasch M. S., 1929. Heast of combustion of organic compounds, Bur. Std. J. Res., **2**, 359—430.
Kiel W. H. (ed.), 1968. Introduction of exotic animals; ecological and socioeconomic considerations, Texas A and M University, College Station, 25 pp.
Kilgore W. W., 1967. Chemosterilants. In: Pest Control: Biological, Physical and Selected Chemical Methods (Kilgore and Doutt, eds.), Academic Press, New York, pp. 197—239.
Kilgore W. W., Doutt R. L. (eds.), 1967. Pest Control: Biological, Physical and Selected Chemical Methods, Academic Press, New York.
Kimball J. W., 1948. Pheasant population characteristics and trends in the Dakotas, Trans. 13th N. A. Wildl. Conf., **13**, 291—314.
Kimura M., 1960. Primary production of the warm temperate level forests in the southern part of Osumi Peninsula, Kyushu, Japan. Mic. Rep. Res. Inst. Nat. Res., **52**, 36—47.
King C. A. M., 1967. An Introduciton to Oceanography, McGraw-Hill Book Co., Inc., New York, 337 pp.
King R. T., 1942. Is it a wise policy to introduce exotic game birds? Aud. Mag., **44**, 136—145, 230—236.
Kinne O., 1956. Über den Finfluss des Salzgehaltes und der Temperatur auf Wachstum, Form und Vermehrung bei dem Hydroidpolypen *Cordylophora caspia (Pallas)*, Thecata, Clavidae, Zool. Jahrb., **66**, 565—638.
Kinne O. (ed.), 1970. Marine Ecology, Volume I, Environmental Factors, John Wiley and Sons, Inc., New York, 624 pp.
Kira T., Shidei T., 1967. Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the western Pacific, Japanese J. Ecol., **17**, 70—87.

Kittredge J., Jr., 1939. The forest floor of the Chaparral of the San Gabriel Mountains, California, J. Agric. Res., **58**, 521—535.
Klages K. H. W., 1942. Ecological Crop Geography, Macmillan Company, New York.
Kleiber M., 1961. The Fire of Life, John Wiley and Sons, Inc., New York.
Kleiber M., Dougherty J. E., 1934. The influence of environmental temperature on the utilization of food energy in baby chicks, J. Gen. Physiol., **17**, 701—726.
Klement A. W., 1965. Radioactive fallout phenomena and mechanisms, Health Physics, **11**, 1265—1274.
Klopfer P. H., 1962. Behavioral Aspects of Ecology, Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N. J., 166 pp.
Klopfer P. H., 1965. Imprinting: a reassessment, Science, **147**, 302—303.
Klopfer P. H., Hailman J. P., 1967. An Introduction to Animal Behavior: Ethology's First Century, Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N. J., 297 pp.
Klopfer P. H., MacArthur R. H., 1961. On the causes of tropical species diversity: Niche overlap, Amer. Nat., **95**, 223—226.
Kluijver H. N., 1951. The population ecology of the great tit, *Parus m. major L.*, Ardea, **39**, 1—135.
Knight-Jones E. W., 1951. Preliminary studies of nanoplankton and ultraplankton systematics and abundance by a quantitative culture method, J. Cons. Explor. Mer., **17**, 140—155.
Knipling E. B., 1969. Leaf reflectance and image formation on color infrared film. In: Remote Sensing in Ecology (P. L. Johnson, ed.), University of Georgia Press, Athens, pp. 17—29.
Knipling E. F., 1960. The eradication of the screwworm fly, Scient. Amer., **203** (4), 54—61.
Knipling E. F., 1963. The sterility principle, Agr. Sci. Rev., **1** (1), 2.
Knipling E. F., 1965. The sterility method of pest population control. In: Research in Pesticides (G. O. Chichester, ed.), Academic Press, New York, pp. 233—249.
Knipling E. F., 1967. Sterile technique, principles involved, current application, limitations and future applyications. In: Genetics of Insect Vectors of Disease (Wright and Pal, eds.), Elsevier Publishing Co., Amsterdam, pp. 587—616.
Koch R., 1881. Zur Untersuchung von pathogenen Organismen, Mittl. Kaiserl. Ges. Amt., **1**, 148.
Kohn A. J., Helfrich P., 1957. Primary organic productivity of a Hawaiian coral reef, Limnol. Oceanogr., **2**, 241—251.
Komarek E. V., 1964. The natural history of lightning, Proc. 3rd Ann. Tall Timbers Fire Ecol. Conf., Tallahassee, Fla., pp. 139—184.
Komarek E. V., 1967. Fire and the ecology of man, Proc. 6th Ann. Tall Timbers Fire Ecol. Conf., Tallahassee, Fla., pp. 143—170.
Komarek E. V. (ed.), 1969. Ecological animal control by habitat management, Tall Timbers Res. Sta., Tallahassee, Fla., 244 pp.
Кононова М. М., 1963. Органическое вещество почвы. Его природа, свойства и методы изучения, Изд-во АН СССР, М.
Konrad T. G., 1968. Radar as a tool in meteorology, entomology and ornithology, Proc. 5th Symp. Remote Sensing of Environment, University of Michigan Press, Ann. Arbor.
Konrad T. G., Hicks J. J., Dobson E. B., 1968. Radar characterisitcs of birds in flight, Science, **159**, 274—280.
Kozlowski T. T., 1964. Water Metabolism in Plants, Harper and Row Publishers, Inc., New York.
Kozlowski T. T. (ed.), 1968. Water Deficits and Plant Growth, 2 Vols, Academic Press, New York.
Krajina V. J., 1969. Ecology of forest trees in British Columbia. In: Ecology of Western North America (University of British Columbia, Vancouver), **2**, 1—147.
Krauss R. W., 1962. Mass culture of algae for food and other organic compounds, Amer. J. Bot., **49**, 425—435.
Krenkel R. A., Parker F. L. (eds.), 1969. Biological Aspects of Thermal Pollution, Proc. Nat. Sym. Therm. Poll. Vanderbilt University Press, Nashville, Tenn.
Кринов Е. Л., 1947. Spectral reflectance properties of natural formations, Academy of Sciences, U.S.S.R. (Translated by G. Belkov, Natural Resources Council of Canada, 1953), Tech. transl., **439**, p. 268.
Kryter K. D., 1970. The Effects of Noise on Man, Academic Press, New York, 634 pp.
Kucera C. L., Dahlman R. C., Koelling M. L., 1967. Total net productivity and turnover on an energy basis for tall grass prairie, Ecology, **48**, 536—541.
Kuentzel L. E., 1969. Bacteria, carbon dioxide and algal blooms, J. Water Poll. Cont. Fed., **41**, 1737—1747.
Kuenzler E. J., 1958. Niche relations of three species of Lycosid spiders, Ecology, **39**, 494—500.
Kuenzler E. J., 1961. Phosphorus budget of a mussel population, Limnol. Oceanogr., **6**, 400—415.

Kuenzler E. J., 1961a. Structure and energy flow of a mussel population, Limnol. Oceanogr., **6**, 191—204.
Kühnelt W., 1950. Bodenbiologie mit besonderer Berücksichtigung der Tierwelt, Wien.
Кузнецов С. Я., 1958. A study of the size of bacterial populations and of organic matter formation due to the photo- and chemosynthesis in water bodies of different types, Verh. int. Ver. Limnol., **13**, 156—169.
Кузнецов С. Я., 1967. Produktion der Biomasse heterotropher Bakterien und die Geschwindigkeit ihre Vermehrung im Ribinsk-Stausee, Verh. Verh. int. Ver. Limnol., **16**, 1493—1500.
Kurihara Y., Aedie J. M., Hobson P. N., Mann C. O., 1968. Relationship between bacteria and ciliate protozoa in the sheep rumen, Japanese Gen. Microbiol., **51**, 267—288.
Kusumoto T., 1961. An ecological analysis of the distribution of broad-leaved evergeen trees, based on dry matter production, Japanese J. Bot., **17**, 307—331.
Kutkuhn J. H., 1966. The role of estuaries in the development and perpetuation of commercial shrimp resources. In: A Symposium on Estuarine Fisheries (R. F. Smith, ed.), Amer. Fish. Soc. Spec. Publ. No. 3, pp. 16—36.
Lack D. L., 1945. Ecology of closely related species with special reference to cormorant *(Phalacrocorax carbo)* and shag *(P. aristotelis)*, J. Anim. Ecol., **14**, 12—16.
Lack D. L., 1947. Darwin's Finches, Cambridge University Press, New York. (Д. Лэк, Дарвиновы вьюркн, ИЛ, М., 1949.)
Lack D. L., 1954. The Natural Regulation of Animal Numbers, Oxford University Press, New York. (Д. Лэк, Численность животных и ее регуляция в природе, ИЛ, М., 1957.)
Lack D. L., 1959. Watching migration by radar, Brit. Birds, **52**, 258—267.
Lack D. L., 1962. Radar evidence on migratory orientation, Brit. Birds, **55**, 139—158.
Lack D. L., 1966. Population Studies of Birds, Clarendon Press, Oxford, 341 pp.
Lack D. L., 1969. Tit niches in two worlds, or homage to Evelyn Hutchinson, Amer. Nat., **103**, 43—49.
Ladd H. S., 1961. Reef building, Science, **134**, 703—715.
Ladd H. S., Tracey J. I., 1949. The problem of coral reefs, Sci. Mon., **69**, 297—305.
Lamprey H. P., 1964. Estimation of the large mammal densities, biomass and energy exchange in the Tarangire Game Reserve and the Masai Steppe in Tanganyika, E. Afr. Wildl. J., **2**, 1—47.
Lane Ch. E. (ed.), Reservoir Fishery Resources Symposium, Amer. Fish. Soc. Washington, D. C., 569 pp.
Lang R., Barnes O. K., 1942. Range forage production in relation to time and frequency of harvesting, Wyoming Agr. Exp. Sta. Bull. No. 253.
Lange O. L., Kock W., Schulze E. D., 1969. CO_2-gas exchange and water relationships of plants in the Negev desert at the end of the dry period, Ber. dtsch. Bot. Ges., **82**, 39—61.
Lange W., 1967. Effect of carbohydrates on the symbiotic growth of planktonic blue-green algae with bacteria, Nature, **215**, 2177.
Langley L. L., 1965. Homeostasis, Reinhold Publishing Company, New York.
Lapp R. E., Andrews H. L., 1954. Nuclear Radiation Physics (2nd ed.), Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N. J.
Larkin P. A., 1963. Interspecific competition and exploitation, J. Fish. Res. Bd. Canad., **20**, 647—678.
Larkin P. A., Hourston A. S., 1964. A model for the simulation of the population biology of Pacific salmon, J. Fish. Res. Bd. Canad., **21**, 1245—1265.
Laskey A. R., 1939. A study of nesting eastern bluebirds, Bird-Banding, **10**, 23—32.
Lauff G. A. (ed.), 1967. Estuaries, Amer. Assoc. Adv. Sci. Publ. No. 83, Washington, D. C., 757 pp.
Lave L. B., Seskin E. P., 1970. Air pollution and human health, Science, **169**, 723—733.
Lawson F. R., 1967. Theory of control of insect populations by sexually sterile males, Ann. Entomol. Soc. Amer., **60**, 713—722.
Lederberg J., 1960. Exobiology: Approaches to life beyond the earth, Science, **132**, 393—400.
Leeds A., Vayda A. P., 1965. Man, culture and animals. The role of animals in human ecological adjustments, Amer. Assoc. Adv. Sci. Publ. No. 78, 304 pp.
Leigh E. G., 1965. On the relation between productivity, diversity and stability of a community, Proc. Natl. Acad. Sci. (Wash.), **53**, 777—783.
Leighly J. (ed.), 1967. Land and Life — A Selection from the Writings of carl Ortwin Sauer, University of California Press, Berkeley, 435 pp.
Leighty R. D., 1965. Terrain mapping from aerial photography for purpose of vehicle mobility, J. Terramechanics, **2**, 55—67.
Lemon E. R., 1960. Photosynthesis under field conditions. II. An aerodynamic method for determining the turbulent carbon dioxide exchange between the atmosphere and a corn field, Agron. J., **52**, 697—703. (See also Agron. J., 58, 265—268, 1966.)

Lemon E. R., 1967. Aerodynamic studies of Co_2 exchange between the atmosphere and the plant, In: Harvesting the Sun (San Pietro et al., eds.), Academic Press, New York, pp. 263—290.
Lenhoff H. M., 1968. Behavior, hormones, and hydra, Science, **161**, 434—442.
Lent C. M. (ed.), 1969. Adaptations of intertidal organisms, Amer. Zool., **9**, 269—426.
Leopold A., 1933. Game Management, Charles Scribner's Sons, New York.
Leopold A., 1933a. The conservation ethic, J. Forestry, **31**, 634—643.
Leopold A., 1941. Lakes in relation to terrestrial life patterns. In: A Symposium on Hydrobiology, University of Wisconsin Press, Madison, pp. 17—22.
Leopold A., 1943. Deer irruptions, Wisconsin Cons. Bull., Aug. 1943. Reprinted in Wisconsin Cons. Dept. Publ., **321**, 3—11.
Leopold A., 1949. The land ethic. In: A Sand County Almanac, Oxford University Press, New York.
Leopold A., Jones S. E., 1947. A phenological record for Sauk and Dane Counties, Wisconsin, 1935—1945, Ecol. Monogr., **17**, 81—122.
Leopold L. B., Langbein W. B., 1962. The concept of entropy in landscape evolution, U. S. Geol. Surv. Paper, 500 A.
Leopold L. B., Maddock T., 1954. The Flood Control Controversy: Big Dams, Little Dams and Land Management, The Ronald Press, New York.
Leslie P. H., 1945. On the use of matrices in certain population mathematics, Biometrika, **33**, 183—212.
Leslie P. H., Park T., 1949. The intrinsic rate of natural increase of *Tribolium castaneum* Herbst, Ecology, **30**, 469—477.
Leslie P. H., Ranson R. M., 1940. The mortality, fertility, and rate of natural increase of the Vole *(Microtus agrestis)* as observed in the laboratory, J. Anim. Ecol., **9**, 27—52.
Levi H. W., 1952. Evaluations of wildlife importations, Sci. Mon., **74**, 315—322.
Levins R., 1966. The strategy of model building in population biology, Amer. Scient., **54**, 421—431.
Lewin J. C., 1963. Heterotrophy in marine diatoms. In: Marine Microbiology (C. H. Oppenheimer, ed.), Charles C. Thomas, Springfield, Ill., pp. 229—235.
Lewin J. C., Lewin R. A., 1960. Auxotrophy and heterotrophy in marine littoral diatoms, Canad. J. Microbiol., **6**, 127—134.
Lewis J. K., 1969. Range management viewed in the ecosystem framework. In: The Ecosystem Concept in Natural Resource Management (Van Dyne G., ed.), Academic Press, New York, pp. 97—187.
Lewontin R. C., 1962. Interdeme selection controlling apolymorphism in the house mouse, Amer. Nat., **96**, 65—78.
Lewontin R. C. (ed.), 1968. Population Biology and Evolution, Syracuse University Press, Syracuse, N. Y., 205 pp.
Libby W. F., 1955. Radiocarbon Dating, University of Chicago Press, Chicago.
Libby W. E., 1956. Radioactive fallout and radioactive strontium, Science, **123**, 657—658.
Liebig J., 1840. Chemistry in Its Application to Agriculture and Physiology, Taylor and Walton, London (4th ed., 1847).
Lieth H. (ed.), 1962. Die Stoffproduktion der Pflanzendecke, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Germany, 156 pp.
Lieth H., 1963. The role of vegetation in the carbon dioxide content of the atmosphere, J. Geophys. Res., **68** (13), 3887—3898.
Lieth H., 1964. Versuch einer Kartographischen Darstellung der Productivität der Pflanzendecke auf der Erde. In: Geographisches Taschenbuch 1964—1965, Franz Steiner Verlag, Wiesbaden, pp. 72—80.
Ligon J. D., 1968. Sexual differences in foraging behavior in two species of *Dendrocopus* woodpeckers, Auk, **85**, 203—215.
Likens G. E., Bormann F. H., Johnson N. M., 1969. Nitrofication: Importance to nutrient losses from a cutover forested ecosystem, Science, **163**, 1205—1206.
Likens G. E., Bormann F. H., Johnson N. M., Pierce R. S., 1967. The calcium, magnesium, potassium and sodium budgest for a small forested ecosystem, Ecology, **48**, 772—785.
Lindeman R. L., 1941. Seasonal food-cycle dynamics in a senescent lake, Amer. Midl. Nat., **26**, 636—673.
Lindeman R., 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology, Ecology, 23, 399—418. (Р. Линдеман, Трофико-динамическое направление в экологическом исследовании, Усп. совр. биол., 16, 1, 1943.)
Lloyd M., Ghelardi R. J., 1964. A table for calculating the equitability component of species diversity, J. Anim. Ecol., 33, 421—425.
Lloyd M., Zar J. H., Karr J. R., 1968. On the calculation of information-theoretical measures of diversity, Amer. Midl. Nat., **79**, 257—272.
Lohman S. W., Robinove C. J., 1964. Photographic description and appraisal of water resources, Photogrammetria, **19**, 21—41.
Loomis R. S., Williama W. A., Duncan W. G., 1967. Community architecture and the productivity of terrestrial plant communities. In: Harvesting the Sun (San Pietro A. et al., eds.), Academic Press, N. Y., pp. 291—308.

Loosanoff V. L., 1954. New advances in the study of bivalve larvae, Amer. Sci., **42**, 607—624.
Lord R. D., 1961. Magnitudes of reproduction in cottontail rabbits, J. Wildl. Mgt., 25, 28—33.
Lorenz K. Z., 1935. Der Kumpan in der Umwelt des Vogels, J. Ornithol., **83**, 137—214. (See also Auk, **54**, 245—273, 1937.)
Lorenz K. Z., 1950. The comparative method of studying innate behaviour patterns. In: Soc. Exp. Biol. Symp. Physiological mechanisms in animal behavior, IV, pp. 221—268, Academic Press, New York.
Lorenz K. Z., 1952. King Soloman's Ring, Thomas Y. Crowell, New York. (See also 1961 reprint published by William Morrow and Company, New York.) (К. Лоренц, Кольцо царя Соломона, изд-во «Знание», М., 1970.)
Lorenz K. Z., 1966. On Aggression, Methuen, London.
Lorenz K. Z., 1966a. Evolution and Modification of Behaviour, Methuen, London.
Lotka A. J., 1925. Elements of Physical Biology, Williams and Wilkins, Baltimore, 460 pp. Reprinted by Dover Publ., New York, 1956.
Loutit J. F., 1956. The experimental animal for the study of biological effects of radiation, Proc. Int. Conf. Peaceful Uses Atomic Energy, Geneva, **11**, 3—6.
Loutit J. F., 1962. Irradiation of Mice and Men, University of Chicago Press, Chicago.
Lovasich J. L., Neyman J., Scott E. L., Smith J. A., 1969. Timing of the apparent effects of cloud seeding, Science, **165**, 892—893.
Lovelace B., Colwell R. G., Tubiash H., 1968. Quantitative and qualitative study of the commensal bacterial flora of *Crassostrea virginica* in Chesapeake Bay, Proc. Natl. Shellfish Assn., **58**, 82—87.
Lowe C. H., Health W. G., 1969. Behavioral and physiological responses to temperature in the desert pupfish *Cyprinodon macularius*, Physiol. Zool., **42**, 53—59.
Lowe D. S., Braithwaite J. G. N., 1966. A spectrum matching technique for enhancing image contrast, Appl. Optics, **5**, 893—898.
Lowman P. D., Jr., 1966. The earth and orbit, National Geographic Magazine, pp. 654—671.
Lowry W. P., 1967. The climate of cities, Scient. Amer., **217 (2)**, 15—23.
Lucas C. E., 1947. The ecological effects of external metabolites, Biol. Rev. Cambr. Phil. Soc., **22**, 270—295.
Lueder D. R., 1959. Aerial photographic interpretation: Principles and applications, McGraw-Hill Book Co., Inc., New York, 462 pp.
Lundegardh H., 1954. Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben, Gustav Fischer Verlag, Jena.
Lynch D. L., Cotnoir L. J., Jr., 1956. The influence of clay minerals on the breakdown of certain organic substances, Soil Sci. Proc., **20**, 367—370.
Maaloe O. N., Kjeldgaard O., 1966. Control of macromolecular synthesis, Benjamin Co., Inc., New York.
MacArthur R., 1957. On the relative abundance of bird species, Proc. Natl. Acad. Sci. (Wash.), **45**, 293—295.
MacArthur R., 1960. On the relative abundance of species, Amer. Nat., **94**, 25—36.
MacArthur R., 1965. Patterns of species diversity, Biol. Rev., **40**, 410—533.
MacArthur R., 1968. The theory of the niche. In: Popultaion Biology and Evolution (R. C. Lewontin, ed.), Syracuse University Press, Syracuse, pp. 159—176.
MacArthur R., Connell J., 1966. The Biology of Populations, John Wiley and Sons, Inc., N. Y., 200 pp.
MacArthur R., Levins R., 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species, Amer. Nat., **101**, 377—385.
MacArthur R., MacArthur J., 1961. On bird species diversity, Ecology, **42**, 594—598.
MacArthur R., Wilson E. O., 1967. The Theory of Island Biogeography, Princeton University Press, Princeton, N. J., 203 pp.
MacDonald G. J. F., 1968. Science and politics in rainmaking, Bull. Atom. Scient. Oct., pp. 8—14.
MacFadyen A., 1949. The meaning of productivity in biological systems, J. Anim. Ecol., **17**, 75—80.
MacFadyen A., 1961. Metabolism of soil invertebrates in relation to soil fertility, Ann. Appl. Biol., **49**, 215—218.
MacFadyen A., 1963. Animal Ecology: Aims and Methods (2nd ed.), Pitman, London, 344 pp. (Э. Макфедьен, Экология животных, изд-во «Мир», М., 1965.)
MacFadyen A., 1964. Energy flow in ecosystems and its exploitation in grazing. In: Symposium on Grazing (D. J. Crips, ed.), Blackwell, Oxford, pp. 3—20.
MacFadyen A., 1970. Soil metabolism in relation to ecosystem energy flow and to primary and secondary production. In: Method of Study in Soil Ecology (J. Phillipson, ed.), UNESCO, Paris, pp. 167—172.
Machenthum K. M., 1969. The practice of water pollution biology, Fed. Water Poll. Cont. Adm., Washington, D.C. 281 pp. (Available from the U. S. Gov. Printing Office.)

Mackereth F. J. H., 1965. Chemical investigations of lake sediments and their interpretation, Proc. Roy. London, Series B, **161**, 295—309.
MacLulich D. A., 1937. Flucutations in the numbers of the varying hare *(Lepus americanus)*, Univ. Toronto Studies, Biol. Ser., No. 43.
Maguire B., 1967. A partial analysis of the niche, Amer. Nat., **101**, 515—523.
Major J., 1951. A functional, factorial approach to plant ecology, Ecology, **32**, 392—412.
Malin J. C., 1953. Soil, animal and plant relations of the grassland, historically reconsidered, Sci. Mon., **76**, 207—220.
Malin J. C., 1956. The Grasslands of North America: Prolegomena to Its History, 3rd printing, with addenda, James C. Malin, Lawrence, Kan.
Malone C. R., 1969. The effects of diazinon contamination on an old-field ecosystem, Amer. Midl. Nat., **82**, 1—27.
Malthus T. R., 1798. An Essay on the Principle of Population, Johnson, London. (Reprinted in Everyman's Library, 1914.)
Mandel M., 1969. New approaches to bacterial taxonomy: perspectives and prospects, Ann. Rev. Microbiol., **33**, 239—274.
Mann K. H., 1964. The pattern of energy flow in the fish and invertebrate fauna of the River Thames, Verh. int. Ver. Limnol., **15**, 485—495.
Mann K. H., 1965. Energy transformations by a population of fish in the river Thames, J. Anim. Ecol., **34**, 253—275.
Mann K. H., 1965. Heated effluents and their effect on the invertebrate fauna of rivers, Proc. Soc. Water Treatment Exam., **14**, 45—53.
Mann K. H., 1969. The dynamics of aquatic ecosystems. In: Advances in Ecological Research, Vol. 6 (J. B. Cragg, ed.), Academic Press, New York, pp. 1—81.
Manning W. M., Juday R. E., 1941. The chlorophyll content and productivity of some lakes in northeastern Wisconsin, Trans. Wisconsin Acad. Sci. Arts. Lett., **33**, 363—393.
Marchinton R. L., 1969. Portable radios in determination of ecological parameters of large vertebrates with reference to deer. In: Remote Sensing in Ecology (P. L. Johnson, ed.), University of Georgia Press, Athens, pp. 148—163.
Margalef R., 1951. Diversidad de Especies en las Comunidades Naturales, Proc. Inst. Biol. Apl., **9**, 5.
Margalef R., 1958. Temporal succession and spatial heterogeneity in phytoplankton. In: Perspectives in Marine Biology (Buzzati-Traverso, ed.), University of California Press, Berkeley, pp. 323—347.
Margalef R., 1958a. Information theory in ecology, Gen. Syst., **3**, 36—51.
Margalef R., 1961. Correlations entre certains caractères synthétiques des populations de phytoplancton, Hydrobiologia, **18**, 155—164.
Margalef R., 1961a. Communication of structure in plankton populations, Limnol. Oceanogr., **6 (2)**, 124—128.
Margalef R., 1963. Successions of populations, Adv. Frontiers of Plant Sci. (Instit. Adv. Sci. and Culture, New Delhi, India), **2**, 137—188.
Margalef R., 1963a. On certain unifying principles in ecology, Amer. Nat., **97**, 357—374.
Margalef R., 1964. Correspondence between the classic types of lakes and the structural and dynamic properties of their populations, Verh. int. Ver. Limnol., **15**, 169—170.
Margalef R., 1967. Concepts relative to the organization of plankton, Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., **5**, 257—289.
Margalef R., 1967a. The food web in the pelagic environment, Helgolander Wiss. Meeresunters, **15**, 548—559.
Margalef R., 1968. Perspectives in Ecological Theory, University of Chicago Press, Chicago, 112 pp.
Margalef R., Ryther J. H., 1960. Pigment composition and productivity as related to succession in experimental populations of phytoplankton, Biol. Bull., **119**, 326—327.
Marine G., 1969. America the Raped. The engineering mentality and the devastation of a continent, Simon and Schuster, New York.
Marler P. R., Hamilton W. J., Jr., 1966. Mechanisms of Animal Behavior, John Wiley and Sons, Inc., New York, 771 pp.
Marmur J., Falkow S., Mandel M., 1963. New approaches to bacterial taxonomy, Ann. Rev. Microbiol., **17**, 329—372.
Marsh G. P., 1864. Man and Nature; or Physical Geography as Modified by Human Action. Reprinted by Harvard University Press, Cambridge, 1965 (D. Lowenthal, ed.), For an evaluation of Marsh's classic, see Russell, Franklin, 1968, Horizon, **10**, 17—23.
Marsh J. A., 1970. Primary productivity of reef-building calcareous red algae, Ecology, **51**, 255—263.
Marshall S. M., Orr A. P., 1955. The Biology of a Marine Copepod Calanus finmarchicus (Gunnerus), Oliver and Boyd, London.
Mason H. L., Langenheim J. H., 1957. Language analysis and the concept environment, Ecology, 38, 325—340.

Mason W. H., Odum E. P., 1969. The effect of coprophagy on retention and bioelimination of radionuclides of detritus-feeding animals, Proc. 2nd Nat. Sym. on Radioecology (D. J. Nelson and F. C. Evans, eds.), Clearinghouse Fed. Sci. Tech. Inf., U. S. Dept. Commerce, Springfield, Va., pp. 721—724.
Martin M. M., 1970. The biochemical basis of the fungus-attine ant symbiosis, Science, 169, 16—20.
Maruyama M., 1963. The second cybernetics. Deviation-amplifying mutual causal processes, Amer. Sci., **51**, 164—179.
Mayberry W. R., Prochazka G. J., Payne W. J., 1967. Growth yields of bacteria on selected organic compounds, Appl. Microbiol., **15**, 1332—1338.
McConnell W. J., 1962. Productivity relations in carboy microcosms, Limnol. Oceanogr., 7, 335—343.
McCormick F. J., 1969. Effects of ionizing radiation on a pine forest. In: 2nd Nat. Sym. Radioecology (D. Nelson and F. Evans, eds.), Clearinghouse Fed. Sci. Tech. Info., U. S. Dept. Commerce, Springfield, Va., pp. 78—87.
McCormick F. J., Platt R. B., 1962, Effects of ionizing radiation on a natural plant community, Rad. Bot., **2**, 161—204.
McCormick F. J., Golley F. B., 1966. Irradiation of natural vegetation — an experimental facility, procedures and dosimetry, Health Physics, **12**, 1467—1474.
McCormick R. A., Ludwig J. H., 1967. Climate modification by atmospheric aerosols, Science, **156**, 1358—1359.
McCullough D. R., Olson C. E., Queal L. M., 1969. Progress in large animal census by thermal mapping. In: Remote Sensing in Ecology (P. L. Johnson, ed.), University of Georgia Press, Athens, pp. 138—147.
McDiffett W. F., 1970. The transformation of energy by a stream detritivore, *Pteronarcys scotti* (Plecoptera), Ecology, **51**, 975—988.
McDonald D. R., 1965. Biological interactions associated with spruce budworm infestations. In: Ecological Effects of Nuclear War (G. Woodwell, ed.), Brookhaven Nat. Lab. Publ. No. 917, pp. 61—68.
McDowell M. E., Leveille G. A., 1964. Algae systems. Conference on Space Nutrition and Related Waste Problems, NASA SP-70, pp. 317—322.
McGinnis J. T., Golley F. B., Clements R. G., Child G. J., Duever M. J., 1969. Element and hydrologic budgets of the Panamanian tropical moist forest, BioScience, **19**, 697—700.
McGinnis S. M., Dickson L. L., 1967. Thermoregulation in the desert iguana *Dipsosaurus dorsalis*, Science, **156**, 1757—1759.
McHarg I. L., 1969. Design with Nature, Natural History Press, Garden City, N. Y., 197 pp.
McIntire C. D., Phinney H. K., 1965. Laboratory studies of periphyton production and community in lotic environments, Ecol. Monogr., **35**, 237—258.
McIntosh R. P., 1967. The continuum concept of vegetation, Bot. Rev., **33**, 130—187.
McIntosh R. P., 1967a. An index of diversity and the relation of certain concepts of diversity, Ecology, **48**, 392—404.
McLaughlin J. J., Zahl P. A., 1966. Endozoic algae. In: Symbiosis (S. M. Henry, ed.), Academic Press, New York, pp. 257—297.
McMillan C., 1956. Nature of the plant community, I. Uniform garden and light period studies of five grass taxa in Nebraska, Ecology, **37**, 330—340.
McMillan C., 1960. Ecotypes and community function, Amer. Nat., **94**, 245—255.
McMillan C., 1969. Ecotypes and ecosystem function, BioScience, **19**, 131—134.
McNaughton S. J., 1966. Scotype function in the Typha community-type, Ecol. Monogr., **36**, 297—325.
McNaughton S. J., 1968. Structure and function in California grasslands, Ecology, **49**, 962—972.
McPherson J. K., Muller C. H., 1969. Allelopathic effects of *Adonostoma fasciculatum* "chamise" in California chaparral, Ecol. Monogr., **39**, 177—198.
Meggers B. J., 1954. Environmental limitation to the development of culture, Amer. Anthrop., **56**, 801—824.
Mellanby H., 1938. Animal Life in Fresh Water, Methuen, London.
Menhinick E. F., 1962. Comparison of invertebrate populations of soil and litter of mowed grasslands in areas treated and untreated with pesticides, Ecology, **43**, 556—561.
Menhinick E. F., 1963. Estimation of insect population density in herbaceous vegetation with emphasis on removal sweeping, Ecology, **44**, 617—622.
Menhinick E. F., 1964. A comparison of some species diversity indices applied to samples of field insects, Ecology, **45**, 859—861.
Menhinick E. F., 1967. Structure, stability and energy flow in plants and arthropods in a sericea *Lespedeza* stand, Ecol. Monogr., **37**, 255—272.
Меншуткин В. В., 1964. Реализация простейших моделей популяций рыб на электронной вычислительной машине. Вопросы ихтиологии, **4**, 4, 625—631.
Menzel D. W., Hulbert E. M., Ryther J. H., 1963. The effects of enriching Sargasso Sea water on the production and species composition of the phytoplankton, Deep-Sea Res., **10**, 209—219.

Menzel D. W., Ryther J. H., 1961. Nutrients limiting the production of phytoplankton in the Sargasso Sea, with special reference to iron, Deep-Sea Res., **7**, 276—281.
Menzel D. W., Spaeth J. P., 1962. Occurrence of vitamin B_{12} in the Sargasso Sea, Limnol. Oceanogr., **7**, 151—154.
Merrell D. J., 1962. Evolution and Genetics, Holt, Rinehart and Winston, New York.
Merriam C. H., 1894. Laws of temperature control of the geographic distribution of terrestrial animals and plants, National Geographic Magazine, **6**, 229—238. (See also Life zones and crop zones, U.S.D.A. Bull. No. 10, 1899.)
Meslow E. C., Keith L. B., 1968. Demographic parameters of a snowshoe hare population, J. Wildl. Mgt., **32**, 812—834.
Meyer M. P., French D. W., 1967. Detection of diseased trees, Photogr. Engr., **33**, 1035—1040.
Michael D. N., 1968. The Unprepared Society Planning For a Precarious Future, Basic Books, Inc., New York, 138 pp.
Miettinen J. K., 1969. Enrichment of radioactivity by arctic ecosystems in Finnish Lapland. In: Proc. 2nd National Sym. on Radioecology (Nelson and Evans, eds.), Clearinghouse Fed. Sci., Tech. Info., Springfield, Va.
Milhorn H. T., 1966. The Application of Control Theory to Physiological Systems, W. B. Saunders Company, Philadelphia, 386 pp.
Miller A. H., 1955. Breeding cycles in a constant equatorial environment in Columbia, South America, Acta XI Cong. Internat. Orn., Rasal., pp. 495—503.
Miller G. P. (ed.), 1967. Applied science and technological progress, Nat. Acad. Sci. Rept. (Available from Supt. Doc., Washington, D. C.)
Miller M. W., Berg G. G. (eds.), 1969. Chemical Fallout, Charles C Thomas, Springfield, Ill.
Miller R. G., 1960. The interpretation of tropical vegetation and crops on aerial photographs, Photogrammetria, **16**, 230—240.
Miller R. S., 1967. Pattern and Process in Competition, Adv. Ecol. Res., **4**, 1—74, Academic Press, New York.
Miller S. L., 1953. A production of amino acids under possible primitive earth conditions, Science, **117**, 528—529.
Miller S. L., 1957. Mechanism of synthesis of amino acids by electric discharge, Biochim. Biophys. Acta, **23**, 480.
Milne A., 1957. Theories of natural control of insect populations, Cold Spring Habor Sym. Quant. Biol., **22**, 253—271.
Milne A., 1962. On a theory of natural control of insect population, J. Theor. Biol, **3**, 19—50.
Milsum J. H., 1966. Biological control systems analysis, McGraw-Hill Book Co., Inc., New York, 466 pp.
Milthrope F. L., 1956. The Growth of Leaves, Butterworth Publications, London.
Milton J. (ed.), Ecological aspects of international development (Proc. Conf. at Airlie House, Warrenton, Va., 1968), Unpublished manuscripts on Mekong river development, the Kariba lake basin, the Aswan dam, and others.
Minschall G. W., 1967. Role of allochthonous detritus in the trophic structure of a woodland spring-brook community, Ecology, **48**, 139—149.
Mishan E. J., 1967. The cost of economic growth, Staples Press, London.
Mishima J., Odum E. P., 1963. Excretion rate of ^{65}Zn by *Littorina irrorata* in relation to temperature and body size, Limnol. Oceanogr., 8, 39—44.
Misra R., Singh J. S., Singh K. P., 1968. A new hypothesis to account for the opposite trophic-biomass structure on land and in water, Current Sci. (India), **37**, 382—383.
Möbius K., 1877. Die Auster und die Austernwirtschaft, Berlin, Translated into English and published in Rept. U. S. Fish Comm., 1880, pp. 683—751.
Mock C. R., 1966. Natural and altered estuarine habitats of penaeid shrimp, Proc. Gulf and Caribbean Fisheries Inst., **19**, 86—98.
Mohr C. O., 1940. Comparative populations of game, fur and other mammals, Amer. Mildl. Nat., **24**, 581—584.
Möller F., 1963. On the influence of changes in the CO_2 concentration in air on the radiation balance of the carth's surface and on the climate, J. Geophys. Res., **68**, 3877—3886.
Monk C. D., 1966. Ecological importance of root/shoot ratios, Bull. Torrey Bot. Club, **93**, 402—406.
Monk C. D., 1966a. Root-shoot dry weights in loblolly pine, Bot. Gaz., **127**, 246—248.
Monk C. D., 1966b. Effects of short-term gamma irradiation on an old field, Rad. Bot., **6**, 329—335.
Monk C. D., 1966c. An ecological significance of evergreennes, Ecology, **47**, 504—505.
Monk C. D., 1967. Tree species diversity in the eastern deciduous forest with particular reference to north central Florida, Amer. Nat., **101**, 173—187.
Monk C. D., 1968. Successional and environmental relationships of the forest vegetation of north central Florida, Amer. Midl. Nat., **79**, 441—457.

Monod J., 1942. Recherches sur la croissance des cultures bacteriennes, Hermann, Paris, 210 pp.
Monod J., 1950. La technique de culture continuée; theorie et applications, Amer. Inst. Pasteur, **79**, 390—410.
Monsi M., Oshima Y., 1955. A theoretical analysis of the succession of plant community based on the production of matter, Japanese J. Bot., **15**, 60—82.
Montagu M. F. (ed.), 1962. Culture and the Evolution of Man, Oxford University Press, New York, 376 pp.
Monteith J. L., 1962. Measurement and interpretation of carbon dioxide fluxes in the field, Netherlands J. Agri. Sci., **10** (special issue), 334—346.
Monteith J. L., 1963. Gas exchange in plant communities. In: Environmental Control of Plant Growth (L. T. Evans, ed.), Academic Press, New York.
Monteith J. L., 1965. Light distribution and photosynthesis in field crops, Ann. Bot. N. S., **29**, 17—37.
Monteith J. L., Szeicz G., 1960. The carbon dioxide flux over a field of sugar beets, Quart. J. Roy. Meteoro. Soc., **86**, 205—214.
Moore H. B., 1958. Marine Ecology, John Wiley and Sons, Inc., New York, 493 pp.
Moore N. W. (ed.), 1966. Pesticides in the environment and their effect on wildlife (A supplement to the Journal of Applied Ecology, Vol. 3), Blackwell, Oxford, 312 pp.
Moore R. K., Simonett D. S., 1967. Radar remote sensing in biology, BioScience, **17**, 384—390.
Moran P. A. P., 1949. The statistical analysis of the sunspot and lynx cycles, J. Anim. Ecol., **18**, 115—116.
Moreau R. E., 1952. Africa since the mesozoic, Proc. Zool. Soc. London, **121**, 869—913.
Mori S., 1957. Daily rhythmic activity of the seapen, Cavernularia obesa valenciennes, XV. Controlling the activity by light, Seto. Mar. Biol. Lab., **6**, 89—98.
Morita R. Y., Zobell C. E., 1959. Deep-sea bacteria, Calathea Report. **1**. 139—154, Danish Science Press, Ltd., Copenhagen.
Morowitz H. J., 1968. Energy Flow in Biology, Biological Organization as a Problem in Thermal Physics, Academic Press, N. Y., 179 pp. (See review by H. T. Odum, Science, **164**, 683—684, 1969.)
Morris C., 1964. The rights and duties of beasts and trees: a law teacher's essay for landscape architects, J. Legal Ed., **17**, 185—192.
Morris D., 1967. The Naked Ape, Dell Publishing Company, New York.
Morris H. D., 1968. Effect of burning on forage production of coastal Bermuda grass at varying levels of fertilization, Agron. J., **60**, 518—521.
Morrison F. B., 1947. Feeds and Feeding (20th ed.), Morrison, Ithaca, New York.
Motomura I., 1932. A statistical treatment of associations (in Japanese), Japanese J. Zool., **44**, 379—383.
Moustafa H. H., Collins E. B., 1968. Molar growth yields of certain lactic acid bacteria as influenced by autolysis, J. Bacteriol., **96**, 117—125.
Mrak E. M. (ed.), 1969. Report of Secretary's Commission on Pesticides and Their Relationship to Environmental Health, Pts. I and II, U. S. Dept. Health Education and Welfare, U. S. Gov. Printing Office Washington, D. C.
Mudd S. (ed.), 1964. The population crisis and the use of world resources, Indiana University Press, Bloomington, Ind.
Mukerjee R., 1945. Social Ecology, Longmans, Green, New York.
Muller C. H., 1966. The role of chemical inhibition (allelopathy) in vegetational composition, Bull. Torrey Bot. Club, **93**, 332—351.
Muller C. H., 1969. Allelopathy as a factor in ecological process, Vegetatio, **18**, 348—357.
Muller C. H., Hanawalt R. B., McPherson J. K., 1968. Allelopathic control of herb growth in the fire cycle of California Chaparral, Bull. Torrey Bot. Club, **95**, 225—231.
Muller C. H., Muller W. H., Haines B. L., 1964. Volatile growth inhibitors produced by aromatic shrubs, Science, **143**, 471—473.
Mumford L., 1967. Quality in the control of quantity. In: Natural Resources, Quality and Quantity (Ciriacy-Wantrup and Parsons, eds.), University of California Press, Berkeley, pp. 7—18.
Murchison C. (ed.), 1935. A Handbook of Social Psychology, Clark University Press, Worcester, Mass.
Murie A., 1944. Dall Sheep, Chapter 3. In: Wolves of Mount McKinley, Natl. Parks Service Fauna No. 5, Washington.
Murphy E. F., 1967. Governing Nature, Quadrangle Books, Chicago.
Murphy G. I., 1964. Notes on the harvest of anchovies, Calif. Coop. Oceanic Fish Invest. Mar. Res. Comm. Mtg, San Pedro Doc. XLIL, 3.
Murphy G. I., 1967. Vital statistics of the Pacific sardine *(Sardinops caerulea)* and the population consequences, Ecology, **48**, 731—736.
Murphy G. I., Isaacs J. D., 1964. Species replacement in marine ecosystems with reference to the California Current, Calif. Coop. Oceanic. Fish Invest. Mar. Res. Comm. Mtg., San Pedro Doc. VII, 1—6.

Murphy R. C., 1936. Oceanic Birds of South America, 2 Vols., Macmillan Company, New York.
Muscatine L., 1961. Symbiosis in marine and freshwater coelenterates. In: The Biology of Hydra and Some Other Coelenterates (H. M. Lenhoff and W. F. Loomis, eds.), University of Miami Press, Miami, pp. 255—268.
Muscatine L., 1967. Glycerol excretion by symbiotic algae from corals and Tridacna and its control by the host, Science, **156**, 516—518.
Muscatine L., Hand C., 1958. Direct evidence for the transfer of materials from symbiotic algae to the tissues of a coelenterate, Proc. Natl. Acad. Sci. (Wash.), **44**, 1259—1263.
Musgrave R. B., Moss D. N., 1961. Photosynthesis under field conditions: I. A portable, closed system for determining net assimilation and respiration of corn, Crop Sci., **1**, 37—41.
Myers J., 1949. The pattern of photosynthesis in Chlorella. In: Photosynthesis in Plants (J. Franck and W. E. Loomis, eds.), Iowa State College Press, Ames., pp. 349—364.
Myers J., 1954. Basic remarks on the use of plants as biological gas exchangers in a closed system, J. Aviation Medicine, **25**, 407—411.
Myers J., 1960. The use of phytosynthesis in a closed ecological system. In: The Physics and Medicine of the Atmosphere and Space, John Wiley and Sons, Inc., New York, pp. 387—396.
Myers J., 1963. Space biology; ecological aspects. Introductory remarks, Amer. Biol. Teacher, **25**, 409—411.
National Academy of Science, 1966. Scientific Aspects of Pest Control, Natl. Acad. Sci. Publ. 1402, Washington, D. C., 470 pp.
National Academy of Science, 1966a. Waste Management and Control, Publ. **1400** (See Spilhaus, ed., 1966).
National Academy of Science, 1969. Report of Committee on Resources and Man. (See Cloud, ed., 1969a.)
National Academy of Science, 1969a. Eutrophication: Causes, Consequences and Correctives, Internat. Symp. Eutrophication, Washington, D. C., 661 pp.
Naylor E., 1965. Effects of heated effluents upon marine and estuarine organisms, Adv. Mar. Biol., **3**, 63—103.
Needham J. G., Needham P. R., 1941. A Guide to the Study of Fresh-water Biology, Comstock, Ithaca, New York.
Neel J. K., 1948. A limnological investigation of the psammon in Douglas Lake, Michigan, with special reference to shoal and shoreline dynamics, Trans. Amer. Micro. Soc., **67**, 1—53.
Neess J. C., 1946. Development and status of pond fertilization in central Europe, Trans. Amer. Fish. Soc., **76**, 335—358.
Nelson D. J., 1967. Microchemical constituents in contemporary and pre-Columbian clam shells. In: Quaternary Paleoecology, Proc. VII Cong. Int. Assoc. Quanternary Research, Vol. 7, pp. 185—204.
Nelson D. J., 1967a. Ecological behavior of radionuclides in the Clinch and Tennessee Rivers. In: Reservoir Fishery Resource Symposium (C. E. Lane, ed.), Amer. Fishery Soc., Washington, D. C., pp. 169—187.
Nelson D. J., Evans F. C. (eds.), 1969. Symposium on Radioecology, Proc. 2nd Natl. Sym., Clearinghouse Fed. Sci. Tech. Into., U. S. Dept. Commerce, Springfield, Va, 774 pp.
Nelson D. J., Scott D. C., 1962. Role of detritus in the productivity of a rock-outcrop community in a Piedmont stream, Limnol. Oceanogr., **7**, 396—413.
Newbigin M. I., 1936. Plant and Animal Geography, Methuen, London, 298 pp.
Newbould P. J., 1963. Production ecology, Sci. Progr., **51**, 93—104.
Newell R., 1965. The role of detritus in the nutrition of two marine deposit feeders, the prosobranch Hydrobia ulvae and the bivalve Macoma balthica, Proc. Zool. Soc. London, **144**, 25—45.
Newsom L. D., 1967. Consequences of insecticide use on nontarget organisms, Ann. Rev. Entomol., **12**, 257—286.
Ney L. F., 1960. Gas exchange by the duckweed family, ONR Contract No. Nonr-2887 (00), Stanford Res. Inst.
Nice M. M., 1941. The role of territory in bird life, Amer. Midl. Nat., **26**, 441—487.
Nicholson A. J., 1933. The balance of animal populations, J. Anim. Ecol., **2**, 132—178.
Nicholson A. J., 1954. An outline of the dynamics of animal populations, Australian J. Zool., **2**, 9—65.
Nicholson A. J., 1957. The self-adjustment of populations to change, Cold Spring Harbor Sym. Quant. Biol., **22**, 153—173.
Nicholson A. J., 1958. Dynamics of insect populations, Ann. Rev. Entomol., **3**, 107—136.
Nicholson H. P., Grzenda A. R., Lauer G. J., Cox W. S., Teasley J. I., 1964. Water pollution by insecticides in an agricultural river basin, 1. Occurrence of insecticides in river and treated municipal water, Limnol. Oceanogr., **9**, 310—316.
Nielsen. (See Overgaard-Neilsen and Steeman-Nielsen.)

Niering W. A., Whittaker R. H., Lowe C. H., 1963. The Saguaro: a population in relation to environment, Science, **142**, 15—23.
Никольский Г. В., 1963. Экология рыб, изд-во «Высшая школа», М.
Nishita H., Larson K. H., 1957. Summary of certain trends in soil-plant relationship studies of the biological availability of fall-out debris, Univ. Calif. Los Angeles, Atomic Energy Project Report No. 401, 1—67.
Nixon S. W., 1969. A synthetic microcosm, Limnol. Oceanogr., **14**, 142—145.
Norman A. G., 1957. Soil-plant relationships and plant nutrition, Amer. J. Bot., **44**, 67—73.
Norman G. G., Fritz N. L., 1965. Infrared photography as an indicator of disease and decline in citrus trees, Proc. Fla. State Horticult. Soc., **78**, 59—63.
Novic A., Szilard L., 1950. Description of the chemostat, Science, **112**, 715—716.
Nutman P. S., 1956. The influence of the legume in root-nodule symbiosis, Biol. Rev., **31**, 109—151.
Nutman P. S., Mosse B. (eds.), 1963. Symbiotic Associations, 13th Sym. for Gen. Microbiol, Cambridge University Press, New York, 356 pp.
Oberlander G. T., 1956. Summer fog precipitation on the San Francisco Peninsula, Ecology, **37**, 851—852.
Odum E. P., 1945. The concept of the biome as applied to the distribution of North American birds, Wilson Bull., **57**, 191—201.
Odum E. P., 1950. Bird populations of the Highlands (North Carolina) Plateau in relation to plant succession and avian invasion, Ecology, **31**, 587—605.
Odum E. P., 1956. Consideration of the total environment in power reactor waste disposal, Proc. Int. Conf. Peaceful Uses Atomic Energy, Geneva, **13**, 350—353.
Odum E. P., 1957. The ecosystem approach in the teaching of ecology illustrated with sample class data, Ecology, **38**, 531—535.
Odum E. P., 1960. Organic production and turnover in oldfield succession, Ecology, **41**, 34—49.
Odum E. P., 1960a. Factors which regulate primary productivity and heterotrophic utilization in the ecosystem. Trans. Seminar Algae and Metropolitan Wastes. Taft Engineering Center, U. S. Public Health Service, Cincinnati, Ohio, pp. 65—71.
Odum E. P., 1961. The role of tidal marshes in estuarine production. The Conservationist (New York State Conservation Dept., Albany), **15 (6)**, 12—15.
Odum E. P., 1961a. Excretion rate of radio-isotopes as indices of metabolic rates: biological half-life of zinc-65 in relation to temperature, food consumption, growth and reproduction in arthropods, Biol. Bull., **121**, 371—372 (abstract).
Odum E. P., 1962. Relationships between structure and function in the ecosystem, Japanese J. Ecol., **12**, 108—118.
Odum E. P., 1963. Ecology. Modern Biology Series, Holt, Rinehart and Winston, New York, 152 pp. (Е. Одум, Экология, изд-во «Просвещение», М.)
Odum E. P., 1963a. Primary and secondary energy flow in relation to ecosystem structure, Proc. XVI Int. Cong. Zool., Washington, D. C., pp. 336—338.
Odum E. P., 1964. The new ecology, BioScience, **14**, 14—16.
Odum E. P., 1965. Feedback between radiation ecology and general ecology, Health Physics, **11**, 1257—1262.
Odum E. P., 1965a. Ecological effects of nuclear war (summary) (G. M. Woodwell, ed.), Brookhaven Nat. Lab., Upton, L. I., New York, pp. 69—72.
Odum E. P., 1966. Regenerative systems: Discussion (A. H. Brown, discussion leader). In: Human Ecology in Space Flight (D. H. Calloway, ed.), The N. Y. Acad. Sci., Interdisciplinary Communications Program, New York, pp. 82—119.
Odum E. P., 1967. Man and the landscape; a review of "Waste Management and Control" (A. Spilhaus, ed.), Natl. Acad. Sci. Publ. 1400, Scientist and Citizen (now Environment), **9**, 91—114.
Odum E. P., 1968. Energy flow in ecosystems: A historical review, Amer. Zool., **8**, 11—18.
Odum E. P., 1968a. A research challenge: Evaluating the productivity of coastal and estuarine water, Proc. 2nd Sea Grant Conf., Grad. School Oceanography, University of Rhode Island, Newport., pp. 63—64.
Odum E. P., 1969. The strategy of ecosystem development, Science, **164**, 262—270.
Odum E. P., 1969a. Air-land-water=an ecological whole, J. Soil and Water Cons., **24**, 4—7.
Odum E. P., 1969b. The attitude lag, BioScience, **19**, 403.
Odum E. P., 1970. Optimum population and environment: A Georgian microcosm. Current History, **58**, 355—359, 365.
Odum E. P., 1970a. The attitude revolution. In: Crisis of Survival, Scott. Foresman and Co., Glenview, Ill., pp. 9—15.
Odum E. P., 1972. Ecosystem theory in relation to man. In: Ecosystems: Structure and Function, 31st Biol. Coll., Oregon State University Press, Corvallis, Ore.
Odum E. P., Burleigh T. D., 1946. Southward invasion in Georgia, **Auk, 63, 388—401.**

Odum E. P., Connell C. E., Davenport L. B., 1962. Population energy flow of three primary consumer components of old-field ecosystems, Ecology, **43**, 88—96.
Odum E. P., Connell C. E., Stoddard H. L., 1961. Flight energy and estimated flight ranges of some migratory birds, Auk, **78**, 515—527.
Odum E. P., de la Cruz A. A., 1963. Detritus as a major component of ecosystems, AIBS Bulletin (now BioScience), **13**, 39—40.
Odum E. P., 1967. Particulate organic detritus in a Georgia salt marsh-estuarine ecosystem. In: Estuaries (G. Lauff, ed.), Amer. Assoc. Adv. Sci. Publ., **83**, 383—388.
Odum E. P., Golley F. B., 1963. Darioactive tracers as an aid to the measurement of energy flow at the population level in nature. In: Radioecology (V. Schultz and A. W. Klement, eds.), Reinhold Publishing Company, New York, pp. 403—410.
Odum E. P., Johnston D. W., 1951. The house wren breeding in Georgia: an analysis of a range extension, Auk, **68**, 357—366.
Odum E. P., Kuenzler E. J., 1963. Experimental isolation of food chains in an oldfield ecosystem with use of phosphorus-32. In: Radioecology (V. Schultz and A. W. Klement, eds.), Reinhold Publishing Company, New York, pp. 113—120.
Odum E. P., Kuenzler E. J., Blunt M. X., 1958. Uptake of ^{32}P and primary productivity in marine benthic algae, Limnol. Oceanogr., **3**, 340—345.
Odum E. P., Marshall S. G., Marples T. G., 1965. The caloric content of migrating birds, Ecology, **46**, 901—904.
Odum E. P., Odum H. T., 1957. Zonation of corals on Japtan Reef, Eniwetok Atoll, Atoll Res. Bull., **52**, 1—3.
Odum E. P., Pontin A. J., 1961. Population density of the underground ant, *Lasius flavus*, as determined by tagging with ^{32}P, Ecology, **42**, 186—188.
Odum E. P., Rogers D. T., Hicks D. L., 1964. Homeostasis of nonfat components of migratory birds, Science, **143**, 1037—1039.
Odum E. P., Smalley A. E., 1959. Comparison of population energy flow of a herbivorous and a deposit-feeding invertebrate in a salt marsh ecosystem, Proc. Natl. Acad. Sci., **45**, 617—622.
Odum H. T., 1956. Primary production in flowing waters, Limnol. Oceanogr., **1**, 102—117.
Odum H. T., 1956a. Efficiencies, size of organisms, and community structure, Ecology, **37**, 592—597.
Odum H. T., 1957. Trophic structure and productivity of Silver Springs, Florida, Ecol. Monogr., **27**, 55—112.
Odum H. T., 1957a. Primary production measurement in eleven Florida springs and a marine turtle-grass community, Limnol. Oceanogr., **2**, 85—97.
Odum H. T., 1960. Analysis of diurnal oxygen curves for the assay of reaeration rates and metabolism in polluted marine bays. In: Waste Disposal in the Marine Environment (E. A. Pearson, ed.), Pergamon Press, New York, pp. 547—555.
Odum H. T., 1960a. Ecological potential and analogie circuits for the ecosystem, Amer. Sci., **48**, 1—8.
Odum H. T., 1960b. Ten classroom sessions in ecology, Amer. Biol. Teacher, **22**, 71—78.
Odum H. T., 1962. Ecological tools their use — Man and the ecosystem. In: Proceedings of the Lockwood Conference on the Suburban Forest and Ecology (P. E. Waggoner and J. D. Ovington, eds.), The Connecticut Agricultural Experiment Station Bulletin, 652, pp. 57—75.
Odum H. T., 1963. Limits of remote ecosystems containing man, Amer. Biol. Teacher, **25**, 429—443.
Odum H. T., 1967. Biological circuits and the marine systems of Texas. In: Pollution and Marine Ecology (T. A. Olson and F. J. Burgess, eds.), John Wiley and Sons, Inc. (Interscience), New York, pp. 99—157.
Odum H. T., 1967a. Energetics of world food production. In: The World Food Problem, A report of the President's Science Advisory Committee. Panel on World Food Supply (I. L. Bennett, Chairman), The White House, Washington, D. C., Vol. 3, pp. 55—94.
Odum H. T., 1968. Work circuits and systems stress. In: Symposium on Primary Productivity and Mineral Cycling in Natural Ecosystems (H. E. Young, ed.), University of Maine Press, Orono, pp. 81—138.
Odum H. T., 1971. Environment, Power and Society, John Wiley and Sons, Inc., New York, 331 pp.
Odum H. T., Beyers R. J., Armstrong N. E., 1963. Consequences of small storage capacity in nannoplankton pertinent to measurement of primary production in tropical waters, J. Mar. Res., **21**, 191—198.
Odum H. T., Cantlon J. E., Kornicker L. S., 1960. An organizational hierarchy postulate for the interpretation of species-individuals distribution, species entropy and ecosystem evolution and the meaning of a species-variety index, Ecology, **41**, 395—399.
Odum H. T., Copeland B. J., McMahan E. A., 1969. Coastal ecological systems of the United States. A report to the Federal Water Pollution Control Administration (mimeographed).

Odum H. T., Hoskin Ch. M., 1957. Metabolism of a laboratory stream microcosm, Publ. Inst. Mar. Sci., Univ. Texas, **4**, 115—133.
Odum H. T., Hoskin C. M., 1958. Comparative studies on the metabolism of marine waters, Publ. Inst. Mar. Sci., Univ. Texas, **5**, 16—46.
Odum H. T., McConnell W. M., Abbott W., 1958. The chlorophyll "A" of communities, Publ. Inst. Mar. Sci., Univ. Texas, **5**, 65—97.
Odum H. T., Pigeon R. F. (eds.), 1970. A tropical rain forest. A study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico, Nat. Tech. Info. Service, Springfield, Va., 1678 pp.
Odum H. T., Odum E. P., 1955. Trophic structure and productivity of a windward coral reef community on Eniwetok Atoll, Ecol. Monogr., **25**, 291—320.
Odum H. T., Pinkerton R. C., 1955. Times speed regulator, the optimum efficiency for maximum output in physical and biological systems, Amer. Sci., **43**, 331—343.
Odum H. T., Siler W. L., Beyers R. J., Armstrong N., 1963. Experiments in engineering marine ecosystems, Publ. Inst. Mar. Sci., Univ., Texas, **9**, 373—404.
Odum H. W., 1936. Southern Regions of the United States, University of North Carolina Press, Chapel Hill, 664 pp.
Odum H. W., 1951. The promise of regionalism. Chapter 15. In: Regionalism in America (Merrill Jensen, ed.), University of Wisconsin Press, Madison.
Odum H. W., 1953. Folk sociology as a subject for the historical study of total human society and the empirical study of group behavior, Social Forces, **31**, 193—223.
Odum H. W., Moore H. E., 1938. American Regionalism, Henry Holt and Co., Inc., New York.
Odum W. E., 1968. The ecological significance of fine particle selection by the striped mullet *Mugil cephalus,* Limnol. Oceanogr., **13**, 92—98.
Odum W. E., 1968a. Mullet grazing on a dinoflagellate bloom, Chesapeake Science, **9**, 202—204.
Odum W. E., 1968b. Pesticide pollution in estuaries. Sea Frontiers (International Oceanographic Foundation, Miami, Fla.), **14**, 234—245.
Odum W. E., 1970. Pathways of energy flow in a south Florida estuary. Dissertation, University of Miami, 180 pp.
Odum W. E., 1970a. Utilization of the direct grazing and plant detritus food chains by the striped mullet *Mugil cephalus.* In: Marine Food Chains (J. H. Steele, ed.), Oliver and Boyd, Edinburgh, pp. 222—240.
Odum W. E., 1970b. Insidious alteration of the estuarine environment, Trans. Amer. Fish. Soc., **99**, 836—847.
Odum W. E., Woodwell C. M., Wurster C. F., 1969. DDT residues absorbed from organic detritus by fiddler crabs, Science, **164**, 576—577.
Ogburn W. F., 1922. Social change with respect to culture and original nature, Huebsch, New York.
Oglesby R. T., 1967. Biological and physiological basis of indicator organisms and communities. In: Pollution and Marine Biology (T. A. Olson and F. J. Burgess, eds.), John Wiley and Sons, Inc. (Interscience), New York, pp. 267—269.
Olson D. P., 1964. The use of aerial photographs in studies of marsh vegetation, Maine Agr. Expt. Sta. Bull., **13**, 62 pp.
Olson J. S., 1958. Rates of succession and soil changes on southern Lake Michigan sand dunes, Bot. Gaz., **119**, 125—170.
Olson J. S., 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems, Edology, **44**, 322—332.
Olson J. S., 1964. Gross and net production of terrestrial vegetation, J. Ecol., **62**, 99—118.
O'Neill R. V., 1967. Niche segregation in seven species of diplopods, Ecology, **48**, 983.
O'Neill R. V., 1968. Population energetics of the millipede, *Narceus americanus,* Ecology, **49**, 803—809.
Oosting H. J., 1942. An ecological analysis of the plant communities of Piedmont, North Carolina, Amer. Midl. Nat., **28**, 1—126.
Oosting H. J., 1956. The Study of Plant Communities (2nd ed.), W. H. Freeman, San Francisco.
Опарин А. И., 1957. Возникновение жизни на Земле, Изд-во АН СССР, М.
Ophel I. L., 1963. The fate of radiostrontium in a freshwater community. In: Radioecology (V. Schultz and W. Klement, eds.), Reinhold Publishing Company, New York, pp. 213—216.
Oppenheimer C. H. (ed.), 1963. Symposium on Marine Microbiology, Charles C Thomas, Springfield, Ill., 769 pp.
Orians G. H., 1969. On the evolution of mating systems in birds and mammals, Amer. Nat., **103**, 589—603.
Oro J., 1963. Studies in experimental cosmochemistry, Ann. N.Y. Acad. Sci., **108**, 464—481.
Osborn F., 1948. Our Plundered Planet, Little, Brown and Co., Boston.
Oswald W. J., Golueke C. G., 1964. Fundamental factors in waste utilization in isolated systems, Dev. Ind. Microbiol., **5**, 196—206.

Overgaard-Nielsen C., 1949. Studies on soil microfauna. II. The soil inhabiting nematodes, Natura Jutlandica, 2, 1—131.
Overgaard-Nielsen C., 1949a. Freeliving nematodes and soil microbiology, Proc. 4th Internat. Cong. Microbiol., Copenhagen, 1947, pp. 283—484.
Overgaard-Nielsen C., 1955. Studies on Enchytraeidae. 2. Field studies, Natura Jutlandica, 4, 5—58.
Overgaard-Nielsen C., 1962. Carbohydrases in soil and litter invertebrates, Oikos, **13**, 200—215.
Overman R. T., Clark H. M., 1960. Radioisotope Techniques, McGraw-Hill Book Co., Inc., New York.
Ovington J. D., 1957. Dry matter production by *Pinus sylvestris,* Ann. Bot. n. s. **21**, 287—314.
Ovington J. D., 1961. Some aspects of energy flow in plantations of Pinus sylvestris, Ann. Bot. n. s. **25**, 12—20.
Ovington J. D., 1962. Quantitative ecology and the woodland ecosystem concept. In: Advances in Ecological Research (Cragg, ed.), Academic Press, New York, Vol. I, pp. 103—192.
Ovington J. D., 1965. Organic production, turnover and mineral cycling in woodlands, Biol. Rev., Cambridge Phil. Soc., **40**, 295—336.
Ovington J. D., Madgwick H. A. I., 1959. Distribution of organic matter and plant nutrients in a plantation of Scots Pine, Forest Sci., **5**, 344—355.
Packard Ch., 1935. The relation between age and radiosensitivity of *Drosophila* eggs, Radiology, **25**, 223—230.
Packard Ch., 1945. Roentgen radiations in biological research, Radiology, **45**, 522—533.
Paddock W. C., 1970. How green the green revolution, BioScience, **20**, 897—902.
Paddock W., Paddock P., 1967. Famine 1975! America's Decision: Who Will Survive, Little, Brown and Co., Boston, 286 pp.
Paine R. T., 1966. Food web diversity and species diversity, Amer. Nat., **100**, 65—75.
Palmgren P., 1949. Some remarks on the short-term fluctuations in the numbers of northern birds and mammals, Oikos, **1**, 114—121.
Palumbo R. F., 1961. The difference in uptake of radioisotopes by marine and terrestrial organisms. In: Recent Advances in Botany, University of Toronto Press, Toronto, pp. 1367—1372.
Paris O. H., Pitelka F. A., 1962. Population characteristics of the terrestrial isopod *Armedillidium vulgare* in California grassland, Ecology, **43**, 229—248.
Parizek R. R., Kardos L. T., Sopper W. E., Myers E. A., Davis D. E., Farrell M. A., Nesbitt J. B., 1967. Waste water renovation and conservation. Penn. State Univ. Studies No. 23, Pennsylvania State University, University Park, 71 pp.
Park K., Hood D. W., Odum H. T., 1958. Diurnal pH variation in Texas bays, and its application to primary production estimation, Publ. Inst. Mar. Sci., Univ. Texas, **5**, 47—62.
Park R. E., Burgess E. W., McKenzie R. D., 1925. The City, University of Chicago Press, Chicago.
Park T., 1934. Studies in population physiology: effect of conditioned flour upon the productivity and population decline of *Tribolium confusum,* J. Exp. Zool., **68**, 167—182.
Park T., 1939. Analytical population studies in relation to general ecology, Amer. Midl. Nat., **21**, 235—255. (See also Quart. Rev. Biol., **16**, 274—293; 440—461, 1941.)
Park T., 1948. Experimental studies of interspecific competition, I. Competition between populations of flour beetles *Tribolium confusum* Duval and *T. castaneum* Herbst, Physiol. Zool., **18**, 265—308.
Park T., 1954. Experimental studies of interspecific competition, II. Temperature, humidity and competition in two species of *Tribolium,* Physiol. Zool., **27**, 177—238.
Park T., 1957. Experimental studies of interspecific competition, III. Relation of initial species proportion to competitive outcome in populations of *Tribolium,* Physiol. Zool., **30**, 22—40.
Park T., 1962. Beetles, competition and populations, Science, **138**, 1360—1375.
Parker D. C., Wolff M. F., 1965. Remote sensing, Internat. Sci. and Technol., July, **43**, 20—31; 73.
Parker F. L., 1968. Radioactive wastes from fusion, reactors, Science, **159**, 83—84.
Parker J. R., 1930. Some effects of temperature and moisture upon *Melanoplus mexicanus* and *Camnula pellucida* Scudder (Orthoptera), Bull. Univ. Mont. Agr. Exp. Sta., **223**, 1—132.
Parsons T. R., Strickland J. D. H., 1962. On the production of particulate organic carbon by heterotrophic processes in sea water, Deep-Sea Res., **8**, 211—222.
Patrick R., 1949. A proposed biological measure of stream conditions based on a survey of the Conestoga Basin, Lancaster County, Pennsylvania, Proc. Acad. Nat. Sci. Phila., **101**, 277—341.

Patrick R., 1953. Aquatic organisms as an aid in solving waste disposal problems, Sewage Industr. Wastes, **25**, 210—214.
Patrick R., 1954. Diatoms as an indication of river change, Proc. 9th Undustr. Waste Conf., Purdue Univ. Enging. Extn. Ser., **87**, 325—330.
Patrick R., 1957. Diatoms as indicators of changes in environmental conditions, Trans. Sem. on Biol. Prob. Water Poll R. A. Taft San. Engr. Center, Cinn., Ohio, pp. 71—83.
Patrick R., 1967. Diaton communities in estuaries. In: Estuaries (G. H. Lauff, ed.), Amer. Assoc. Adv. Sci. Publ. No. 83, Washington, D. C., pp. 311—315.
Patten B. C., 1961. Preliminary method for estimating stability in plankton, Science, **134**, 1010—1011.
Patten B. C., 1961a. Negentropy flow in communities of plankton, Limnol. Oceanogr., **6**, 26—30.
Patten B. C., 1962. Species diversity in net plankton of Raritan Bay, J. Mar. Res., **20**, 57—75.
Patten B. C., 1963. Plankton: Optimum diversity structure of a summer community, Science, **140**, 894—898.
Patten B. C., 1963a. Information processing behavior of a natural plankton community, Amer. Biol. Tech., **25**, 489—501.
Patten B. C., 1965. Community organization and energy relationships in plankton. Oak Ridge Nat. Lab. Rep. ORNL-3634, Oak Ridge, Tenn.
Patten B. C., 1966. Systems ecology; a course sequence in mathematical ecology, BioScience, **16**, 593—598.
Patten B. C., 1968. Mathematical models of plankton production. Int. Rev. ges. Hydrobiol., **53**, 357—408.
Patten B. C. (ed.), 1971. Systems Analysis and Simulation in Ecology, Academic Press, New York.
Patten B. C., Witkamp M., 1967. Systems analysis of ^{134}Cesium kinetics in terrestrial microcosms, Ecology, **48**, 813—824.
Patton S., Chandler P. T., Kalan E. B., Loeblich F. G., Benson A. A., 1967. Food value of red tide *(Gonyaulax polyedra)*, Science, **158**, 789—790.
Payne W. J., 1970. Energy yields and growth of heterotrophs, Ann. Rev. Microbiol., **24**, 17—51.
Payne W. J., Wiebe W. J., Christian R. R., 1970. Assays for biodegradability essential to unrestricted usage of organic compounds, BioScience, **20**, 862—865.
Peakall D. B., 1967. Pesticide-induced enzyme breakdown of steroids in birds, Nature, **216**, 505—506.
Payne W. J., 1970. Pesticide and the reproduction of birds, Scient. Amer., **222** (4), 73—78.
Pearl R., 1927. The growth of populations, Quart. Rev. Biol., **2**, 532—548.
Pearl R., 1930. The Biology of Population Growth, A. A. Knopf, Inc., New York.
Pearl R., Parker S. L., 1921. Experimental studies on the duration of life: Introductory discussion of the duration of life in *Drosophila*, Amer. Nat., **55**, 481—509.
Pearl R., Reed L. J., 1920. On the rate of growth of the population of the United States since 1790 and its mathematical repressentation, Proc. Natl. Acad. Sci. (Wash.), **6**, 275—288.
Pearse A. S., 1939. Animal Ecology (2nd ed.), McGraw-Hill Book Co., Inc., New York.
Pearse A. S., Humm H. J., Wharton G. W., 1942. Ecology of sand beaches at Beaufort, N. C. Ecol. Monogr., **12**, 136—190.
Pearson O. P., 1960. The oxygen consumption and bioenergetics of harvest mice, Physiol., Zool., **33**, 152—160.
Pendleton R. C., 1956. Labeling animals with radioisotopes, Ecology, **37**, 686—689.
Pendleton R. C., Grundmann A. W., 1954. Use of ^{32}P in tracing some insect-plant relationships of the thistle, *Cirsium undulatum*, Ecology, **35**, 187—191.
Penfound W. T., 1956. Primary production of vascular aquatic plants, Limnol. Oceanogr., **1**, 92—101.
Penman H. L., 1956. Weather and water in the growth of grass. In: The Growth of Leaves. (See Mikhrope, 1956.)
Pennak R. W., 1939. The microscopic fauna of the sandy beaches, Publ. Amer. Assoc. Adv. Sc., **10**, 94—106.
Pennak R. W., 1953. Fresh-water Invertebrates of the United States, Ronald Press, New York.
Pennak R. W., 1955. Comparative limnology of eight Colorado mountain lakes, Univ. of Colorado Studies. Ser. Biol., **2**, 1—74.
Petersen C. G. J., 1914; 1915; 1918. The animal associations of the sea-bottom in the North Atlantic. Kobenhavn Ber. Biol. Sta., **22**, 89—98; **23**, 1—28; **26**, 1—62.
Peterson E. T., 1952. Insoak is the answer, Land, **11**, 83—88.
Peterson M., 1970. The space available, Environment, **12**, 2—9.

Peterson R. M., Cochrane G. R., Simonett D. S., 1969. A multi-sensor study of plant communities at Horsefly Mountain, Oregon. In: Remote Sensing in Ecology (P. L. Johnson, ed.), University of Georgia Press, Athens, pp. 63—85.
Petrides G. A., 1950. The determination of sex and age ratios in fur animals, Amer. Midl. Nat., 43, 355—382.
Petrides G. A., 1956. Big game densities and range carrying capacity in East Africa, N. A. Wildl. Conf. Trans., 21, 525—537.
Petrides G. A., 1961. Review of Introduction à L'Ecologie des Ongules de Parc National Albert by François Burlière and Jacques Versdruren, J. Wildl. Mgt., 25, 217—218.
Petrusewicz K. (ed.), 1967. Secondary productivity of terrestrial ecosystems. Inst. Ecol. Polish Acad. Sci. Int. Biol. Program (Warsaw), Vol. I, 367 pp.; Vol. II, 879 pp.
Pfennig N., 1967. Photosynthetic bacteria, Ann. Rev. Microbiol., 21, 285—324.
Philip J. P., 1955. Note on the mathematical theory of animal population dynamics and a recent fallacy, Australian J. Zool., 3, 287—294.
Phillips E. A., 1959. Methods of Vegetation Study, Holt, Rinehart and Winston, Inc., New York.
Phillipson J. (ed.), 1970. Methods of study in soil ecology, UNESCO, Paris, 303 pp.
Pianka E. R., 1967. Lizard species diversity, Ecology, 48, 333—351.
Picozzi N., 1968. Grouse bags in relation to the management and geology of heather moors, J. Appl. Ecol., 5, 483—488.
Pielou E. C., 1960. A single mechanism to account for regular, random and aggregated populations, J. Ecol., 48, 575—584.
Pielou E. C., 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections, J. Theoret. Biol., 13, 131—144.
Pielou E. C., 1966a. Species-diversity and pattern-diversity in the study of ecological succession, J. Theoret. Biol., 10, 370—383.
Pielou E. C., 1966b. Shannon's formula as a measure of specific diversity: its use and disuse, Amer. Nat., **100**, 463—465.
Pielou E. C., 1969. An Introduction to Mathematical Ecology, John Wiley and Sons, Inc. (Interscience), New York, 286 pp.
Pimentel D., 1961. Animal population regulation by the genetic feedback mechanism, Amer. Nat., 95, 65—79.
Pimentel D., 1961a. An ecological approach to the insecticide problem, J. Econ. Entomol., 54, 108—114.
Pimentel D., 1961b. Competition and the species-per-genus structure of communities, Ann. Entomol. Soc. Amer., 54, 323—333.
Pimentel D., 1961c. Species diversity and insect population outbreaks, Ann. Entomol. Soc. Amer., 54, 76—86.
Pimentel D., 1968. Population regulation and genetic feedback, Science, 159, 1432—1437.
Pimentel D., Stone F. A., 1968. Evolution and population ecology of parasite-host systems, Canad. Entomol., 100, 655—662.
Pirt S. J., 1957. The oxygen requirement of growing cultures of an *Aerobacter* species determined by means of the continuous culture technique, J. Gen. Microbiol., 16, 59—75.
Pitelka F. A., 1941. Distribution of birds in relation to major biotic communities, Amer. Midl. Nat., 25, 113—137.
Pitelka F. A., 1951. Ecologic overlap and interspecific strife in breeding populations of Anna and Allen Hummingbirds, Ecology, 32, 641—661.
Pitelka F. A., Tomich P. Q., Treichel G. W., 1955. Ecological relations of jaegers and owls as lemming predators near Barrow, Alaska, Ecol. Monogr., 25, 85—117.
Pittendrigh C. S., 1961. Temporal organization in living systems, Harvey Lecture Series, 56, 93—125, Academic Press, New York.
Pittendrigh C. S., Vishniac W., Pearman J. P. T., 1966. Biology and the exploration of Mars, Natl. Acad. Sci. (Wash.), publ. No. 1296, 516 pp.
Plass G. N., 1955. The carbon dioxide theory of climate change, Tellus, 8, 140—154.
Plass G. N., 1959. Carbon dioxide and climate, Scient. Amer., **20 (1)**, 41—47.
Platt R. B., 1957. Field installation for automatic recording of microenvironmental gradients, Trans. Amer. Geo. Union, 38, 160—170.
Platt R. B., 1965. Ionizing radiation and homeostasis of ecosystems. In: Ecological Effects of Nuclear War (Woodwell, ed.), Brookhaven National Laboratory, Publ. No. 917, pp. 39—60.
Platt R. B., Criffiths J., 1964. Environmental Measurement and Interpretation, Reinhold Publishing Company, New York, 235 pp.
Polcyn F., Spansail N., Malida W., 1969. How multispectral sensing can help the ecologist. In: Remote Sensing in Ecology (Johnson P. L., ed.), University of Georgia Press, Athens, pp. 194—218.
Поликарпов Г. Г., 1964. Радиоэкология морских организмов, Атомиздат, М.
Polunin N., 1960. Introduction to Plant Geography, McGraw-Hill Book Co., Inc., New York, 640 pp.

Pomeroy L. R., 1959. Algal productivity in Georgia salt marshes, Limnol. Oceanogr., **4**, 386—397.
Pomeroy L. R., 1960. Residence time of dissolved phosphate in natural waters, Science, **131**, 1731—1732.
Pomeroy L. R., 1970. The strategy of mineral cycling, Ann. Rev. Ecol. and Systematics, **1**, 171—190.
Pomeroy L. R., Johannes R. E., 1966. Total plankton respiration, Deep-Sea Res., **13**, 971—973.
Pomeroy L. R., 1968. Respiration of ultraplankton in the upper 500 meters of the ocean, Deep-Sea Res., **15**, 381—391.
Pomeroy L. R., Johannes R. E., Odum E. P., Roffman B., 1969. The phosphorus and zinc cycles and productivity of a salt marsh. In: Proc. 2nd Sym. on Radioecology (D. J. Nelson and F. C. Evans, eds.), Clearinghouse Fed. Sci. Tech. Info., Springfield, Va., pp. 412—419.
Pomeroy L. R., Kuenzler E. J., 1969. Phosphorus turnover by coral reef animals. In: Proc. 2nd Sym. on Radioecol. (D. J. Nelson and F. C. Evans, eds.), U. S. Atomic Energy Commission, TID 4500, pp. 474—482.
Pomeroy L. R., Odum E. P., Johannes R. E., Roffman B., 1966. Flux of ^{32}P and ^{65}Zn through a salt marsh ecosystem. Proceedings of the Symposium on the Dispersal of Radioactive Wastes into Seas, Oceans and Surface Waters, Vienna, pp. 177—188.
Pomeroy L. R., Mathews H. M., Min H. S., 1963. Excretion of phosphate and soluble organic phosphorus compounds by zooplankton, Limnol Oceanogr., **8**, 50—55.
Pomeroy L. R., Smith E. E.,iGrant C. M., 1965. The exchange of phosphate between estuarine water and sediment, Limnol. Oceanogr., **10**, 167—172.
Postgate J. R., Hunter J. R., 1963. The survival of starved bacteria, J. *Appl.* Bacteriol, **26**, 295—306.
Poulson T. L., White W. B., 1969. The cave environment, Science, **165**, 971—980.
Pound C. E., Egler F. E., 1966. Vegetation management (right of way). In: McGraw-Hill Encyclopedia of Science, Vol. 14, pp. 287—288.
President's Science Advisory Committee, The White House, Environmental Pollution Panel, 1965. Restoring Quality of Our Environment (Tukye, ed.), U. S. Government Printing Office, Washington, D. C., 317 pp.
President's Science Advisory Committee, The White House, Environmental Pollution Panel, 1966. Effective Use of the Sea, U. S. Government Printing Office, Washington, D. C, 144 pp.
President's Science Advisory Committee, The White House, Environmental Pollution Panel, 1967. The World Food Problem, 3 vols, U. S. Government Printing Office, Washington, D. C.
Preston F. W., 1948. The commonness and rarity of species, Ecology, **29**, 254—283.
Pritchard D. W., 1952. Estuarine hydrography, Adv. Geophys., **1**, 243—280
Pritchard D. W., 1955. Estuarine circulation patterns, Proc. Amer. Soc. Civil Engrs., **81**, 717.
Pritchard D. W., 1967. What is an estuary: physical viewpoint. In: Estuaries (G. H. Lauff, ed.), Amer. Assoc. Adv. Sci. Publ. No. 83, Washington, D. C., pp. 3—5.
Pritchard D. W., 1967a. Observations of circulation in coastal plain estuaries. In: Estuaries (G. H. Lauff, ed.), Amer. Assoc. Adv. Sci. Publ. No. 83, Washington, D. C., pp. 37—44.
Proctor V. W., 1957. Studies of algal antibiosis using *Hematococcus* and *Chlamydomonas*, Limnol. Oceanorg., **2**, 125—139.
Prosser C. L. (ed.), 1967. Molecular mechanisms of temperature adaptation, Amer. Assoc Adv. Sci., Washington, D. C.
Provasoli L., 1958. Nutrition and ecology of protozoa and algae, Ann. Rev. Microbiol., **12**, 279—308.
Provasoli L., 1963. Organic regulation of phytoplantkon fertility. In: The Sea (M. N. Hill, ed.), John Wiley and Sons, Inc. (Interscience), New York, Vol. 2, pp. 165—219.
Pye K., 1969. Indigenous rhythms in yeast, Canad. J. Bot., **47**, 271.
Quinn J. A., 1950. Human Ecology Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs, N. J.
Quinn L. Y., 1968. Immunological Concepts, Iowa State University Press, Ames, 260 pp.
Rabinowitch E. I., 1951. Photosynthesis and Related Processes, Vol. II (I), 603—1208, John Wiley and Sons, Inc. (Interscience), New York.
Rabinowitch E., Govindjee, 1969. Photosynthesis, John Wiley and Sons, Inc., New York.
Rafter T. A., Fergusson G. J., 1957. Ahe atom bomb effect: recent increase in the C^{14} content of the atmosphere, biosphere, and surface waters of the ocean, New Zealand J. Sci. Tech., **38**, 871—883.
Ragotzkie R. A., 1960. Marine marsh. In: McGraw-Hill Encyclopedia of Science and Technology, pp. 217—218.
Ragotzkie R. A., Bryson R. A., 1955. Hydrology of the Duplin River, Sapelo Island. Georgia, Bull. Mar. Sci. Gulf and Carib., **5**, 297—314.
Ragotzkie R. A., Pomeroy L. R., 1957. Life history of a dinoflagellate bloom, Limnol. Oceanogr., **2**, 62—69.

Rasmussen D. I., 1941. Biotic communities of Kaibab Plateau, Arizona. Ecol. Monogr., **11**, 229—275.
Raunkaier C., 1934. The Life Form of Plants and Statistical Plant Geography, Clarendon Press, Oxford.
Ravera O., 1969. Seasonal variation of the biomass and biocoenotic structure of plankton of the Bay of Ispra (Lago Maggiore), Verh. int. Ver. Limnol., **17**, 237—254.
Rawson D. S., 1952. Mean depth and the fish production of large lakes, Ecology, **33**, 513—521.
Rawson D. S., 1956. Algal indicators of trophic lake types, Limnol. Oceanogr., **1**, 18—25.
Raymont J. E. G., 1966. The production of marine plankton. In: Advances in Ecological Research (J. B. Cragg, ed.), Academic Press, New York, Vol. 3, pp. 117—205.
Redfield A. C., 1958. The biological control of chemical factors in the environment, Amer. Sci., **46**, 205—221.
Reichle D. (ed.), 1970. Analysis of Temperate Forest Ecosystems, Springer-Verlag, Heidelberg, Berlin, 304 pp.
Reichle D., Crossley D. A., 1965. Radiocesium dispersion in a cryptozoan food web, Health Physics, **11**, 1375—1384.
Reifsnyder W. E., Lull H. W., 1965. Radiant energy in relation to forests. Tech. Bull. No. 1344, U. S. Dept. Agriculture, Forest Service, 111 pp.
Remple R. C., Parker A. K., 1965. An information note on an airborne laser terrain profiler and microrelief studies. In: Proc. 3rd Sym. Remote Sensing Environment, University of Michigan, pp. 321—337.
Repaske R., 1962. Nutritional requirements for *Hydrogenomonas eutropha*, J. Bact., **83**, 418—433.
Repaske R., 1966. Characteristics of hydrogen bacteria, Biotech. and Bioeng., **8**, 217—235.
Revelle R. (ed.), 1965. Atmospheric carbon dioxide. In: Restoring the Quality of Our Environment, Rept. Pres. Sci. Adv. Com., The White House, pp. 111—133.
Revelle R. (ed.), 1966. Population and food supplies: the edge of the knife. In: Prospects of the World Food Supply: A Symposium Nat. Acad. Sci. (Wash.), pp. 24—47.
Revelle R., Suess H. E., Hans E., 1956. Carbon dioxide exchange between atmosphere and ocean and the question of an increase of atmospheric CO_2 during past decades, Tellus, **9**, 118—127.
Rhodda M., 1967. Noise and Society, Oliver and Boyd, London, 113 pp.
Rice E. L., Kelting R. W., 1955. The species-area curve, Ecology, **36**, 7—11.
Rice E. L., Penfound W. T., 1954. Plant succession and yield of living plant material in a plowed prairie in central Oklahoma, Ecology, **35**, 176—180.
Rice T. R., 1954. Biotic influences affecting population growth of planktonic algae. Fishery Bull. (U. S. Fish and Wildlife Service), **87**, 227—245.
Richards F. A., Thompson T. G., 1952. The estimation and characterization by pigment analysis, II. A spectrophotometric method for the estimation of plankton pigments, J. Mar. Res., **11**, 156—172.
Richards P. W., 1952. The Tropical Rain Forest, Cambridge University Press, New York.
Ricker W. E., 1946. Production and utilization of fish populations, Ecol. Monogr., **16**, 373—391.
Ricker W. E., 1954. Stock and recruitment, J. Fish Res. Bd. Canada, **11**, 559—622.
Ricker W. E., 1954a. Effects of compensatory mortality upon population abundance, J. Wildl. Mgt., **18**, 45—51.
Ricker W. E., 1958. Handbook of computation for biological statistics of fish populations, Fish. Res. Bd. Canad. Bull., **119**, 1—300.
Ricker W. E., 1962. Regulation of the abundance of pink salmon populations. In: Symposium on Pink Salmon (N. J. Wilimovsky, ed.), University of British Columbia, Vancouver.
Ricker W. E., 1969. Food from the sea. In: Resources and Man (P. Cloud, ed.), W. H. Freeman and Co., San Francisco, pp. 87—108.
Ricker W. E., Forester R. E., 1948. Computation of fish production, Bull. Bingham Oceanogr. Coll., **11**, 173—211.
Rienow R., Rienow L. T., 1967. Moment in the Sun. A Report on the Deteriorating Quality of the American Environment, Dial Press, New York, 286 pp.
Rigler F. H., 1961. The uptake and release of inorganic phosphorus by *Daphnia magna* Straus, Limnol. Oceanogr., **6**, 165—174.
Rigler R. L., 1956. A tracer study of phosphorus cycle in lake water, Ecology, **37**, 550—556.
Riley D., Young A., 1966. World Vegetation, Cambridge University Press, New York, 96 pp.
Riley G. A., 1939. Plankton studies: the western North Atlantic, May — June, 1939, J. Mar. Res., **2**, 145—162.
Riley G. A., 1941. Plankton studies: Long Island Sound, Bull. Bingham Oceanogr. Coll., **7**, 1—89.

Riley G. A., 1943. Physiological aspects of spring diatom flowering, Bull. Bingham Oceanogr. Coll., 8, 1—53.
Riley G. A., 1944. The carbon metabolism and photosynthetic efficiency of the earth, Amer. Sci., 32, 132—134.
Riley G. A., 1952. Phytoplankton of Block Island Sound, 1949, Bull. Bingham oceanogr. Coll., 13, 40—64.
Riley G. A., 1952a. Biological Oceanography. In: Survey of Biological Progress, 2, 79—104, Academic Press, New York.
Riley G. A., 1956. Oceanography of Long Island Sound, 1952—1954. IX. Production and utilization of organic matter, Bull. Bingham Oceanogr. Coll., 15, 324—344.
Riley G. A., 1963. Organic aggregates in sea water and the dynamics of their formation and utilization, Limnol. Oceanogr., 8, 372—381.
Riley G. A., 1967. Mathematical model of nutrient conditions in coastal waters, Bull. Bingham Oceanogr. Coll., 19, 72—80.
Riley G. A., Strommel H., Bumpus D. F., 1949. Quantitative ecology of the plankton of the western Atlantic, Bull. Bingham Oceanogr. Coll., 12, 1—169.
Rinker J. N., Evans S., Robin G. de Q., 1966. Radio ice-sounding techniques. In: Proc. 4th Sym. Remote Sensing of Environment University of Michigan Press, Ann. Arbor., pp. 793—800.
Ripper W. E., 1956. Effect of pesticides on the balance of arthropod populations, Ann. Rev. Entomol., 1, 403—438.
Rittenberg S. C., 1963. Marine bacteriology and the problem of mineralization. In: Symposium on Marine Microbiology (C. H. Oppenheimer, ed.), Charles C Thomas, Springfield, Ill., pp. 48—60.
Robinette G. O., 1969. The functional spectrum of plants — sound control, Grounds Maintenance, 4, 42—43.
Robertson J. S., 1957. Theory and use of tracers in determining transfer rates in biological systems, Physiol. Rev., 37, 133—154.
Rodhe W., 1955. Can plankton production proceed during winter darkness in subarctic lakes? Proc. Internat. Assoc. Theor. Appl. Limnol., 12, 117—122.
Rohrman F. A., Steyerwand B. G., Ludwig S. H., 1967. Industrial emissions of carbon dioxide in the U. S.; a projection, Science, 156, 931—932.
Romney E. M., Neel J. W., Nishita H., Olafson J. H., Larson K. H., 1957. Plant uptake of Sr90, Y91, Ru106, Cs137 and Ce144 from soils, Soil Sci., 83, 369—376.
Root R. B., 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher, Ecol. Monogr., 37, 317—350.
Root R. B., 1969. The behavior and reproductive success of the blue-gray gnatcatcher, Condor, 71, 16—31.
Rosenfeld A., 1965. Automatic imagery interpretation, Photogr. Engr., 31, 240—242.
Rosenzweig M. L., 1968. Net primary production of terrestrial communities; prediction from climatological data, Amer. Nat., 102, 67—74.
Ross H. H., 1957. Principles of natural coexistence indicated by leafhopper populations, Evolution, 11, 113—129.
Rounsefell G. A., 1946. Fish production in lakes as a guide for estimating production in proposed reservoirs, Copeia, 1946, 29—40.
Rounsefell G. A., 1953. Fishery Science — Its Methods and Applications, John Wiley and Sons, Inc., New York.
Rovira A. D., 1965. Interaction between plant roots and soil microorganisms, Ann. Rev. Microbiol., 19, 241—266.
Rübel E., 1935. The replaceability of ecological factors and the law of the minimum, Ecology, 16, 336—341.
Rudd R. I., 1964. Pesticides and the Living Landscape, University of Wisconsin Press, Madison, 320 pp.
Russell E. J., 1957. The World of the Soil. The New Naturalist: A Survey of British Natural History, William Collins Sons and Co., London.
Russell E. W., 1961. Soil Conditions and Plant Growth (9th ed.), Longmans, London.
Russell R. S., 1965. Interception and retention of airborne material on plants, Health Physics, 11, 1305—1315.
Ruttner F., 1963. Fundamentals of Limnology (3rd ed.) (Translated by Frey and Fry), University of Toronto Press, Toronto, 295 pp.
Ryther J. H., 1954. The ecology of phytoplankton blooms in Moriches Bay and Great South Bay, Long Island, New York, Biol. Bull., 106, 198—209.
Ryther J. H., 1955. Ecology of autotrophic marine dinoflagellates with reference to red water conditions. In: The Luminescence of Biological Systems (F. H. Johnson, ed.), Amer. Assoc. Adv. Sci., Washington, D. C., pp. 387—414.
Ryther J. H., 1956. Photosynthesis in the ocean as a function of light intensity, Limnol. Oceanogr., 1, 61—70.
Ryther J. H., 1969. Photosynthesis and fosh production in the sea, Science, 166, 72—76.
Ryther J. H., Yentsch C. S., 1957. The estimation of phytoplankton production in the ocean from chlorophyll and light data, Limnol. Oceanogr., 2, 281—286.

Saarinen E., 1943. The City: Its Growth, Its Decay, Its Future, M. I. T. Press, Cambridge, Mass., 380 pp.
Salisbury F. B., 1963. The Flowering Process, Pergamon Press, Oxford.
Sampson A. W., 1952. Range Management, Principles and Practices, John Wiley and Sons, Inc., New York.
Sanders H. L., 1960. Benthic studies in Buzzards Bay. III. The structure of the soft bottom community, Limnol. Oceanogr., **5**, 138—153.
Sanders H. L., 1968. Marine benthic diversity: a comparative study, Amer. Nat., **102**, 243—282.
Sanders H. L., Hessler R. R, 1969. Ecology of the deep-sea benthos, Science, **163**, 1419—1424.
Sanderson I. T., 1945, Living Treasure, Viking, New York.
San Pietro A., Greer F. A., Army T. J. (eds.), 1967. Harvesting the Sun, Academic Press, New York, 342 pp.
Sargent F., 1967. A dangerous game: taming the weather, Bull. Amer. Meteor. Soc., **48**, 452—458.
Sargent M. C., Austin T. S., 1949. Organic productivity of an atoll, Amer. Geophys. Union Trans, **30**, 245—249.
Sauer C. O., 1950. Grassland, climax, fire and man, J. Range Mgt., **3**, 16—21.
Sauer C. O., 1966. The Early Spanish Main, University of California Press, Berkeley, 306 pp.
Saunders G. W., 1957. Interrelations of dissolved organic matter and phytoplankton, Bot. Rev., **23**, 389—409.
Saunders J. F. (ed.), 1968. Bioregenerative Systems, NASA, SP-165, Supt. Doc., U. S. Printing Office, Washington, 153 pp.
Savage J. M., 1969. Evolution (2nd ed.), Holt, Rinehart and Winston, New York, 160 pp.
Sax K., 1955. Standing Room Only, Beacon Press, Boston, 206 pp.
Schaefer M. B., 1965. The potential harvest of the sea, Trans. Amer. Fish Soc., **94**, 123—128.
Schaller F., 1968. Soil Animals, University of Michigan Press, Ann. Arbor., 144 pp.
Schelske C. L., Odum E. P., 1961. Mechanisms maintaining high productivity in Georgia estuaries, Proc. Gulf and Carib. Fish. Inst., **14**, 75—80.
Schlegel H. G. (ed.), 1965. Anreicherungskultur und Mutantenauslese, Abl. Bakt. Abt., I Suppl., Vol. I.
Schmid C. F., 1950. Generalizations concerning the ecology of the American City, Amer. Soc. Rev., **40**, 264—281.
Schmidt-Nielsen B., Schmidt-Nielsen K., 1949. The water economy of desert mammals, Sci. Mon., **69**, 180—185.
Schmidt-Nielsen B., Schmidt-Nielsen K., 1952. Water metabolism of desert mammals, Physiol., Rev., **32**, 135—166.
Schmidt-Nielsen K., 1964. Desert Animals, Physiological Problems of Heat and Water, Oxford University Press, London, 270 pp.
Schneider W. J., 1968. Color photographs for water resources studies, Photogr. Engr., **34**, 257—262.
Schrodinger E., 1944. What Is Life? The Physical Aspects of the Living Cell, Cambridge University Press, Cambridge, England, 91 pp.
Schnell J. H., 1968. The limiting effects of natural predation on experimental cotton rat populations.
Schultz A. M., 1964. The nutrient-recovery hypothesis for arctic microtine cycles. II. Ecosystem variables in relation to arctic microtine cycles. In: Grazing in Terrestrial and Marine Environments (D. J. Crisp, ed.), Blackwell, Oxford, pp. 57—68.
Schultz A. M., 1967. The ecosystem as a conceptual tool in the management of natural resources. In: Natural Resources: Quality and Quantity (Ciriancy-Wantrup and J. J. Parsons, eds.), University of California Press, Berkeley, pp. 139—161.
Schultz A. M., 1969. A study of an ecosystem: the arctic tundra. In: The Ecosystem Concept in Natural Resource Management (G. Van Dyne, ed.), Academic Press, New York, pp. 77—93.
Schultz A. M., 1971. Ecosystems and Environments. Canfield Press (Harper and Row), San Francisco.
Schultz V., Klement A. W. (eds.), 1963. Radioecology, Proc. 1st Nat. Symposium, Reinhold Publishing Company, New York, 746 pp.
Scott J. P. (ed.), 1956. Allee memorial number. Series of papers on social organization in animal, Ecology, **37**, 211—273.
Scott J. P. (ed.), 1958. Animal Behavior, University of Chicago Press, Chicago.
Searle N. E., 1965. Physiology of flowering, Ann. Rev. Plant Physiol., **16**, 97—118.
Searle S. R., 1966. Matrix algebra for the biological sciences, John Wiley and Sons, Inc., New York, 296 pp.
Sears M. (ed.), 1964. Progress in Oceanography, 2 Vols., Macmillan Company, New York.

Sears P. B., 1935. Deserts on the March, University of Oklahoma Press, Norman.
Sears P., 1957. The Ecology of Man, Condon Lectures, University of Oregon Press, 61 pp.
Selye H., 1955. Stress and Disease, Science, **122**, 625—631.
Seymour A. H., 1959. The distribution of radioisotopes among marine organisms in the western Pacific, Publ. della Stazione Zool. Napoli, **31** (suppl.), 25—33.
Shannon C. E., Weaver W., 1963. The mathematical theory of communication, University of Illinois Press, Urbana, 117 pp.
Shantz H. L., 1911. Natural vegetation as an indicator of the capa-bilities of land for crop production in the great plains area U. S. Dept. Agr., Bureau of Plant Industry, Bull., 201.
Shantz H. L, 1917. Plant succession on abandoned roads in eastern Colorado, J. Ecol., **5**, 19—42.
Shantz H. L., 1942. The desert vegetation of North America, Bot. Rev, **8**, 195—246.
Shelford V. E., 1911. Physiological animal geography, J. Morphol., **22**, 551—618.
Shelford V. E., 1911a. Ecological succession: stream fishes and the method of physiographic analysis, Biol. Bull., **21**, 9—34.
Shelford V. E., 1911b. Ecological succession: pond fishes, Biol. Bull., **21**, 127—151.
Shelford V. E., 1913. Animal Communities in Temperate America, University of Chicago Press, Chicago.
Shelford V. E., 1919. Nature's mobilization, Nat. Hist., **19**, 205—210.
Shelford V. E., 1929. Laboratory and Field Ecology, Williams and Wilkins Co., Baltimore.
Shelford V. E., 1943. The abundance of the collared lemming in the Churchill area, 1929—1940, Ecology, **24**, 472—484.
Shelford V. E., 1951. Fluctuations of forest animal populations in east central Illinois, Ecol. Monogr., **21**, 183—214.
Shelford V. E., 1963. The Ecology of North America, University of Illinois Press, Urbana, 610 pp.
Shelford V. E., Olson S., 1935. Sere, climax and influent animals with special reference to the transcontinental coniferous forest of North America, Ecology, **16**, 375—402.
Shepard P., McKinley D. (ed.), 1969. The Subversive Science: Essays Towards an Ecology of Man, Houghton Mifflin Company, Boston, 453 pp.
Шепелев Е. Я., 1965. Некоторые проблемы экологии человека в условиях замкнутых систем круговорота веществ. Проблемы космической биологии, 4 изд-во «Наука», М.
Shields L. M., 1953. Nitrogen sources of seed plants and environmental influences affecting the nitrogen cycle, Bot. Rev., **19**, 321—376
Shure D. J., 1970. Limitations in radiotracer determination of consumer trophic positions, Ecology, **51**, 899—901.
Silliman R. P., 1969. Population models and test populations as research tools, BioScience, **19**, 524—528.
Simonson R. W., 1951. The soil under natural and cultural environment, J. Soil and Water Cons., **6**, 63—69.
Simpson E. H., 1949. Measurement of diversity, Nature, **163**, 688.
Simpson G. G., 1969. The first three billion years of community evolution. In: Diversity and Stability in Ecological Systems (Woodwell and Smith, eds.), Brookhaven Symposium in Biology, No. 22, Brookhaven Nat. Lab. Upton, New York, pp. 162—177.
Singer S. F. (ed.), 1970. Global Effects of Environmental Pollution Springer-Verlag, New York, 210 pp.
Skellum J. G., 1952. Studies in statistical ecology, I-spatial pattern, Biometrica, **39**, 346—362.
Skerman V. D. B., 1968. A Guide to the Identification of the Genera of Bacteria, The Williams and Wilkins Co., Baltimore.
Slobodkin L. B., 1954. Population dynamics in *Daphnia obtusa* Kurz, Ecol. Monogr., **24**, 69—88.
Slobodkin L. B., 1960. Ecological energy relationships at the population level, Amer. Nat., **95**, 213—236.
Slobodkin L. B., 1962. Growth and regulation of animal populations, Holt, Rinehart and Winston, New York, 184 pp.
Slobodkin L. B., 1962a. Energy in animal ecology. In: Advances in Ecological Research (J. B. Cragg, ed.), Vol. 1, pp. 69—101.
Slobodkin L. B., 1964. Experimental populations of hydrida. In: Brit. Ecol. Soc. Jubilee Symp. Suppl. to J. Ecol., **52**, and J. Anim. Ecol., **33**, 1—244, Blackwell, Oxford, pp. 131—148.
Slobodkin L. B., 1968. How to be a predator, Amer. Zool., **8**, 43—51.
Smayda T. J., 1963. Succession of phytoplankton, and the ocean as a holoclenotic environment. In: Sym. Mar. Microbiol. (C. H. Oppenheimer, ed.), Chapter 27, pp. 260—274, Charles C Thomas, Springfield, Ill.
Smith F. E., 1966. The Politics of Conservation. Pantheon Books (Random House), New York, 350 pp.

Smith F. E., 1954. Quantitative aspects of population growth. In: Dynamics of Growth Processes (E. J. Boell, ed.), Princeton University Press, Princeton.
Smith F. E., 1963. Population dynamics in *Daphnia magna* and a new model for population growth, Ecology, **44**, 651—653.
Smith F. E., 1969. Today the environment, tomorrow the world, BioScience, **19**, 317—320.
Smith F. E., 1970. Ecological demand and environmental response, J. For., **68**, 752—755.
Smith J. E. (ed.), 1968. "Torrey Canyon" Pollution and Marine Life. A report by the Plymouth Laboratory of the Marine Biological Association of the United Kingdom, Cambridge University Press, New York.
Smith R. F., Reynolds H. T., 1966. Principles, definition and scope of integrated pest control, Proc. FAO Sym. Integrated Pest Control., **1**, 11—17.
Smith R. F., van den Basch R., 1967. Integrated control. In: Pest Control: Biological, Physical and Selected Chemical Methods (Kilgore and Doutt, eds.), Academic Press, New York, pp. 295—340.
Smith R. F. (ed.), 1966. A symposium on estuarine fisheries, Suppl. to Trans. Amer. Fish. Soc., **95 (4)**, 1—154.
Smith S. H., 1966. Species succession and fishery exploitation in the Great Lakes, Sym. Overexploited Animal Populations, Amer. Assoc. Adv. Sci., Washinton, D. C. Mimeographed, 28 pp.
Smith W. J., 1969. Messages of vertebrate communication, Science, **165**, 145—150.
Smock R. B., 1969. The social necessity for the concept of ecological dependency: Some elements of an applied human ecology, Paper presented Amer. Soc. Assoc., San Francisco.
Snow C. P., 1959. The Two Cultures and the Scientific Revolution, Cambridge University Press, New York.
Sokol R. R., Sneath P. H. A., 1963. Principles of Numerical Taxonomy, W. H. Freeman and Co., San Francisco.
Solomon M. E., 1949. The natural control of animal populations, J. Anim. Ecol., **18**, 1—32.
Solomon M. E., 1953. Insect population balance and chemical control of pests. Pest outbreaks induced by spraying, Chem. Ind., **43**, 1143—1147.
Somero G. N., 1969. Enzymic mechanisms of temperature compensation, Amer. Nat., **103**, 517—530.
Sondheimer E., Simeone J. B. (eds.), 1969. Chemical Ecology, Academic Press, New York.
Sopper W. E., 1968. Waste water renovation for reuse: key to optimum use of water resources. In: Water Research, Pergamon Press, New York, Vol. 2, pp. 471—480.
Sorensen T., 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant society based on similarity of species content, K. Danske Vidensk. Selsk., **5**, 1—34.
Sorokin J. T., 1964. On the trophic role of chemosynthesis in water bodies, Int. Rev. ges. Hydrobiol., **49**, 307—324.
Sorokin J. T., 1966. On the trophic role of chemosynthesis and bacterial biosynthesis in water bodies. In: Primary Production in Aquatic Environments (C. R. Goldman, ed.), University of California Press, Berkeley, pp. 189—205.
Southward A. J., 1958. The zonation of plants and animals on rocky shores, Biol. Rev., **33**, 137—177.
Southwood T. R. E., 1966. Ecological Methods, with Particular Reference to the Study of Insect Populations, Methuen, London, 391 pp.
Sparrow A. H., 1962. The role of the cell nucleus in determining radiosensitivity, Brookhaven Lecture Series No. 17, Brookhaven Nat. Lab. Publ. No. 766.
Sparrow A. H., Evans H. J., 1961. Nuclear factors affecting radiosensitivity. 1. The influence of nuclear size and structure, chromosome complement and DNA content. In: Fundamental Aspects of Radiosensitivity, Brookhaven Symposia in Biology No. 14, Brookhaven Nat. Lab. pp. 78—100.
Sparrow A. H., Schairer L. A., Sparrow R. C., 1963. Relationship between nuclear volumes, chromosome numbers, and relative radiosensitivities, Science, **141**, 163—166.
Sparrow A. H., Woodwell G. M., 1962. Prediction of the sensitivity of plants to chronic gamma irradiation, Rad. Bot., 2, 9—26.
Spilhaus A. (ed.), 1966. Waste Management and Control. Publ. No. 1400. National Academy Science, Washington, D. C. 257 pp. (See review by E. P. Odum, 1967.)
Spivey W. A., 1963. Linear Programming — an Introduction, Macmillan Company, New York, 167 pp.
Springer L. M., 1950. Aerial census of interstate antelope herds of California, Idaho, Nevada and Oregon, J. Wildl. Mgt., **14**, 295—298.
Stanier R. Y., Douderoff M., Adelberg E. A., 1963. The Microbial World (2nd ed.), Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs., N. J., 753 pp.
Steemann-Nielsen E., 1952. The use of radioactive carbon (^{14}C) for measuring organic production in the sea, J. Cons. Int. Explor. Mer., **18**, 117—140.

Steemann-Nielsen E., 1954. On organic production in the ocean, J. Cons. Int. Explor. Mer., **49**, 309—328.
Steemann-Nielsen E., 1963. Fertility of the oceans: Productivity, definition and measurement. In: The Sea (M. N. Hill, ed.), Vol. 2, John Wiley and Sons, Inc., pp. 129—164.
Steiner D., Gutermann T., 1966. Russian data on spectral reflectance of vegetation, soil, and rock types. Final Tech. Rept. on Contract No. DA-91-EUC-3863/01-652-0106, Department of Geography, University of Zurich, Switzerland, 232 pp.
Stephen D. G., Weinberger L. W., 1968. Wastewater reuse — has it arrived? J. Water Poll. Cont. Fed., **40**, 529.
Stephenson T. A., Stephenson A., 1949. The universal features of zonation between tide-marks on rocky coasts, J. Ecol., **37**, 289—305.
Stephenson T. A., 1952. Life between tide-marks in North America: Northern Florida and the Carolinas, J. Ecol., **40**, 1—49.
Stern A. C. (ed.), 1968. Air Pollution (2nd ed.), 3 vols., Academic Press, New York.
Stern V. M. R., Mueller V., Sevadarian V., Way M., 1969. Lygus bug control in cotton through alfalfa interplanting, Calif. Agr., **23 (2)**, 8—10.
Stern W. L., Buell M. F., 1951. Life-form spectra of New Jersey pine barren forest and Minnesota jack pine forest, Bull. Torrey Bot. Club., **78**, 61—65.
Steward W. D., 1966. Nitrogen Fixation in Plants, Athone Press, New York.
Steward W. D., Fitzgerald G. P., Burris R. H., 1967. In situ studies on N_2 fixation using acetylene reduction technique, Proc. Natl. Acad. Sci., **58**, 2071—2078.
Stewart P. A., 1952. Dispersal, breeding, behavior, and longevity of banded barn owls in North America, Auk, **69**, 277—285.
Stickel L. F., 1950. Populations and home range relationships of the box turtle, Terrapene c. carolina (Linnaeus), Ecol. Monogr., **20**, 351—378.
Stockner J. G., Benson W. W., 1967. The succession of diatom assemblages in the recent sediments of Lake Washington, Limnol. Oceanogr., **12**, 513—532.
Stoddard D. R., 1965. Geography and the ecological approach. The ecosystem as a geographical principle and method, Geography, **50**, 242—251.
Stoddard H. L., 1932. The Bobwhite Quail, Its Habits, Preservation and Increase, Charles Scribner's Sons, New York.
Stoddard H. L., 1936. Relation of burning to timber and wildlife, Proc. 1st N. A. Wildl. Conf., **1**, 1—4.
Stoddart L. A., Smith A. D., 1955. Range Management (2nd ed.), McGraw-Hill Book Co., Inc., New York.
Stone K. H., 1956. Air photo interpretation procedures, Photogr. Engr., **22**, 123—132.
Strandburg C. H., 1966. Water quality analysis, Photogr. Engr., **32**, 234—248.
Strickland J. D. H., 1965. Phytoplankton and marine primary productivity, Ann. Rev. Microbiol., **19**, 127—162.
Strickland J. D. H., Parsons T. R., 1968. A practical handbook of seawater analysis, Fish. Res. Bd. Canad. Bull., **167**, 311 pp.
Suess H. E., 1969. Tritium geophysics as an international project, Science, **163**, 1405—1410.
Summerhayes V. S., Elton C. S., 1923. Contributions to the ecology of Spitsbergen and Bear Island, J. Ecol., **11**, 214—286.
Svardson G., 1949. Competition and habitat selection in birds, Oikos, **1**, 157—174.
Sverdrup H. U., Johnson M. W., Fleming R., 1942. The Oceans, Their Physics, Chemistry, and General Biology, Printice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N. J.
Swan L. W., 1961. The ecology of the high Himalayas, Scient. Amer., **205 (4)**, 68—78.
Swank W. T., Miner N. H., 1968. Conversion of hardwood-covered watershed to white pine reduces water yield, Water Resources Res., 4, 947—954.
Sweeney B., 1963. Biologilal clocks in plants, Ann. Rev. Plant Physiol., **14**, 411—440.
Sweeney J. R., 1956. Responses of vegetation to fire, Univ. Calif. Publ. Bot., **28**, 143—250.
Swift L. W., van *Bavel C. H. M.*, 1961. Mountain topography and solar energy available for evapotranspiration, J. Geophys. Res., **66**, 2565.
Swingle H. S., 1950. Relationships and dynamics of balanced and unbalanced fish populations, Agricultural Experiment Station, Alabama Polytechnic Inst., pp. 1—74.
Swingle H. S., Smith E. V., 1947. Management of farm fish ponds (rev. ed.), Alabama Polytechnic Inst. Agr. Exp. Sta. Bull. No. 254.
Taber R. D., Dasmann R., 1957. The dynamics of three natural populations of the deer, *Odocoileus hemionus columbianus*, Ecology, **38**, 233—246.
Tadros T. M., 1957. Evidence of the presence of an edapho-biotic factor in the problem of serpentine tolerance, Ecology, **38**, 14—23.
Takahashi M., Ichimura S., 1968. Vertical distribution and organic matter production of photosynthetic sulfur bacteria in Japanese lakes, Limnol. Oceanogr., **13**, 644—655.
Talbot L. M., 1963. Comparison of the efficiency of wild animals and domestic livestock in the utilization of east African rangelands, I. V. C. N. (NS) No. 1, pp. 328—335.

Talbot L. M., Payne W. J. A., Ledger H. P., Verdcourt L. D., Talbot M. H., 1965. The meat production potential of wild animals in Africa; a review of biological knowledge, Techn. Comm. No. 16, Commonwealth Bureau of Animal Breeding and Genetics, Edinburgh (Farnhan Royal, Buck, England), 42 pp.

Talbot L. M., Talbot M. H., 1963. The high biomass of wild ungulates on East African savanna, Trans. N. A. Wildl. Conf., **28**, 465—476.

Tamiya H., 1957. Mass culture of algae, Ann. Rev. Plant Physiol., **8**, 309—334.

Tanner J. T., 1966. Effects of population density on growth rates of animal populations, Ecology, **47**, 733—745.

Tansley A. G., 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms, Ecology, **16**, 284—307.

Tappan H., 1968. Primary production, isotopes and the atmosphere. In: Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, vol. 4, Elsevier Publishing Co., Amsterdam, pp. 187—210.

Tarpley W. A., 1967. A study of the cryptozoa in an old-field ecosystem. Ph. D. Dissertation, University of Georgia, Athens.

Tarswell C. M. (ed.), 1965. Biological Problems of Water Pollution. Third Seminar, Public Health Serv. publ. No. 999-WP-25.

Taub F. B., 1963. Some ecological aspects of space biology, Amer. Biol. Teacher, **25**, 412—421.

Taub F. B., 1969. A biological model of a freshwater community in a gnotobiotic ecosystem, Limnol. Oceanogr., **14**, 136—142.

Taub F. B., 1969. Gnotobiotic models of freshwater communities, Verh. int. Ver. Limnol., **17**, 485—496.

Taylor L. R. (ed.), 1970. The Optimum Population for Britain, Academic Press, New York, 182 pp.

Taylor O. C., Dugger W. M., Jr., Cardiff E. A., Darley E. F., 1961. Interaction of light and atmospheric photochemical (smog) within plants, Nature, **192**, 814—816.

Taylor W. P., 1934. Significance of extreme or intermittent conditions in distribution of species and management of natural resources, with a restatement of Liebig's law of the minimum, Ecology, **15**, 274—379.

Taylor W. R., 1964. Light and photosynthesis in intertidal benthic diatoms, Helgd. Wiss. Meeresunters, **10**, 29—37.

Teal J. M., 1957. Community metabolism in a temperate cold spring, Ecol. Monogr., **27**, 283—302.

Teal J. M., 1958. Distribution of fiddler crabs in Georgia salt marshes, Ecology, **39**, 185—193.

Teal J. M., 1962. Energy flow in the salt marsh ecosystem of Georgia, Ecology, **43**, 614—624.

Teal J. M., Kanwisher J., 1966. Gas transport in the marsh grass, *Spartina alterniflora*, J. Exp. Bot., **17**, 355—361.

Thienemann A., 1926. Limnologie. Jedermanns Bücherei, Breslau.

Thienemann A., 1926a. Der Nahrungskreislauf im Wasser, Verh. deutsch. Zool. Ges., **31**, 29—79.

Thienemann A., 1939. Grundzüge einer allgemeinen Oekologie, Arch. Hydrobiol., **35**, 267—285.

Thomas J. P., 1966. The influence of the Altamaha river on primary production beyond the mouth of the river. M. S. Thesis, University of Georgia, Athens.

Thomas M. D., 1955. Effect of ecological factors on photosynthesis, Annual Rev. Plant Physiol., **6**, 135—156.

Thomas M. D., Hill G. R., 1949. Photosynthesis under field conditions In Photosynthesis in Plants. (James Franck and Walter E. Loomis, eds.), Iowa State College Press, Ames, pp. 19—52.

Thomas W. A., 1969. Accumulation and cycling of calcium by dogwood trees, Ecol. Monogr., **39**, 101—120.

Thomas W. H., 1964. An experimental evaluation of the C^{14} method for measuring phytoplankton production using cultures of *Dunaliella primolecta* Butcher, Fishery Bull., **63**, 273—292.

Thomas W. H., Simmons E. G., 1960. Phytoplankton production in the Mississippi delta. In: Recent Sediments, Northwestern Gulf of Mexico, Amer. Assoc. Petrol. Geol. Tulsa, Okla., pp. 103—116.

Thomas W. L. (ed.), 1956. Man's Role in Changing the Face of the Earth, University of Chicago Press, Chicago.

Thomlinson R., 1965. Population Dynamics: Causes and Consequences of World Demographic Change, Random Hause, New York, 575 pp.

Thompson D., Arsi W., 1942. On Growth and Form, Cambridge University Press, Cambridge, England.

Thompson D. H., Bennett G. W., 1939. Fish management in small artificial lakes, Trans. 4th N. A. Wildl. Conf., **4**, 311—317.

Thompson D. H., Hunt F. D., 1930. The fishes of Champaign County: a study of the distribution and abundance of fishes in small streams, Ill. Nat. Hist. Surv. Bull., **19**, 1—101.
Thornthwaite C. W., 1931. The climates of North America according to a new classification, Georg. Rev., **21**, 633—655.
Thornthwaite C. W., 1933. The climates of the earth, Geogr. Rev., **28**, 433—440.
Thornthwaite C. W., 1948. An approach to a rational classification of climate, Geogr. Rev., **38**, 55—94.
Thornthwaite C. W., 1955. Discussions on the relationships between meteorology and oceanography, J. Mar. Res., **14**, 510—515.
Thornthwaite C. W., Mather J. R., 1957. Instructions and tables for computing potential evapotranspiration and water balance, Drexel Inst. Technol. Lab. Climatol. Publ. Climotol., **17**, 231—615.
Thorpe W. H., 1963. Learning and instinct in animals, Methuen, London.
Thorson G., 1955. Modern aspects of marine level-bottom animal communities, J. Mar. Res., **14**, 387—397.
Thorson G., 1956. Marine level-bottom communities of recent seas, their temperature adaptation, and their "balance" between predators and food animals, Trans. N. Y. Acad. Sci., **18**, 693—700.
Tilly L. J., 1968. The structure and dynamics of Cone Spring, Ecol. Monogr., **38**, 169—197.
Tinbergen N., 1951. The Study of Instinct, Oxford University Press, New York.
Tinbergen N., 1953. Social Behaviour in Animals, Methuen, London.
Tinbergen N., 1968. On war and peace in animals and man, Science, **160**, 1411—1418.
Tischler W., 1955. Synokologie der Landtiere, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
Tracey J. I., Jr., Cloud P. E., Emery K. O., 1955. Conspicuous features of organic reefs, Atoll Res. Bull., **46**, 1—3.
Tramer E. J., 1969. Bird species diversity; components of Shannon's formula, Ecology, **50**, 927—929.
Tranquillini W., 1959. Die Stoffproduktion der Zirbe *(Pinus cembra)* an der Waldgrenze während eines Jahres, Planta, **54**, 107—151.
Transeau E. N., 1926. The accumulation of energy by plants, Ohio J. Sci., **26**, 1—10.
Trautman M. B., 1942. Fish distribution and abundance correlated with stream gradients as a consideration in stocking programs, Trans. 7th N. A. Wildl. Conf., **7**, 221—223.
Treshow M., 1970. Environment and Plant Response, McGraw-Hill Book Co., Inc., New York, 422 pp.
Tribe H. T., 1957. Ecology of microorganisms in soil as observed during their development upon buried cellulose film. In: Microbial Ecology (see Williams and Spicer, 1957).
Tribe H. T., 1961. Microbiology of cellulose decomposition in soil, Soil Sci., **92**, 61—77.
Tribe H. T., 1963. The microbial component of humus. In: Soil Organisms (J. Packser and van der Drift J., ed.), North-Holland Publiching Company, Amsterdam.
Truper H. G., Jannasch H. W., 1968. *Chromatium buderi* nov. spec., eine neue Art der "grossen" Thiorhodaceae, Arch. Microbiol., **61**, 363—372.
Tschirley F. H., 1969. Defoliation in Vietnam, Science, **163**, 779—786.
Tukey J. W. (ed.), 1965. Restoring the quality of our environment, Rept. Environ. Poll. Panel. President's Sci. Advisory Comm., The White House (available from Supt. Doc., Washington, D. C.), 317 pp.
Turner F. B. (ed.), 1968. Energy flow in ecosystems (Refresher Course. Amer. Soc. Zool.), Amer. Zool., **8**, 10—69.
Tuxen S. L., 1944. The hot springs of Iceland. In: The Zoology of Iceland, Ejnar Munksgaard, Copenhagen.
Twomey A. C., 1936. Climographic studies of certain introduced and migratory birds, Ecology, **17**, 122—132.
Udall S. L., 1965. Quiet Crisis, Holt, Rinehart and Winston, New York, 209 pp.
Udvardy M. D. F., 1969. Dynamic Zoogeography. With special reference to land animals, Van Nostrand Reinhold, New York, 446 pp.
UNESCO, 1955. Arid Zone Research, VI. Plant Ecology, Reviews of research, Paris.
UNESCO, 1957. Arid Zone Research, VIII. Human and Animal Ecology, Paris.
United States Department of Agriculture, 1938. Soils and Men, Yearbook of Agriculture for 1938.
Utida S., 1957. Cyclic fluctuations of population density intrinsic to the host-parasite system, Ecology, **38**, 442—449.
Uvarov B. P., 1957. The aridity factor in the ecology of locust and grasshoppers of the old world. In: Human and Animal Ecology, Arid Zone Res. VIII, UNESCO, Paris.
Vaccaro R. F., Jannasch H. W., 1966. Studies on the heterotrophic activity in seawater based on glucose assimilation, Limnol. Oceanogr., **11**, 596—607.
Valentine J. W., 1968. Climatic regulation of species diversification and extinction, Bull. Geol. Soc. Amer., **79**, 273—276.

Valentine J. W., 1968a. The evolution of ecological units above the population level, J. Paleontol., 42, 253—267.
Vallentyne J. R., 1960. Geochemistry of the Biosphere. In: McGraw-Hill Encyclopedia of Science and Technology, Vol. 2, pp. 239—245.
Vallentyne J. R., 1962. Solubility and the decomposition of organic matter in Nature, Arch. Hydrobiol., 58, 423—434.
Vallentyne J. R., 1963. Environmental biophysics and microbial ubiquity, Ann. N. Y. Acad. Sci., 108, 342—352.
Van den Bosch R., Stern V. M., 1962. The integration of chemical and biological control of arthropod pests, Ann. Rev. Entomol., 7, 367.
Van der Kloot W. G., 1968. Behavior, Holt, Rinehart and Winston, New York, 166 pp.
Van Dobben W. H., 1962. Influence of temperature and light conditions on dry-matter distribution, development rate and yield in arable crops. In: Fundamentals of Dry-Matter Production and Distribution (M. Hart, ed.), Neth. J. Agr. Sci., 10 (No. 5, special issue), 377—389.
Van Dyne G. M., 1966. Ecosystems, systems ecology and systems ecologists, Oak Ridge National Laboratory Report 3957, 31 pp.
Van Dyne G. M., 1969. Grassland management, research and teaching viewed in a systems context. Range Science Department, Science Series No. 3, Colorado State University, 39 pp.
Van Dyne G. M. (ed.), 1969a. The Ecosystem Concept in Natural Resource Management, Academic Press, New York, 383 pp.
Van Dyne G. M., Meyer J. H., 1964. A method for measurement of forage intake of grazing livestock using microdigestion techniques, J. Range Mgt., 17, 204—208.
Van Niel C. B., 1949. The kinetics of growth of microorganisms. In: The Chemistry and Physiology of Growth, Princeton University Press, Princeton.
Van Valen L., 1965. Morphological variation and width of ecological niche, Amer. Nat., 99, 377—390.
Varley G. C., 1947. The natural control of population balance in the knapweed gall-fly *(Urophora jaceana),* J. Anim. Ecol., 16, 139—187.
Varley G. C., 1949. Population changes in German forest pests, J. Anim. Ecol., 18, 117—122.
Varley G. C., 1970. The concept of energy flow applied to a woodland community. In: Quality and Quantity of Food. Symp. Brit. Ecol. Soc., Blackwell, Oxford, pp. 389—405.
Varley G. C., Edwards R. I., 1957. The bearing of parasite behaviour on the dynamics of insect host and parasite populations, J. Anim. Ecol., 26, 471—477.
Vaurie C., 1951. Adaptive differences between two sympatric species of nuthatches *(Sitta),* Proc. Int. Ornithol. Cong., 19, 163—166.
Vayda A. P. (ed.), 1969. Environment and Cultural Behavior, Ecological Studies in Cultural Anthropology, Natural History Press, Garden City, N. Y., 482 pp.
Verhulst P. F., 1838. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement, Corresp. Math. et Phys., 10, 113—121.
Вернадский В. И., 1944. Problems in biogeochemistry. II. Trans. Conn. Acad. Arts Sci., 35, 493—494.
Vernadsky W. I., 1945. The biosphere and the noosphere, Amer. Sci., 33, 1—12.
Vernberg F. J., Vernberg W. B., 1970. The Animal and the Environment, Holt, Rinehart and Winston, New York, 416 pp.
Vestal A. G., 1949. Minimum areas for different vegetations, Illinois Biol. Monogr., 20, 1—129.
Viosca P., Jr., 1935. Statistics on the productivity of inland waters, the master key to better fish culture, Trans. Amer. Fish. Soc., 65, 350—358.
Visscher M. B., 1967. Applied science and medical progress. In: Applied Science and Technological Progress (Rept. Committee on Science and Astronautics, G. P. Miller, Chairman), U. S. Government Printing Office, Washington, D. C., pp. 185—206.
Volpe E. P., 1967. Understanding Evolution, William C. Brown, Dubuque, Iowa, 160 pp.
Volterra V., 1926. Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together. In: Animal Ecology (R. N. Chapman, ed.), McGraw-Hill Book Co., Inc., New York, pp. 409—448.
Volterra V., 1928. Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together, J. Conseil, 3, 1—51.
Von Arx W. S., 1962. An Introduction to Physical Oceanography, Addison-Wesley Publishing Company, Inc., Reading, Mass.
Voute A. D., 1946. Regulation of the density of the insect populations in virgin-forests and cultivated woods, Arch. Neerlandaises de Zool., 7, 435—470. (Review vy Varley, J. Anim. Ecol., 17, 82—83.)
Waddington C. H., 1962. New Patterns in Genetics and Development, Columbia University Press, New York, 271 pp.

Wadsworth R. M., Chapas L. C., Rutter A. J., Solomon M. E., Wilson J. W. (eds.), 1967. The Measurement of Environmental Factors in Terrestrial Ecology, Blackwell, Oxford, 314 pp.
Wagar J. A., 1970. Growth versus the quality of life, Science, **168**, 1179—1184.
Waggoner P. E., 1966. Weather modification and the living environment. In: Future Environments of North America (Darling and Milton, eds.), The Natural Histiry Press, Garden City, N. Y., pp. 87—98.
Wagner F. H., 1969. Ecosystem concepts in fish and game management. In: The Ecosystem Concept in Natural Resource Management (van Dyne G. M., ed.), Academic Press, New York, pp. 259—307.
Waksman S. A., 1932. Principles of Soil Microbiology (2nd ed.), Williams and Wilkins Co., Baltimore.
Waksman S. A., 1941. Aquatic bacteria in relation to the cycle of organic matter in lakes. In: Symposium on Hydrobiology, University of Wisconsin Press, Madison, pp. 86—105.
Waksman S. A., 1952. Soil Microbiology, John Wiley and Sons, Inc., New York.
Wallace B., Srb A. M., 1961. Adaptation, Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N. J., 113 pp.
Waloff Z., 1966. The upsurges and recessions of the desert locust: an historical survey, Antilocust Mem. No. 8, London, 111 pp.
Walter H., 1954. Le facteur eau dans les régions arides et sa signification pour l'organisation de la végétation dans les contrées sub-tropicales. In: Les Divisions Ecologiques du Monde, Centre Nationale de la Recherche Scientifique, Paris, pp. 27—39.
Wangersky P. J., Cunningham W. J., 1956. On time lags in equations of growth, Proc. Natl. Acad. Sci. (Wash.), **42**, 699—702.
Wangersky P. J., 1957. Time lag in population models, Cold Spring Harbor Sym. Quant. Biol., **22**, 329—338.
Ward B., 1966. Spaceship Earth, Columbia University Press, New York.
Warington R., 1851. Notice of observation on the adjustment of the relations between animal and plant kingdoms, Quart. J. Chem. Soc., London, **3**, 52—54 (See also "On the aquarium", Notices Royal Inst., **2**, 403—408, 1857.)
Warren Ch. E., 1971. Biology and Water Pollution Control, W. B. Saunders Company, Philadelphia, 434 pp.
Waterman T. H., 1968. System theory and biology-view of a biologist. In: Systems Theory and Biology (M. D. Mesarovic, ed.), Proceedings of the 3rd Systems Symposium at Case Institute of Technology, Springer-Verlag, New York, Inc., 403 pp.
Waters T. F., 1965. Interpretation of invertebrate drift in streams, Ecology, **46**, 327—334.
Watson D. J., 1956. Leaf growth in relation to crop yield. In: The Growth of Leaves. (See Milthrope, 1956.)
Watt K. E. F., 1963. How closely does the model mimic realtiy? Canad. Entomol. Mem., **31**, 109—111.
Watt K. E. F., 1963a. Mathematical models for five agricultural crop pests, Mem. Entomol. Soc. Canad., **32**, 83—91.
Watt K. E. F., 1963b. Dynamic programming, "look ahead programming", and the strategy of insect pest control, Canad. Entomol., **95**, 525—536.
Watt K. E. F., 1964. Computers and the evaluation of resource management strategies, Amer. Sci., **52**, 408—418.
Watt K. E. F., 1965. Community stability and the strategy of biological control, Canad. Entomol., **97**, 887—895.
Watt K. E. F., 1966. Systems Analysis in Ecology, Academic Press, New York, 276 pp.
Watt K. E. F., 1968. Ecology and Resource Management: A Quantitative Approach, McGraw-Hill Book Co., Inc., New York, 450 pp.
Weaver D. K., Butler W. E., Olson C. E., 1969. Observations on interpretation of vegetation from infrared imagery. In: Remote Sensing in Ecology (P. L. Johnson, ed.), University of Georgia Press, Athens, pp. 132—147.
Weaver J. E., 1954. North American Prairie, Johnsen Publ. Co., Lincoln, Nebraska.
Weaver J. E., Albertson F. W., 1956. Grasslands of the Great Plains: Their Nature and Use, Johnsen Publ. Co., Lincoln, Nebraska.
Weaver J. E., Clements F. E., 1938. Plant Ecology (2nd ed.), McGraw-Hill Book Co., Inc., New York.
Weaver J. E., Zink E., 1946. Annual increase of underground materials in three range grasses, Ecology, **27**, 115—127.
Weimer R. J., Hoyt J. H., 1964. Callianasa major burrows, geologic indicators of littoral and shallow neritic environments, J. Paleontol., **38**, 761—767.
Weinberg A. M., Hammond R. P., 1970. Limits to the use of energy, Amer. Sci., **58**, 412—418.
Welch B. L., Welch A. S. (eds.), 1970. Physiological Effects of Noise, Plenum Press, New York.
Welch H., 1967. Energy flow through the major macroscopic components of an aquatic ecosystem. Ph. D. Dissertation, University of Georgia, Athens.

Welch H., 1968. Relationships between assimilation efficiencies and growth efficiencies for aquatic consumers, Ecology, **49**, 755—759.
Wellington W. G., 1957. Individual differences as a factor in population dynamics: the development of a problem, Canad. J. Zool., **35**, 293—323.
Wellington W. G., 1960. Qualitative changes in natural populations during changes in abundance, Canad. J. Zool., **38**, 289—314.
Wells B. W., 1928. Plant communities of the coastal plain of North Carolina and their successional relations, Ecology, **9**, 230—242.
Went F. W., 1957. The Experimental Control of Plant Growth, Chronica Botanica Co., Waltham, Mass.
Went F. W., Stark N., 1968. Mycorrhiza, BioScience, **18**, 1035—1039.
Westlake D. F., 1963. Comparisons of plant productivity, Biol. Rev., **38**, 385—429.
Westlake D. F., 1965. Some basic data for investigations of the productivity of aquatic macrophytes. In: Primary Production in Aquatic Environments (Goldman, ed.), University of California Press, Berkeley.
Weyl P. K., 1970. Oceanography: An Introduction to the Marine Environment, John Wiley and Sons, Inc., New York, 535 pp.
White L., 1967. The historical roots of ecological crisis, Science, **155**, 1203—1207.
Whitehead F. H., 1957. Productivity in alpine vegetation (abstract), J. Anim. Ecol., **26**, 241.
Whitehead F. H., 1957a. The importance of experimental ecology to the study of British Flora. In: Progress in the Study of British Flora (J. E. Lousley, ed.), Arbroath, T. Buncle and Co., London, pp. 56—60.
Whittaker R. H., 1951. A criticism of the plant association and climatic climax concepts, Northwest Sci., **25**, 17—31.
Whittaker R. H. (ed.), 1954. The ecology of serpentine soils, Ecology, **35**, 258—288.
Whittaker R. H., 1954a. Plant populations and the basis of plant indication. In: Angewandte Pflanzensoziologie, Veroffentlichungen des Karntner Landesinstituts für angewandte Pflanzensoziologie in Klagenfurt, Festschrift Aichinger, Vol. 1.
Whittaker R. H., 1956. Vegetation of the Grent Smoky Mountains, Ecol. Monogr., **26**, 1—80.
Whittaker R. H., 1962. Classification of natural communities, Bot. Rev., **28**, 1—239.
Whittaker R. H., 1965. Dominance and diversity in land plant communities, Science, **147**, 250—260.
Whittaker R. H., 1967. Gradient analysis of vegetation, Biol. Rev., **42**, 207—264.
Whittaker R. H., 1969. New concepts of kingdoms of organisms, Science, **163**, 150—160.
Whittaker R. H., 1970. The biochemical ecology of higherplants. In: Chemical Ecology (E. Sondheimer and J. B. Simeone, eds.), Academic Press, New York, pp. 43—70.
Whittaker R. H., 1970a. Commuties and Ecosystems, Macmillan Company, New York, 158 pp.
Whittaker R. H., Woodwell G. M., 1969. Structure, production and diversity of the oak-pine forest at Brookhaven, New York, J. Ecol., **57**, 155—174.
Whitten J. L., 1966. That We May Live. Van Nostrand, Princeton, N. J. (A congressman refutes Rachel Carson's Silent Spring.)
Whittlesey J. H., 1966. Bipod camera support, Photogr. Engr., **32**, 1005—1010.
Whyte W. H., 1968. The Last Landscape, Doubleday, Garden City, N. Y., 326 pp.
Wickens G. E., 1966. The practical application of aerial photography for ecological surveys in the savannah regions of Africa, Photogrammetria, **21**, 33—41.
Wiegert R. G., 1965. Energy dynamics of the grasshopper populations in old-field and alfalfa field ecosystems, Oikos, **16**, 161—176.
Wiegert R. G., 1968. Thermodynamic considerations in animal nutrition, Amer. Zool., **8**, 71—81.
Wiegert R. G., Coleman D. C., Odum E. P., 1970. Energetics of the litter-soil subsystem. In: Methods of Study in Soil Ecology, Proc. Paris Sym. Internat. Biol. Prog., UNESCO, Paris, pp. 93—98.
Wiegert R. G., Evans F. G., 1964. Primary production and the disappearance of dead vegetation in an old-field in southeastern Michigan, Ecology, **45**, 49—63.
Wiegert R. G., 1967. Investigations of secondary productivity in grasslands. In: Secondary Productivity of Terrestrial Ecosystems (K. Petrusewicz, ed.), Polish Acad. Sci., Warsaw, Vol. II, pp. 499—518.
Wiegert R. G., Odum E. P., 1969. Radionuclide tracer measurement of food web diversity in nature. In: Proc. 2nd Natl. Sym. on Radioecology (D. J. Nelson and F. C. Evans, eds.), Clearinghouse Fed. Sci. Tech. Info., Springfield, Va., pp. 709—710.
Wiegert R. G., Odum E. P., Schnell J. H., 1967. Forb-arthropod food chains in a one-year experimental field, Ecology, **48**, 75—83.
Wiegert R. G., Owen D. F., 1971. Trophic structure, available resources and population density in terrestrial vs. aquatic ecosystems, J. Theoret. Biol., **30**, 69—81.
Wiener N., 1948. Cybernetics, Tech. Press, Cambridge, Mass.
Wilde S. A., 1954. Mycorrhizal fungi: their distribution and effect on tree growth, Soil. Sci., **78**, 23—31.

Wilde S. A., 1968. Mycorrhizae and tree nutrition, BioScience, **18**, 482—484.
Wilde S. A., Youngberg C. T., Hovind J. H., 1950. Changes in ground water, soil fertility and forest growth produced by construction and removal of beaver dams, J. Wildl. Mgt., **14**, 123—128.
Wilhm J. L., 1967. Comparison of some diversity indices applied to populations of benthic macroinvertebrates in a stream receiving organic wastes, J. Water Poll. Cont. Fed., **39**, 1673—1683.
Wilhm J. L., Dorris T. C., 1966. Species diversity of benthic microorganisms in a stream receiving domestic and oil refinery effluents, Amer. Midl. Nat., **76**, 427—449.
Wilhm J. L., 1968. Biological parameters for water quality criteria, BioScience, **18**, 477—481.
Wilhm J. L., 1968a. Biomass units versus numbers of individuals in species diversity indices, Ecology, **49**, 153—156.
Wilimovsky N. J. (ed.), 1962. Symposium on pink salmon, Inst. Fish., Univ. Brit. Columbia, 226 pp.
Willard W. K., 1960. Avian uptake of fission products from an area contaminated by low level atomic wastes, Science, **135**, 38—40.
Williams C. B., 1947. The logarithmic series and its application to biological problems, J. Ecol., **34**, 253—272.
Williams C. B., 1960. The range and pattern of insect abundance, Amer. Nat., **44**, 137—151.
Williams C. B., 1964. Patterns in the Balance of Nature; and Related Problems in Quantitative Ecology, Academic Press, New York, 324 pp.
Williams C. M., 1967. Third-generation pesticides, Scient. Amer., **217 (1)**, 13—17.
Williams C. M., 1970. Hormonal interactions between plants and insects. In: Chemical Ecology (Sondheimer and Simeone, eds.), Academic Press, New York, pp. 103—132.
Williams G. C., 1966. Adaptation and Natural Selection. A Critique of Some Current Evolutionary Thought, Princeton University Press, Princeton, 170 pp.
Williams R. B., 1962. The ecology of diatom populations in a Georgia salt marsh. Ph. D. Dissertation, Harvard University, Cambridge, Mass., 146 pp.
Williams R. B., 1969. The potential importance of *Spartina alterniflora* in conveying zinc, manganese, and iron into estuarine food chains. In: Proc. Second Symposium on Radioecology (D. J. Nelson and F. C. Evans, eds.), U. S. Atomic Energy Comm., RID 4500, 774 pp.
Williams R. E. O., Spicer C. C. (ed.), 1957. Microbial Ecology, 7th Symposium of the Soc. Gen. Microbiology, Cambridge University Press, New York.
Williams W. A., 1966. Range improvement as related to net productivity, energy flow and foliage configuration, J. Range Mgt., **19**, 29—34. (See also J. Range Mgt., **21**, 355—360.)
Williamson M. H., 1957. An elementary theory of interspecific competition, Nature, **180**, 1—7.
Willstatter R., Stroll A., 1918. Untersuchungen über die Assimilation der Koblensäure, Julius Springer, Berlin.
Wilson D. P., 1952. The influence of nature of the substratum on the metamorphosis of the larvae of marine animals, especially the larvae of *Ophelia bicornis*, Ann. Inst. Oceanogr., **27**, 49—156.
Wilson D. P., 1958. Some problems in larval ecology related to the localized distribution of bottom animals. In: Perspectives in Marine Biology (A. Buzzati-Traverso, ed.), University of California Press, Berkeley, pp. 87—103.
Wilson E. O., 1965. Chemical communication in the social insects, Science, **149**, 1064—1071.
Wilson E. O., 1969. The species equilibrium. In: Diversity and Stability in Ecological Systems (Woodwell and Smith, eds.), Brookhaven Symposia in Biology, No. 22, Brookhaven Nat. Lab. Upton, N. Y. pp. 38—47.
Виноградский С. Н., 1952. Микробиология почвы, Проблемы и методы, Пятьдесят лет исследований, Изд-во АН СССР, М.
Wirth L., 1928. The Ghetto, University of Chicago Press, Chicago.
Wirth L., 1945. Human ecology, Amer. J. Sociol., **50**, 483—488.
Witherspoon J. P., 1965. Radiation damage to forest surrounding an unshielded fast reactor, Health Physics, **11**, 1637—1642.
Witherspoon J. P., 1969. Radiosensitivity of forest tree species to acute fast neutron radiation. In: Proc. 2nd Natl. Sym. Radioecology (D. Nelson and F. Evans, eds.), Clearinghouse Fed. Sci. Tech. Info., U. S. Dept. Commerce, Springfield, Va., pp. 120—126.
Withrow R. B. (ed.), 1959. Photoperiodism and related phenomena in plants and animals, Publ. No. 55, Amer. Assoc. Adv. Sci. (Wash.).
Witkamp M., 1966. Rates of carbon dioxide evolution from the forest floor, Ecology, **47**, 492—494.
Witkamp M., 1966a. Decomposition of leaf litter in relation to environmental conditions, microflora and microbial respiration, Ecology, **47**, 194—201.

Witkamp M., 1963. Microbial populations of leaf litter in relation to environmental conditions and decomposition, Ecology, **44**, 370—377.
Witkamp M., van der Drift J., 1961. Breakdown of forest litter in relation to environmental factors, Plant and Soil, **15**, 295—311.
Witkamp M., Olson J. S., 1963. Breakdown of confined and nonconfined oak litter, Oikos, **14**, 138—147.
Wittwer S. H., 1957. Nutrient uptake with special reference to foliar absorption. In: Atomic Energy and Agriculture (C. L. Comar, ed.), Amer. Assoc. Adv. Sci. Publ. No. **49**, 139—164.
Wohlschlag D. E., 1960. Metabolism of an antarctic fish and the phenomenon of cold adaptation, Ecology, **41**, 287—292.
Wolcott G. N., 1937. An animal census of two pastures and a meadow in northern New York, Ecol. Monogr., **7**, 1—90.
Wolfanger L. A., 1930. The Major soil Divisions of the United States, John Wiley and Sons, Inc., New York.
Wolfe J. N., Wareham R. T., Scofield H. T., 1949. Microclimates and macroclimates of Neotoma, a small valley in central Ohio, Ohio State University Publication, **8**, 1—267 (Bull. No. 41).
Wolfenbarger D. O., 1946. Dispersion of small organisms, Amer. Midl. Nat., **35**, 1—152.
Wolman A., 1965. The metabolism of cities, Scient. Amer., **213**, 170—190.
Wood E. J. F., 1955. Fluorescent microscopy in marine microscopy in marine microbiology, J. Cons. Int. Expl. Mer., **21**, 6—7. (See also Z. allg. Mikrobiol., **2**, 164—165, 1962, and Limnol. Oceanogr., **7**, 32—35, 1962.)
Wood E. J. F., 1965. Marine Microbial Ecology, Chapman and Hall, London, 243 pp.
Wood E. J. F., 1967. Microbiology of Oceans and Estuaries, Elsevier, Amsterdam, 319 pp.
Wood E. J. F., Davis P. S., 1956. Importance of smaller phytoplankton elements, Nature, **177**, 436.
Wood E. J. F., Odum W. E., Zieman J. C., 1969. Influence of sea grasses on the productivity of coastal lagoons. In: Lagunas Costeras, Un Simposio, Mem. Simp. Intern. Lagunas costeras, UNAM-UNESCO (Nov. 28—30, 1967), Mexico, D. F. pp. 495—502.
Woods F. W., 1960. Energy flow sylviculture — a new concept for forestry, Proc. Soc. Amer. For., pp. 25—27.
Woodbury A. M., 1947. Distribution of pigmy conifers in Utah and northeastern Arizona, Ecology, **28**, 113—126.
Woodruff L. L., 1912. Observations on the origin and sequence of the protozoan fauna of hay infusions, J. Exp. Zool., **12**, 205—264.
Woodwell G. M., 1962. Effects of ionizing radiation on terrestrial ecosystems, Science, **138**, 572—577.
Woodwell G. M., 1963. The ecological effects of radiation, Scient. Amer. **208 (6)**, 1—11.
Woodwell G. M. (ed.), 1965. Ecological Effects of Nuclear War, Brookhaven National Laboratory Publ. No. 917, 72 pp.
Woodwell G. M., 1965a. Effects of ionizing radiation on ecological systems. In: Ecological Effects of Nuclear War (Woodwell, ed.), Brookhaven National Laboratory Publ. No. 917, pp. 20—38.
Woodwell G. M., 1967. Toxic substances and ecological cycles, Scient. Amer., **216 (3)**, 24—31.
Woodwell G. M., Botkin D. B., 1970. Metabolism of terrestrial ecosystems by gas exchange techniques: The Brookhaven approach. In: Studies in Ecology (D. E. Reichle, ed.), Springer-Verlag, New York, pp. 73—85.
Woodwell G. M., Dykeman W. D., 1966. Respiration of a forest measured by CO_2 accumulation during temperature inversions, Science, **154**, 1031—1034.
Woodwell G. M., Smith H. H. (eds.), 1969. Diversity and Stability in Ecological Systems, Brookhaven, Nat. Lab. Publ. No. 22, Upton, N. Y., 264 pp.
Woodwell G. M., Whittaker R. H., 1968. Primary production in terrestrial communities, Amer. Zool., **8**, 19—30.
Woodwell G. M., Wurster C. F., Isaacson P. A., 1967. DDT residues in an east coast estuary: A case of biological concentration of a persistent insecticide, Science, **156**, 821—824.
Wright J. C., 1967. Effects of impoundments on productivity, water chemistry, and heat budgets of rivers. In: Reservoir Fishery Resources Symposium, Amer. Fish. Soc., Washington, D. C., pp. 188—199.
Wright R. T., Hobbie J. E., 1966. The use of glucose and acetate by bacteria and algae in aquatic ecosystems, Ecology, **47**, 447—464.
Wright S., 1945. Tempo and mode in evolution: a critical review, Ecology, **26**, 415—419.
Wright S., 1960. Physiological genetics, ecology of populations, and natural selection. In: Evolution After Darwin (S. Tax, ed.), University of Chicago Press, Chicago, Vol. **1**, pp. 429—475.

Wright S., Kerr W. F., 1954. Experimental studies of the distribution of gene frequencies in very small populations of *Drosophila melanogaster.* II, Bar. Evolution, **8**, 225—240.
Wurster Ch. F., 1969. Chlorinated hydrocarbon insecticides and the world ecosystem, Biol. Cons., **1**, 123—129.
Wynne-Edwards V. C., 1962. Animal Dispersion in Relation to Social Behavior, Hafner, New York.
Wynne-Edwards V. C., 1964. Group selection and kin selection, Nature, **201**, 1145—1147.
Wynne-Edwards V. C., 1965. Self-regulating systems in populations of animals, Science, **147**, 1543—1548.
Wynne-Edwards V. C., 1965a. Social organization as a population regulator, Sym. Zool. Soc. London, **14**, 173—178.
Yeatter R. E., 1950. Effect of different preincubation temperatures on the hatchability of pheasant eggs, Science, **112**, 529—530.
Yentsch C. S., Ryther J. H., 1959. Relative significance of the net phytoplankton and nannoplankton in the water of Vineyard Sound, J. Conseil, Conseil Perm. Intern. Exploration Mer., **24**, 231—238.
Yonge C. M., 1963. The biology of coral reefs, Adv. Mar. Biol., **1**, 209—260.
Yonge C. M., 1968. Living corals. Review lecture, Proc. Roy. Soc. B., **169**, 329—344.
Young H. E., Strand L., Altenberger R., 1964. Preliminary fresh and dry weight tables for seven tree species in Maine, Tech. Bull. 12, Maine Agri. Exp. Station (University of Maine, Orono).
Yount J. L., 1956. Factors that control species numbers in Silver Springs, Florida Limnol. Oceanogr., **1**, 286—295.
Zelinsky W. (ed.), 1970. Geography and a Crowding World, Oxford University Press, New York, 601 pp.
Zeuner F. E., 1963. History of Domesticated Animals, Harper and Row Publishers, Inc., New York.
Zeuthen E., 1953. Oxygen uptake and body size in organisms, Quart. Rev. Biol., **28**, 1—12.
Жукова А. И., 1963. On the quantitative significance of microorganisms in nutrition of aquatic invertebrates. In: Symposium on Marine Microbiology (C. H. Oppenheimer, ed.), Charles C Thomas, Springfield, Ill.
Zippin C., 1958. The removal method of population estimation, J. Wildl. Mgt., **22**, 82—90.
ZoBell C. E., 1946. Marine Microbiology, Chronica Botanica, Waltham, Mass.
ZoBell C. E., 1946a. Studies on redox potential of marine sediments, Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol., **30**, 477—513.
ZoBell C. E., 1963. Domain of the marine microbiologist. In: Symposium on Marine Microbiology (C. H. Oppenheimer, ed.), Charles C Thomas, Springfield, Ill.
ZoBell C. E., Sisler F. D., Oppenheimer C. H., 1953. Evidence of biochemical heating of Lake Meade mud, J. Sed. Petrol., **23**, 13—17.

УКАЗАТЕЛЬ АВТОРОВ

Адельберг (Adelberg) 613
Айала (Ayala) 332
Айзаакс (Isaacs) 294
Айзексон (Isaacson) 100
Айзелин (Iselin) 75
Александер (Alexander) 535, 611
Аллен Г. (Allen G.) 466
Аллен К. (Allen K.) 410
Альгрен А. (Ahlgren I.) 177
Альгрен К. (Ahlgren C.) 177
Аллисон (Allison) 67
Андерсон Г. (Anderson G.) 118
Андерсон Д. (Anderson D.) 99
Андерсон М. (Anderson M.) 600
Андреварта (Andrewartha) 149, 242, 253
Аркли (Arkley) 343
Арми (Army) 67
Армстронг (Armstrong) 633
Аркс (Arx) 421
Арруа (Harroy) 515
Аруга (Aruga) 83
Аткинс (Atkins) 429
Ауэрбах (Auerbach) 578
Ашофф (Aschoff) 319
Aufwuchs 389, 464

Баллок (Bullock) 144
Бальтенсвайлер (Baltensweiler) 249
Бампус (Bumpus) 429, 430
Бардач (Bardach) 467, 532
Барджес (Burges) 481
Барнс (Barnes) 178, 570
Барр (Barr) 482
Барретт (Barrett) 193, 565
Барринджер (Barringer) 608
Баррис (Burris) 120
Басс-Бекинг (Bass-Becking) 612
Бартоломью (Bartholomew) 509
Бартон (Burton) 415, 478
Батлер (Butler) 46
Бауман К. (Bowman K.) 193
Бауман Р. (Bowman R.) 638
Баумхофер (Baumhover) 579
Бауэн (Bowen) 123
Бауэр (Bauer) 646
Бедгли (Badgley) 610
Бейеринк (Beijerinck) 611, 612
Бейерс (Beyers) 30, 33, 81, 144, 477, 641
Бейкер Г. (Baker G.) 313, 355
Бейкер Д. (Baker D.) 157
Бейлор (Baylor) 46, 453
Бейтс (Bates) 244, 245
Бек (Beck) 153
Бекинг (Becking) 483
Беннет Дж. (Bennett J.) 212, 531
Беннет Ч. (Bennett Ch.) 646
Бенсон (Benson) 558
Бентон (Benton) 129
Беркнер (Berkner) 350, 351
Беркхолдер (Burkholder) 273
Берлей (Burleigh)
Бернс (Burnes)
Берр (Burr) 74
Берталанффи (Bertalanffy) 103, 327
Бест (Best) 63, 66
Бивертон (Beverton) 290
Билз (Beals) 190
Биллингс (Billings) 509
Бирдж (Birge) 31, 401
Бирч (Birch) 149, 226, 233, 253
Бичер (Beecher) 204
Блант (Blunt) 105
Бледсо (Bledsoe) 361
Блекберн (Blackburn) 129
Блисс (Bliss) 517
Блэк (Black) 66, 171
Боденхеймер (Bodenheimer) 163, 215, 227
Боджерт (Bogert) 322
Бойд (Boyd) 393
Болдуин (Baldwin) 388
Болл (Ball) 583
Бонджерс (Bongers) 638
Боннер (Bonner) 330
Боргстром (Borgstrom) 74, 75, 76
Борман (Bormann) 125
Боулдинг (Boulding) 76, 519
Бошо (Baushop) 623
Брайан (Bryant) 587
Брайсбин (Brisbin) 315
Брауер (Brower) 355
Браун А. (Brown A.) 79
Браун Дж. (Brown J.) 603
Браун Л. (Brown L.) 310, 498
Браун У. (Brown W.) 565
Браун Ф. (Brown F.) 277, 318, 319
Браун-Бланке (Braun-Blanquet) 189, 285, 473, 483
Бреди (Brady) 554
Бредшоу (Bradshow) 503
Брей (Bray) 478, 479, 480
Бриггс (Briggs) 159
Брид (Breed) 617
Брок Г. (Brock G.) 610, 627
Брок М. (Brock M.) 417, 627
Брок Т. (Brock T.) 47, 417, 617, 619, 625
Броуди (Brody) 107
Броудхед (Broadhead) 292

Брошарт (Broeshart) 485
Брукс (Brooks) 291, 405
Бруун (Bruun) 427
Бувер (Bouwer) 555
Будыко (Budyko) 58
Бунт (Bunt) 480
Бурльер (Bourliere) 515
Бутцер (Butzer) 645
Бушленд (Bushland) 579
Бьеркмен (Björkman) 164
Бьорнсен (Bjornsen) 604
Бьюелл (Buell) 191, 473
Бэкус (Bachus) 453
Бэрик (Barick) 205
Бюннинг (Bunning) 319, 515

Вагнер (Wagner) 487
Вайнберг (Weinberg) 588, 589
Вайнбергер (Weinberger) 554
Ваккаро (Vaccaro) 621
Валлентайн (Vallentyne) 36, 114, 207, 353
Валофф (Waloff) 249
Вангерски (Wangersky) 239
Ван Вален (von Valen) 305
Вальпе (Volpe) 312
Ван Даблен (Van Dablen) 315, 484
Ван Дайн (Van Dyne) 20, 371—373, 503, 533
Ван ден Босх (Van den Bosch) 565
Ван дер Дрифт (Van der Drift) 478, 481
Ван дер Клоот (Van der Kloot) 320
Ван-Доббин (Van Dobben)
Ван-Ниль (van Niel) 626
Варли (Varley) 106, 249, 256
Веггонер (Waggoner) 535
Веджер (Wagar) 519
Вейль (Weyl) 420, 424
Вейнрайт (Wainwright) 451
Веллингтон (Wellington) 251
Вент (Went) 135, 141, 153
Вердуин (Verduin) 104
Вернадский (Vernadsky) 17
Вернберг (Vernberg) 105
Верстер (Wurster) 99, 100, 564
Вест (Vest) 610
Вестал (Vestal) 483
Вибе (Wiebe) 611
Внверс (Vevers) 214
Вигерт (Weigert) 16, 100, 138, 201, 417, 503, 583
Вильде (Wilde) 301, 409
Винн-Эдвардс (Wynne-Edwards) 255, 356
Виноградский (Winogradsky) 43, 611, 612, 627
Виоска (Viosca) 96
Вольтерра (Volterra) 278, 285, 287
Вольф (Wolff) 593
Вольфе (Wolfe) 592, 603
Вольфенбергер (Wolfenbarger) 260
Вольфэнджер (Wolfanger) 171
Вольшлаг (Wohlschlag) 142
Ворн (Vaurie) 310
Вуд (Wood) 47, 97, 429, 430, 435, 464, 465, 614
Вудбери (Woodbury) 511
Вудвелл (Woodwell) 63, 69, 72, 78, 80, 81, 99, 100, 195, 484, 577, 579, 581
Вудруфф (Woodruff) 339

Гаардер (Gaarder) 79
Гамбино (Gambino) 577
Гамильтон (Hamilton) 320, 487
Гаррен (Garren) 177
Гарфинкель (Garfinkel) 367
Гастингс (Hastings) 318, 319
Гаузе (Gause) 259, 279, 283, 285, 287
Гегнер (Hegner) 110
Гейер (Geier) 251, 258
Гейтс (Gates), 56—59, 308, 595
Геккель Э. (Haeckel E.) 9
Гексли (Huxley) 45
Генри (Henry) 302
Герберт (Herbert) 625, 626
Гессе (Hesse) 470
Гесснер (Gessner) 83
Гест (Gest) 118
Гинзбург (Ginsburg) 220
Гиффорд (Gifford) 440
Глесстон (Glasstone) 585
Глисен (Gleason) 189
Гловер (Glover) 596, 598
Глориг (Glorig) 570
Голдмен (Goldman) 72, 151, 167
Голдсмит (Goldsmith) 563
Голли (Golley) 55, 82, 106, 445, 446, 515, 5
577, 579, 583
Голуеке (Golueke) 637, 640
Гольдшмидт (Goldschmidt) 120
Гопкинс (Hopkins) 466
Горден (Gorden) 30, 68, 81, 340, 614, 616
Гордон (Gordon) 354
Горо Н. (Goreau N.) 450, 451
Горо Т. (Goreau T.) 450, 451
Горхем (Gorham) 479, 480
Госкинс (Hoskins) 410
Грабер (Graber) 596
Грезенда (Grezenda) 564
Грей (Gray) 481, 616, 618
Грейг-Смит (Greig-Smith) 267
Григгс (Griggs) 283
Гриннелл (Grinnell) 304
Грир (Greer) 67
Гриффитс (Griffiths) 178
Гросс (Gross) 247
Гроув (Grove) 549
Грэн (Gran) 79
Грэхем С. (Graham S.) 233
Грэхем Э. (Graham E.) 537
Губер (Huber) 80
Гуд (Good) 470, 471
Гудолл (Goodall) 189, 483
Гунн (Gunn) 320
Гутерман (Guterman) 593
Гутнер (Hutner) 38

Даблин (Dablin) 233, 235
Дагдейл (Dugdale) 119
Даддарио (Daddario) 549
Даджер (Dugger) 563
Дайкмен (Dykeman) 81
Дайс (Dice) 267, 268
Данеуэй (Dunaway) 577
Данзеро (Dansereau) 447, 470
Дарлинг (Darling) 230, 270, 504
Дарлингтон (Darlington) 356
Дарнел (Darnell) 97
Дауди (Dowdy) 199
Даунс (Downs) 315

Даутте (Doutts) 566
Девидсон (Davidson) 242
Девис Г. (Davis G.) 410
Девис Д (Davis D.) 251, 320
Девис Дж (Davis J.) 499
Девис Дж. Г. (Davis J. G.) 581
Девис М. (Davis M.) 207
Девис П. (Davis P.) 429
Дейл (Dale) 359
Дейлс Дж. (Dales J.) 297
Дейлс Р (Dales R.) 297
Дейсли (Daisley) 46
Де Курси (De Coursey) 318
Де ла Круц (de la Cruz) 18, 41, 42, 97, 583
Делвич (Delwiche) 119
Дем (Dam) 637
Демпстер (Dempster) 201
Дентон (Denton) 454
Десмен (Dasmann) 225, 504, 530
Детье (Dethier) 320, 321
Джайлс Г. (Giles G.) 75
Джайлс Р. (Giles R.) 530
Джексон Дж. (Jackson J.) 267, 268
Джексон Р. (Jackson R.) 481
Джемисон (Jamieson) 361
Дженсен (Janzen) 355
Дженкинс Д. (Jenkins D.) 636, 639
Дженкинс Дж (Jenkins J.) 587
Дженни (Jenny) 343
Джеркинг (Gerking) 410
Джибсон (Gibson) 43
Джонс Г. (Jones G.) 613
Джонс Дж. (Jones J.) 91
Джонс С. (Jones S.) 202
Джонсон Л. (Johnson L.) 535
Джонсои М. (Johnson M.) 420, 435, 436
Джонсон Н. (Johnson N.) 125
Джонсон П. (Johnson P.) 493, 593, 598, 600, 603, 608
Джонстон (Johnston) 149
Джудей (Juday) 106, 401
Диви (Deevey) 222, 223
Диксон (Dixon) 564
Диксон (Dickson) 322
Дикстеруис (Dyksterhuis) 534
Дирборн (Dearborn) 107
Дитрих (Dietrich) 420
Добенмайр (Daubenmire) 158, 163, 169, 189
Добжанский (Dobzhansky) 209
Добсон (Dobson) 430, 596
Догерти (Dougherty) 30, 91
Додсон (Dodson) 291
Доксен (Doeksen) 481
Докучаев (Dokuchaev) 17
Доррис (Dorris) 79, 196, 556
Доусон (Dawson) 509
Дрейк (Drake) 350
Друп (Droop) 46
Дудеров (Douderoff) 613

Жукова (Zukova) 444

Зауер (Sauer) 503, 534, 645
Зингер (Singer) 548, 562
Зинк (Zink) 501
Зиппин (Zippin) 215
Зобелл (ZoBell) 46, 443, 444
Зюсс (Suess) 129, 130

Ивлев (Ivlev) 72, 262, 640
Инуи (Inoue) 80
Иоханнес (Johannes) 20, 42, 137, 138, 429, 447, 450, 451
Ито (Itô) 224
Ишимура (Ishimura) 37

Йентш (Yentsch) 83, 429
Йонг (Yonge) 448, 451, 491

Кавагути (Kawaguti) 450
Кальвер (Culver) 482
Кальвин (Calvin) 351, 641
Камен (Kamen) 118
Камерон (Cameron) 284
Каммингс (Cummings) 55
Камминс (Cummins) 410
Канвишер (Kanwisher) 451, 620
Каннингем (Cunningham) 239
Кантлон (Cantlon) 187
Кардос (Kardos) 555
Карпентер Дж. (Carpenter J.) 248, 503
Карри (Currie) 69
Карсон Г. (Carson H.) 149
Карсон Р. (Carson R.) 564
Каугилл (Cowgill) 328
Каулес (Cowles) 333
Каши (Kaushi) 41
Кашинг (Cushing) 89
Кейл (Kale) 264
Кейн (Cain) 106, 205, 269, 470, 473
Кейт (Keith) 230, 250
Кендей (Kendeigh) 91
Кеннон (Cannon) 49, 180
Керр (Kerr) 357
Кеттлуэлл (Kettlewell) 313
Кёппен (Köppen) 162
Кивер (Keever) 238, 335
Килгор (Kilgore) 566
Киль (Kiel) 530
Кимболл (Kimball) 228
Кимура (Kimura) 499
Кинг (King) 420
Киин (Quinn) 618
Кинне (Kinne) 148
Кипис (Kepes) 621
Кира (Kira) 327, 485, 499
Кларк Дж. (Clark J.) 590
Кларк Л. (Clark L.) 251, 258, 474
Кларке Г. (Clarke G.) 77, 429, 454
Кларке Ф. (Clarke F.) 117
Клауд (Cloud) 420, 523, 524
Клаудсли-Томпсон (Cloudsly-Thompson) 319
Клейбер (Kleiber) 91, 103
Клейгс (Klages) 149, 150, 162
Клемент (Klement) 571, 583
Клементс (Klements) 186, 189, 269, 337, 490, 503, 586
Клетуорти (Clatworthy) 280, 281
Кливленд (Cleveland) 298
Клопфер (Klopfer) 320
Клосон (Clauson) 535
Клюйвер (Kluijver) 257
Когсуэлл (Cogswell) 510
Коен (Cohen) 621
Козловский (Kozlowski) 485
Кокер (Coker) 420
Кох (Koch) 612
Колман (Coleman) 138

Колмен (Colman) 420
Колуэлл (Colwell) 155, 594, 604, 618
Коль (Kahl) 213, 214, 347
Комар (Comar) 124, 478, 587
Комарек Р. (Komarek R.) 176
Комарек Э. (Komarek E.) 176, 177
Кон (Kohn) 449, 522
Коннелл (Connell) 195, 291, 292
Кононова (Kononova) 43, 474
Конрад (Konrad) 596
Копленд (Copeland) 79, 556
Корбет (Corbet) 197
Корнберг (Kornberg) 581, 582
Корникер (Kornicker) 180
Костелло (Costello) 534
Коул (Cole) 20, 41, 250, 252, 266, 268, 478
Кофли (Caughly) 286, 287
Коффин (Coffin) 123
Кочреи (Cochran) 596
Кражина (Krajina) 496
Крайтер (Kryter) 570
Краусс (Krauss) 637
Крауэ (Crowe) 562
Кренкель (Krenkel) 590
Кринов (Krinov) 593
Крисп (Crisp) 534
Кристенсен (Christensen) 297
Кристиан Дж. (Christian J.) 251
Кристиан Р. (Christian R.) 611
Кристмен (Christman) 44
Крокер (Crocker) 170
Кромби (Crombie) 282
Кроссли (Crossley) 481, 583
Кроуэлл (Crowell) 284
Кузнецов (Kusnetsov) 621
Кук (Cook) 533
Кук (Cooke) 81, 327, 641
Купер У. (Cooper W.) 510
Купер Ч. (Cooper Ch.) 177, 535
Куплеид (Coupland) 503
Куртис (Curtis) 189
Кусумото (Kusumoto) 499
Кьельдгаард (Kjeldgaard) 625
Кэткомп (Cutcomp) 579
Кюнцель (Kuentzel) 140, 165
Кюнцлер (Kuenzler) 100, 105, 126, 127, 267, 450, 462, 583

Лад (Ladd) 448
Лайгон (Ligon) 305
Лайкенс (Likens) 125
Лайс (Lieth) 66, 70, 71, 72
Лалл (Lull) 56, 57, 59
Ланге (Lange) 160, 165
Ландау (Landaw) 563
Ландсберг (Landsberg) 535
Ларкин (Larkin) 293
Ларсон (Larson) 585
Лаумен (Lowman) 610
Лаутит (Loutit) 578
Левасту (Laevastu) 108
Левейе (Leveille) 637
Левин (Lewin) 38
Левинс (Levins) 311, 360
Левонтин (Lewontin) 287, 357
Ледерберг (Lederberg) 641
Лейви (Lave) 549, 563
Лемон (Lemon) 80
Ленгли (Langley) 49
Лент (Lent) 151
Ленхофф (Lenhoff) 321
Леопольд (Leopold) 202, 286, 522, 529, 530, 647
Лески (Laskey) 220
Лесли (Leslie) 228, 233, 235
Линдберг (Lindberg) 577
Линдеман (Lindeman) 72
Ловасич (Lovasich) 535
Ловилейс (Lovelace) 618
Ломен (Lohman) 608
Лорд (Lord) 218
Лоренц (Lorenz) 320, 321
Лотка (Lotka) 54, 227, 228, 233, 235, 238, 278, 285, 287, 324
Лоув (Lowe) 143
Лоури (Lawry) 536
Лоусон (Lawson) 579
Лофф (Lauff) 455
Лукас (Lucas) 45
Лумис (Loomis) 67
Льюис (Lewis) 534
Лэк (Lack) 245, 246, 254, 272, 283—285, 311
Людер (Lueder) 597
Ляйхтли (Leightly) 605

Мазер (Mother) 486
Маитра (Maitra) 617
Майер (Mayer) 144
Майерс (Myers) 631, 636, 638
Мак-Аллистер (McAllister) 79
Мак-Артур Дж. (MacArtur J.) 200
Мак-Артур Р. (MacArthur R.) 195, 197, 200, 260, 304, 306, 311, 331, 471, 482
Макгохи (McGauhey) 640
Макдауэлл (McDowell) 637
Мак-Дермотт (McDermott) 297
Мак-Джиннис Дж. (McGinnis J.) 446, 515
Мак-Джиннис С. (McGinnis S.) 322
Макдональд (MacDonald) 344, 535
Макерет (Mackereth) 328
Мак-Интайр (McIntire) 410
Мак-Интош (McIntosh) 189, 191, 195
Мак-Каллок (McCullough) 595, 596
Мак-Коннел (McConnell) 81, 84
Мак-Кормик (McCormik) 579
Мак-Лофлин (McLaughlin) 450, 465
Мак-Лулич (MacLulich) 247, 250
Мак-Миллан (McMillan) 143
Мак-Нафтон (McNaughton) 147, 345
Макфедьен (Macfadyen) 72, 478, 480
Макхарг (McHarg) 519, 538, 539, 646
Макхентен (Machenthen) 560
Малё (Maale) 624
Малин (Malen) 503, 517, 534
Мальтус (Malthus) 647, 648
Мамфорд (Mumford) 49, 518
Манн (Mann) 410, 411, 590
Маргалеф (Margalef) 54, 84, 187, 194, 324, 327, 330, 339
Марлер (Marler) 320, 487
Мармур (Marmur) 618
Марплс (Marples) 55
Мартин (Martin) 298
Маруйяма (Maruyama) 49
Марш Г. (Marsh G.) 645
Марш Дж. (Marsh J.) 448
Маршалл (Marshall) 55, 350, 351, 435

Мебиус (Mobius) 17
Меггерс (Meggers) 645
Мейберри (Mayberry) 622, 623
Мейджайр (Maguire) 305
Мейер (Meyer) 533, 595
Мелони (Malone) 565
Мендель (Mandel) 618
Менхиник (Menhinick) 187, 215, 560
Менцель (Menzel) 134, 150
Меншуткин (Menshutkin) 290
Меррилл (Merrell) 311
Мерриэм (Merriam) 180, 491
Мерфи Г. (Murphy G.) 293, 294
Мерфи Р. (Murphy R.) 452
Мерфи Э. (Murphy E.) 562
Мерчинтон (Marchinton) 596
Месгрейв (Musgrave) 80
Меслоу (Meslow) 230
Мёллер (Möller) 129
Миеттинен (Mietlinen) 587
Мизра (Misra) 103
Миллер Г. (Miller G.) 549
Миллер О. (Miller A.) 512
Миллер Р. (Miller R.) 604
Миллер С. (Miller S.) 641
Милн (Milne) 254
Милсум (Milsum) 368
Милтон (Milton) 522
Милхорн (Milhorn) 368
Минсхолл (Minshall) 411
Мок (Mock) 466
Монк (Monk) 483, 579
Моно (Monod) 622, 625
Монси (Monsi) 83
Монтгомери (Montgomery) 596
Монтейт (Monteith) 63, 66, 80
Мор (Mohr) 211
Моргулис (Morgulis) 388
Моровиц (Morowitz) 54
Морозов (Morozov) 17
Моррис Г. (Morris H.) 177
Моррис Д. (Morris D.) 320
Моррис Р. (Morris R.) 251, 258
Моррисон (Morrison) 107
Мосс (Moss) 80
Моссмен (Mossman) 504
Мотомура (Motomura) 197
Мрак (Mrak) 566
Мур Н. (Moore N.) 566
Мур Р. (Moore R.) 420, 593
Мускатен (Muscatine) 450
Мьюри (Murie) 222, 223
Мэзон (Mason) 45
Мэрчисон (Murchison) 320
Мэсси (Masse) 302
Мюллер (Muller) 286, 293, 294

Найлор (Naylor) 590
Найплинг Э. Б. (Knipling E. B.) 595
Найплинг Э. Ф. (Knipling E. F.) 579
Найс (Nice) 272
Найт-Джонс (Knight-Jones) 429
Натмен (Nutman) 120, 302
Невельс (Nevels) 637
Нельсон (Nelson) 128, 411, 571, 583
Нидхем Дж. (Needham J.) 392
Нидхем П. (Needham J.) 392
Никольсон А. (Nicholson A.) 237—239, 254
Никольсон Х. (Nicholson H.) 564
Никсон (Nixon) 31
Ниль (Neel) 397
Ниринг (Niering) 509
Нисс (Neess) 531
Нишита (Nishita) 585
Новик (Novik) 625
Норман Э. (Norman A.) 159
Норман Г. (Norman G.) 604
Ньюбиджин (Newbigin) 470
Ньюболд (Neubould) 72
Ньюэлл (Newell) 42, 45

Обер де ла Рю (Auber de la Rue) 515
Оберлендер (Oberlander) 494
Овергард-Нильсен (Overgaard-Nielsen) 477, 481
Овингтон (Ovington) 63, 78, 125, 482, 484
Одум Г. (Odum G.) 30, 33, 54, 55, 62—65, 72, 75, 79, 81, 84, 102, 104, 106, 111, 112, 135, 183, 184, 187, 292, 324, 326, 349, 371, 377, 410, 416, 417, 445, 449, 450, 458, 464, 485, 515, 556, 579, 640, 641
Одум У. (Odum W.) 42, 97—99, 445, 462, 464, 465
Одум Ю. (Odum E.) 18, 41, 42, 45, 55, 70, 78, 82, 84, 86—88, 90, 97, 100, 101, 104—106, 109, 115, 138, 149, 201, 263, 336, 415, 421, 440, 449, 450, 462, 463, 465, 466, 478, 491, 518, 537, 538, 583, 591, 640, 650
Олбертсон (Albertson) 503
Олли (Allee) 209, 241, 269, 270, 279, 297, 320, 323
Олсон Д. (Olson D.) 482, 604
Олсон Дж. (Olson J.) 333, 335
Олсон С. (Olson S.) 494
О'Нейл (O'Neil) 307
Опарин (Oparin) 641
Оппенгеймер (Oppenheimer) 46
Орнас (Orias) 195
Ориенс (Orians) 356
Оро (Oro) 641
Орр (Orr) 435
Освальд (Oswald) 637, 640
Остин Дж. (Austin J.) 107
Остин Т. (Austin T.) 449
Оуглсби Oglesby) 560
Оуэнс (Owens) 16
Офель (Ophel) 582

Пальмгрен (Palmgren) 250
Палмер (Palmer) 319
Паризек (Parizek) 555
Парк (Park) 235, 278, 279
Паркер Э. (Parker A.) 592, 606
Паркер Д. (Parker D.) 593
Паркер Дж. (Parker J.) 154
Паркер С. (Parker S.) 222
Паркер Ф. (Parker F.) 589, 590
Паркинсон (Parkinson) 481
Парсонс (Parsons) 79, 82, 621
Патрик (Patrick) 197
Паттен (Patten) 367, 371, 481, 640
Паульсон (Poulson) 482
Пауэлл (Powell) 637
Пейн (Paine) 194, 293, 611, 622, 623
Пеламбо (Palumbo) 586
Пенмен (Penman) 141, 159

Пеннак (Pennak) 108, 394, 396, 397, 413
Пенфаунд (Penfound) 78, 393
Перис (Paris) 226
Петерсен (Petersen) 439
Петерсон М. (Peterson M.) 590
Петерсон Р. (Peterson R.) 592
Петерсон Э. (Peterson E.) 532
Петрайдс (Petrides) 228, 487, 504
Петтон (Petton) 465
Пианка (Pianka) 195
Пиджин (Pigeon) 63, 65, 81, 135, 485, 515, 579
Пие (Pye) 318
Пиелу (Pielou) 187, 199, 267
Пиколл (Peakall) 99
Пикоцци (Picozzi) 177
Пиментел (Pimentel) 255, 287, 288, 329, 355
Пинкертон (Pinkerton) 102, 324
Пирл (Pearl) 222, 238, 240, 241
Пирс (Pearse) 154, 438, 439
Пирт (Pirt) 39
Пителка (Pitelka) 226, 489, 493
Питтендрай (Pittendrigh) 318
Пласс (Plass) 36, 127, 129
Платт (Platt) 178, 579, 580
Поликарпов (Polikarpov) 571, 578, 583
Полсин (Polcyn) 603, 604
Полунин (Polunin) 470
Помрой (Pomeroy) 123, 126, 137, 426, 429, 450, 462, 464, 620
Постгейт (Postgate) 625
Престон (Preston) 197
Притчард (Pritchard) 455, 456, 459
Провасоли (Provasoli) 38, 133, 464
Прокесова (Prokesova) 624
Проссер (Prosser) 144
Прохазка (Prochazka) 622, 623
Пфенниг (Pfennig) 38, 619

Рабинович (Rabinowitch) 156
Равен (Raven) 313, 354
Равера (Ravera) 106
Рагоцкий (Ragotzkie) 464
Райли (Riley) 46, 63, 70, 430, 453, 465, 491
Райт Дж. (Wright J.) 406
Райт Р. (Wright R.) 621
Райт С. (Wright S.) 356, 357
Райтер (Ryther) 71, 72, 82, 83, 147, 150, 157, 429, 465
Райхле (Reichle) 583
Рассел (Russell) 171
Расмуссен (Rasmussen) 286
Раункиер (Raunkaier) 472, 473
Раунсфелл (Rounsfell) 96
Ревелл (Revelle) 47, 73, 129, 420
Редфилд (Redfield) 35
Реймонт (Raymont) 72
Рейнольдс (Reynolds)
Рейфснайдер (Reifsnyder) 56, 57, 59
Риглер (Rigler) 137
Рид (Reed) 238
Риккер (Ricker) 212, 290, 532
Римпли (Remple) 592, 606
Риикер (Rinker) 607
Рипески (Repaske) 638
Риппер (Ripper) 564
Риттенберг (Rittenberg) 137
Рихтер (Richter) 592
Ричардс (Richards) 473, 515
Ро (Raw) 481
Робертсон (Robertson) 124
Робинет (Robinette) 569
Робинове (Robinove) 608
Ровира (Rovira) 301
Родда (Rhodda) 570
Роде (Rodhe) 38
Розенфельд (Rosenfeld) 600
Розенцвейг (Rosenzweig) 486
Росни (Rothney) 107
Росс (Ross) 292
Ростенбах (Rostenbach) 581
Роусон (Rawson) 96, 180, 531
Рут (Root) 272
Рутнер (Ruttner) 142, 389, 392
Рэдд (Rudd) 566
Рэнсон (Ranson) 228, 233, 235
Рюбель (Rübel) 146

Саммерхейс (Summerhayes) 94
Сандерс (Sanders) 196, 197, 440, 442
Сан-Пьетро (San Pietro) 72
Сарджент М. (Sargent M.) 449
Сарджент Ф. (Sargent F.) 535
Сатклиф (Sutcliffe) 46, 453
Свердруп (Sverdrup) 77, 420, 435, 436
Свердсон (Svardson) 284
Севедж (Savage) 312
Сеймур (Seymur) 586
Сескин (Seskin) 549, 563
Силлимен (Silliman) 290, 291, 294
Симмонс (Simmonds) 621
Симонетт (Simonett) 593
Симони (Simony) 401
Симпсон Г. (Simpson G.) 354
Симпсон Э. (Simpson E.) 186
Сирл Н. (Searle N.) 153
Снрл С. (Searle S.) 365
Снрс (Sears) 136
Снслер (Sisler) 46
Скеллам (Skellum) 267
Скирмеи (Skerman) 618
Скотт (Scott) 270, 320, 411
Слободкин (Slobodkin) 102, 234, 278, 290, 293
Смайда (Smayda) 339
Смит Г. (Smith G.) 195
Смит Дж. (Smith J.) 420
Смит К. (Smith K.) 45
Смит Р. (Smith R.) 565
Смит С. (Smith. S) 293
Смит У. (Smith W.) 323
Смит Ф. (Smith F.) 236, 292
Смит Э. (Smith A.) 534
Смит Э. (Smith E.) 96
Смолли (Smally) 101, 263
Снед (Snead) 129
Снит (Sneath) 618
Сноу (Snow) 519
Сокол (Sokol) 618
Соломен (Soloman) 564
Солсбери (Salisbury) 153
Сомеро (Somero) 143
Соппер (Sopper) 555
Сорокин (Sorokin) 38, 621
Спарроу (Sparrow) 577, 578
Спильхаус (Spilhaus) 549
Срб (Srb) 312
Стадхалтер (Studhalter) 512

Стайнер (Steiner) 593
Станиер (Stanier) 613
Старк (Stark) 135
Стеллар (Stellar) 320, 321
Стеман-Нильсен (Steeman-Nielsen) 72, 82
Стерн А. (Stern A.) 564
Стерн В. (Stern V.) 566
Стерн У. (Stern W.) 473
Стефенс (Stephens) 46, 554
Стефенсон Э. (Stephenson A.) 438, 439
Стефенсон Т. (Stephenson T.) 438, 439
Стикель (Stickel) 272
Стоддард Г. (Stoddard H.) 176
Стоддард Д. (Stoddard D.) 20
Стоддард Л. (Stoddard L.) 534
Стокнер (Stockner) 558
Стоун (Stone) 278, 288, 598
Стрикленд (Strickland) 72, 79, 82, 621
Строммел (Strommel) 430
Стьюард (Steward) 119
Стьюарт (Stewart) 118, 261
Суингл (Swingle) 96, 531
Суннн Б. (Sweeney B.) 319
Суинн Дж. (Sweeney J.) 177, 510
Сукачев (Sukachev) 17
Сцилард (Szilard) 625

Табиаш (Tubiash) 618
Тадрос (Tadros) 147
Такахаси (Takahashi) 37
Талбот Л. (Talbot L.) 487, 504
Талбот М. (Talbot M.) 487
Тамия (Tamiya) 120
Тарп (Tharp) 427
Тарпли (Tarpley) 478
Тауб (Taub) 31, 640
Тейбер (Taber) 225
Тейлор Л. (Taylor L.) 650
Тейлор О. (Taylor O.) 563
Тейлор У. П. (Taylor W. P.) 139
Тейлор У. Р. (Taylor W. R.) 156, 157
Теннер (Tanner) 243
Тил (Teal) 97, 285, 416, 464
Тинберген (Tinbergen) 320
Тинеманн (Thienemann) 17, 404, 414, 415
Томас М. (Thomas M.) 63, 156
Томас У. (Thomas W.) 82, 125, 430, 645
Томас Ф. (Thomas F.) 638
Томич (Tomich) 493
Томлинсон (Thomlinson) 647
Томпсон (Thompson) 212, 415
Торнтвейт (Thornthwaite) 162, 486
Торп (Thorpe) 320
Торсон (Thorson) 439
Трайб (Tribe) 43, 44
Трайчел (Treichel) 493
Транквнллини (Tranquillini) 63
Трансо (Transeau) 80
Трапер (Truper) 619
Траутмеи (Trautman) 411
Тремер (Tramer) 196
Треси (Tracey) 448
Туксен (Tuxen) 417
Тумн (Twomy) 163
Тьюкн (Tukey) 549
Тышлер (Tischler) 479
Тэнслн (Tansley) 17, 20
Тэппен (Tappenn) 350

Уайт Л. (White L.) 51
Уайт У. (White W.) 481
Уайттлзи (Whittlesey) 603
Уатт (Watt) 14, 373
Уайтхед (Whitehead) 167
Уваров (Uvarov) 248
Удварди (Udvardy) 470, 474
Уивер Д. (Weaver D.) 596
Унвер Дж. (Weaver J.) 296, 478, 501, 503
Унвер У. (Weaver W.) 187
Уизерспун (Witherspoon) 579
Уикенс (Wickens) 404
Уилер (Wheeler) 270
Уилм (Wilhm) 193, 196
Уилсон Д. (Wilson D.) 436
Уилсон Р. (Wilson R.) 445
Унлсон Э. (Wilson E.) 46, 260, 310, 331, 356, 471, 482
Уильямс Г. (Williams G.) 356
Уильямс К. (Williams C.) 566
Уильямс Р. Б. (Williams R. B.) 464
Уильямс У. (Williams W.) 534
Уильямс Ч. (Williams C.) 197
Уиткемп (Witkamp) 47, 480, 481
Уитрау (Withrow) 153
Уиттэкер (Whittaker) 19, 20, 63, 69, 72, 78, 80, 147, 187, 189, 191, 195, 277, 294, 306, 333, 484
Уоддингтон (Waddington) 356
Уодсворд (Wadsworth) 178
Уолкотт (Wolcott) 106
Уоллес (Wallace) 312
Уолтер (Walter) 506, 507
Уоррен (Warren) 410, 549
Уоррингтон (Warington) 32
Уортон (Wharton) 438, 439
Уотерман (Waterman) 368
Устинг (Oosting) 173, 336, 483
Утида (Utida) 251
Уэллс (Wells) 160
Уэлч (Welch) 95, 101
Уэстлейк (Westlake) 66, 72, 393

Файнденег (Findenegg) 405
Фальков (Falkow) 618
Фантазия (Fantasia) 618
Фарвар (Farvar) 522
Фарнер (Farner) 152
Фейблмен (Feibleman) 13
Фентон (Fenton) 476
Фенчель (Fenchel) 444, 445
Филип (Philip) 277, 285
Филлипс (Phillips) 215
Финдлей (Fendley) 587
Финни (Phinney) 410
Фишер Дж. (Fisher J.) 214
Фишер Р. (Fisher R.) 197
Флеминг (Fleming) 108, 420, 435, 436
Флоркин (Florkin) 388
Фогг (Fogg) 46, 118, 119, 637
Фогель (Vogel) 600
Фокс С. (Fox S.) 641
Фокс Ч. (Fox Ch.) 589
Фолк (Folk) 596
Форбс (Forbes) 17, 20, 31
Форель (Forel) 401
Форестер (Forester) 212
Фостер (Foster) 581, 633
Фотен (Fautin) 182

Фрай (Fry) 144, 146
Франкенберг (Frankenberg) 45
Франциске (Franzisket) 450, 451
Френкель (Fraenkel) 320
Френч Д. (French D.) 595
Френч Н. (French N.) 579
Фретон (Fruton) 621
Фрид (Fried) 485
Фридерикс (Friedericks) 17
Фритц (Fritz) 593, 604
Фриш (Frisch) 320
Фройденталь (Freudenthal) 450
Фрэнк (Frank) 256, 257, 282, 330
Фрост (Frost) 605
Фултон (Fulton) 107
Фурукава (Furukawa) 467

Хабс (Hubbs) 470
Хайнес (Hynes) 41, 410, 411, 549
Халберт (Hulbert) 150
Хангейт Р. (Hungate R.) 618, 619, 624
Хангейт Ф. (Hungate F.) 487, 571, 583
Хант (Hunt) 415
Хантер Дж. (Hanter J.) 625
Хантер У. (Hunter W.) 105
Хараш (Kharash) 622
Харвей (Harvay) 106, 426
Харди А. (Hardy A.) 430
Харди Р. (Hardy R.) 511
Хардин (Hardin) 49, 287, 316, 486, 519, 562
Харли (Harley) 301
Харкер (Harker) 319
Харпер (Harper) 194, 243, 280, 281
Харрис (Harris) 137
Харрисон А. (Harrison A.) 328
Харрисон Д. (Harrison D.) 617
Харт Дж. (Hart J.) 141
Харт М. (Hart M.) 72
Хаслер (Hasler) 322
Хассеми (Ghassemi) 44
Хатнер (Hutner) 465
Хатчинсон (Hutchinson) 31, 50, 114, 116, 117, 119, 123, 124, 127, 128, 130, 136, 166, 195, 199, 304, 328, 386, 400, 403, 404, 647
Хатчисон (Hutcheson) 193
Хаффекер (Huffaker) 566
Хевиленд (Haviland) 514
Хеджпет (Hedgepeth) 143, 420, 425
Хейльмен (Hailman) 320
Хейрстон (Hairstone) 292, 477
Хейс (Hayes) 21
Хелд (Heald) 97
Хелмерс (Hellmers) 511
Хелфрич (Helfrich) 449
Хемм (Humm) 438, 439
Хеммель (Hammel) 322
Хеммонд (Hammond) 588, 589
Хемфри (Humphrey) 533, 534
Хенд (Hand) 450
Хенсон Г. (Hanson H.) 502
Хенсон У. (Hanson W.) 581, 582, 587
Хескет (Hesketh) 157
Хеслер (Hasler) 322
Хесслер (Hessler) 442
Хетцель (Hetzel) 549
Хефнер (Haefner) 606
Хибберт (Hibbert) 126
Хизен (Heezen) 427
Хики (Hickey) 99
Хиклинг (Hickling) 96, 531
Хикс (Hicks) 596
Хилд (Heald) 445
Хилл И. (Hill I.) 618
Хилл Г. (Hill G.) 63
Хилл Л. (Hill L.) 618
Хилл М. (Hill M.) 420
Хиллс (Hills) 342
Хит (Heath) 143
Хобби (Hobbie) 620, 621
Хоглэнд (Hoglund) 481
Хойт (Hoyt) 456
Хок (Hock) 631
Хокинс (Hawkins) 529
Хокс (Hawkes) 45, 549, 552
Холдел (Halldal) 450, 451
Холлинг (Holling) 254, 256, 361, 362, 369, 373, 375
Холмен (Holeman) 130
Холт (Holt) 290, 443, 532
Холтер (Holter) 592, 603
Хорвитц (Haurwitz) 107
Хорвиц (Horwitz) 220
Хортон (Horton) 420
Хоскинс (Hoskins) 30, 79
Хьёрт (Hjort) 229
Хьюит (Hewitt) 444
Хьюз (Hughs) 251, 258
Хэзард (Hazard) 152
Хэскел (Haskel) 273

Цаль (Zahl) 450
Цейтен (Zeuthen) 103, 104
Цимен (Zieman) 464
Цойнер (Zeuner) 315, 316

Чайлд (Child) 106
Чент (Chant) 565
Чепмен (Chapman) 232
Чтти (Chitty) 252

Шанц (Shantz) 159, 180, 509
Шари (Shure) 583
Шейрер (Schairer) 578
Шелфорд (Shelford) 141, 154, 186, 247, 333, 334, 408, 415, 490, 494, 503
Шельске (Schelske) 462
Шеннон (Shannon) 187
Шепелев (Sepelev) 640
Шнден (Shidei) 327, 485
Шнльдс (Shields) 508
Шлегель (Schlegel) 619
Шмидт-Нильсен (Schmidt-Nielsen) 508
Шнейдер (Schneider) 604
Шнелль (Schnell) 100, 201, 583
Шпет (Spaeth) 134
Шреднигер (Schrödinger) 54
Шрив (Shreve) 509
Штрандбург (Strandburg) 604
Шульц (Schultz) 20, 252, 343, 493, 571, 583
Шью А. (Chew A.) 509
Шью Р. (Chew R.) 509

Эббот (Abbott) 84
Эванс Г. (Evans H.) 571, 583
Эванс Л. (Evans L.) 72, 151, 153

Эванс Ф. (Evans F.) 20, 106, 269, 503
Эвери (Avery) 592
Эгглер (Eggler) 566
Эгертон (Egerton) 9
Эдвардс Р. (Edwards R.) 256
Эдвардс С. (Edwards S.) 481
Эдди (Eddy) 152
Эдмоидсон (Edmondson) 79, 558
Эдни (Edney) 508
Эйберг (Aberg) 583
Эймхеллен (Eimhjellen) 619
Эйр (Eyre) 171
Эйстер (Eyster) 167
Экарт (Eckart) 72
Экволл (Ekvall) 315
Эктин (Ektin) 320
Эли (Eley) 636, 638
Элиассен (Eliassen) 261
Элленберг (Ellenberg) 180
Элтон (Elton) 94, 96, 106, 149, 210, 246, 247, 304, 472
Эльсден (Elsden) 623
Эмери (Emery) 75, 441
Эмерсон (Emerson) 270
Энгельманн (Engelmann) 106
Эндрьюс (Andrews) 466
Энтиа (Antia) 79
Эрлих А. (Ehrlich A.) 76, 77, 235
Эрлих П. (Ehrlich P.) 76, 77, 235, 313, 354, 519
Эффорд (Efford) 112
Эшби (Ashby) 49, 364

Юинг (Ewing) 369, 427

Яворничий (Javornichy) 624
Яинаш (Jannasch) 613, 619, 621, 623, 627

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

Абиотическая среда 34
Абиотические вещества в экосистемах 21
Абиссаль 427, 442
Абиссальная область (зона) 427, 454
Австралийская область 470
Австралийские пустыни 504, 505
Австралия 448, 503, 509, 511
Автогенные процессы 328
Автолиз 138, 625
Автотроф(ы) 38, 133, 297, 330
— ассимилированиая энергия 91
— водные 388, 431
— наземные 28, 472, 474
Автотрофная сукцессия 326, 340
Автотрофиый(е) компонеит(ы) 16, 18
Автохтонные микроорганизмы 43, 627
— популяции 613
Агрегация(и) 268—271, 323
Агроиндустрия 526
Агротехиические приемы 565
— — в тропических районах 136
Адаптационные синдромы 252
Адаптация(и) 313, 317, 320, 347, 482, 508
— — групповые 356
— к аридиым условиям 507
— к жизни в текучих водах 415
— органов 143
— параллельные 399
— растеиий 473
— регулиторные 151
— теневая 451
— энергетическая цена 146
Адаптированная система 461
Азот 67, 140, 331, 521
— в космическом корабле 635
— круговорот 114, 619
— лимитирующий фактор 166, 511
Азота окислы 122, 560, 562, 563
— регенерацня 137
— фиксация 67, 116—120
Азотистый обмен 167
Азотные бактерии см. Бактерии азотные
— удобрения 511
Аквакультура 468, 530, 532
Аксенические культуры 30, 31
Активированный (активный) ил 532, 624
Аллелопатические вещества 46, 271, 293
Аллелопатия 286, 294
Аллелохимические вещества 277
Аллогенные пертурбации 335
— процессы 328
Алломоны 277
Аллопатрическое видообразоваиие 311, 312
Аллопатрия 310
Аллохтониый материал 411
Аллювий 169
Альпийская тундра 493
Альпийские зоны 167
— луга 586
— районы 503
— — флора 473
Альфа-частицы 572
Аменсализм 273
Америка Северная 496, 501, 505
— Южиая 470, 503
Аминокислоты 46, 351, 619
— незаменимые 637
— обновлеиие 621
— синтез 38
Аммиак 120, 147
Амфибионты 514
Анаэробное дыхание 40
Анаэробные(й) условия(ярус) 25, 444, 445
Анаэробы облнгатные 37
Антагонизм 272
Антарктнда 149
Антибиоз 285—296
Антибиотики 191, 202, 271, 285, 294, 296, 320, 333, 344, 430, 507
— растительного происхождеиия 174
Антибиотические ингибиторы 293
Антигены поверхностные 618
Аитропогенный субклимакс 344. См. также Человек
Апвеллинг 421, 458
Ареал 149
Аризоиа 508, 511
Арктическне иасекомые в источиниках Германии 418
— сообщества 244
— экосистемы 459
Ассимиляционное число 83
Ассимиляция 60, 91, 262
— эффективность 101
Атлантический океан 426
Атмометр 159
Атмосфера, биогеохимнческне круговороты 114, 115, 128
— газовый балаис 564
— загрязнение 36, 47, 129, 560, 563. См. также Воздух
— образование 128, 350, 351, 353
— содержание CO_2 36
— состав 41
— тритий 129
Атмосферные газы 56, 164—166
Атоллы 448

Атомная бомба 585
— (электро)станция 459, 556, 582, 590
— — образование радиоактивных изотопов 132
— энергия 129, 133, 525, 535
— — загрязнение среды 129, 587—590
Атомное оружие 571
Атомные взрывы 132, 585
— реакторы 531
Аутвеллинг 421, 465, 466
Аутэкология 13, 518
Афотическая зона 428, 429
Африка 470, 507, 512, 515
— биотические области 490
— тропическая саванна 503, 504
Африканские степи и саванны, биомасса копытных 487
Аэробное дыхание 39, 40
Аэробный катаболизм 622
Аэродинамический метод измерения продуктивности 80
Аэрофотоснимки 592, 597—599
Аэрофотосъемка 603, 610

Базальная область
Базальтовые скалы 448
Байкал 405
Бактериальная сукцессия 614
Бактериальный фотосинтез 621
— хемосинтез 620, 631
Бактерии 109, 110, 112, 153, 391, 399, 426, 437, 474
— автотрофные 38
— азотные 38
— азотфиксирующие 67, 116—118, 120, 297, 474, 613
— анаэробы 445, 474, 622
— в космическом корабле 635—639
— — морской воде 138, 443
— — циклах питания 39—42
— — экосистемах 16, 19, 23, 28—30, 37—40 110
— водородные 38, 638, 643
— изоляты 627
— метановые 39, 445
— морфология 617
— патогенные 566
— пещерные 482
— подсчет 612—614
— почвенные 474, 476
— пурпурные, фиксация азота 118
— роль в разложении 44, 137
— рост 622, 625
— серные 37, 38
— систематика 617
— сульфатвосстанавливающие 445, 612, 613
— таксономия 618
— фотосинтезирующие 37, 38, 444, 617, 618
— хемосинтезирующие 38, 444, 482, 632, 638
— целлюлозные 475
Бактериохлорофилл 619
Батиальная зона 327, 454
Барометрическое давление 167
Батиальная зона 427, 454
Белки(ок), разложение 41
— синтез 38, 156
Бензойная кислота 622
Бентозавр 454
Бентос [бентосные(й)] 22, 28, 389, 427, 428, 436—442, 462
— афотической зоны 429
— в водохранилищах 406
— — реках 412
— — осадках мягких 442
— влияние сточных вод 196
— зональность 437
— морской 428, 436—442
Бентосные водоросли 464
— животные 444
— субсообщества 437
Беспозвоночные 183, 184, 437
Бета-частицы 572, 574
Бикарбонат(ы) 165, 625
— поглощение гетеротрофами 621
Биогенные вещества 469, 514, 555
— — в лиманах 462
— — — океане 425, 465
— соли 166, 167, 387
Биогеографические области 470, 471
Биогеохимические круговороты (циклы) 17, 67, 114—138, 550, 583, 586
— — включение радиоактивных изотопов 576
— — роль человека 647
Биогеохимия 114
Биогеоценоз 11, 17
Биоклимат 178
Биокосное тело 17
Биохимическое потребление кислорода 25, 387, 559, 620
Биологические часы 151, 152, 421, 487
Биологический перенос 130
Биологическое усиление 550, 581
Биом(ы) 489—517
— в горах 517
— карликовой сосны и можжевельника 511
— леса субтропического вечнозеленого широколиственного 499
— лесов умеренной зоны листопадных 496—498
— — — — хвойных влажных 494, 496
— — хвойных северных 493, 494
— пустынь 504—509
— Северной Америки 489
— степей умеренной зоны 499—503
— тропического дождевого леса 512—517
— тропической саванны 503, 504
— тундровые 491
— чапарраля 509—511
Биомасса 16, 52, 88, 89, 91, 191, 210, 212, 259, 324, 327, 475, 581, 616
— мелких организмов 29
— микроорганизмов измерение 616—618
— показатели 186
— связь с продуктивностью 61, 405, 484, 485
— — — численностью и потоком энергии 109
— — — размерами и обменом 102—105, 109
— спектр 594
Биорегенерация системы 635—640
Биосистемы 11, 17
Биосфера 11, 28, 36, 381
— эволюция 324, 350—353
Биота 20
— лиманов 461—466
— морская 426

Биота наземная 470
— пресноводная 390
Биотелеметрия 596
Биотический потенциал 232, 233
Биофаги 16
Биохимическая экология 436
Биохимическое разнообразие 325, 330
Биоценоз 11, 17
Биоэнергетика 262—265. См. также Поток энергии
Болезнетворные микроорганизмы 613
Болезни 166, 215, 244, 288, 290
Болнвия 505
Болота 28, 72, 206, 382, 537
Болотные озера 405
Брожение 39, 351, 622, 623
Буково-кленовый лес 335, 498
Бумажное(ые) производство (фабрики) 460, 554
Бухты прибрежные 455
Быстрины 412

Вагильность 259
Вектор состояния системы 362
Верхняя асимптота 236, 239
Весеннее перемешивание 401
Ветер(ры) 167, 421, 487
Вечная мерзлота 490
Взаимное конкурентное подавление 273
Взаимодействия между видами 273
— отрицательные 274, 276—296
— положительные 274, 276, 296—302
— химические 294
Взаимозависимость 11
Взаимосвязь 11, 17
Взрыв(ы) популяционный(е) 249, 287
— численности 286, 287
Видовое разнообразне 187, 191—198, 208, 310, 330, 576
— — в пещерах 482
Видовой состав, циклические изменения 294
— — эволюция 353
Видообразование 259, 311—316, 514
Виды аллопатрические 310
— близкородственные 284, 310
— географическое распределенне 442
— замещение 290, 332
— индикаторы 502, 533
— интродукция 530
— конкурентное исключение 293, 329
— контроль 182
— неродственные связи 332
— неумеренные 316
— обычные 192
— определение 311
— относительная значимость 186
— распределение по обилию 305, 306
— редкие 191, 192, 483
— роль в сообществе 185
— симпатрические 310
— смена по градиенту условий 143
— сосуществование 307
— типы, взаимодействие 273—276
— эндемичные 461
Вирусы 550, 566
Влажность 121, 161—164
— как лимитирующий фактор 469, 507, 511
— относительная 158, 159
Водные животные 390, 395
— запасы 160
— пути 121
— растения 390—394
— экосистемы, кислород 79
— — сравнение с наземными 28
Вода(ы) 30, 67
— в космическом путешествии 633, 634
— восстановленная 555, 557
— грунтовые 160, 418, 500
— загрязнение 26, 560
— изолированные 461
— круговорот 127—129
— лимитирующий фактор 146, 157—163, 383, 507—509
— морская 424, 613
— отток из водного бассейна 25, 126
— питьевая 554, 555, 614, 634
— плотность 384
— поверхностные 160
— подземные 418
— пресная, годовой сток 129
— — получение 535
— прибрежные 70, 465
— — солоноватые 425
— проточные 65
— регенерация в космосе 559, 631, 632, 634
— свойства 384
— солоноватые, классификация 455
— сточные см. Сточные воды
— стоячие 65
— текучие, адаптация животных 415
— тепловое загрязнение 589, 590
— теплоемкость 384
Водоем(ы) временный 18
— загрязнение 399
— пресноводные 382
— проточные 382
— стоячие 382
Водородные бактерии 38, 638, 639, 643
— ионы 165—166
Водоросли 22, 28, 30, 37, 38, 46, 89, 94, 97, 109, 112, 153, 332, 393, 397, 426, 430, 444, 460, 463, 464, 552, 553
— автотрофные 350
— бурые 426, 434
— в коралловом рифе 448
— — космосе 631, 635—639
— — море 439
— — пустынях 508
— — реках 411
— десмидиевые 392
— зеленые 394, 395, 414, 426, 434
— — в реках 411
— красные 156, 426, 434, 448
— — известковые 448
— лимнической зоны 397
— морскне 104, 426, 430, 434, 437, 439
— питчатые 451
— пищевая культура 74
— почвенные 476
— пресноводные 390, 391
— разведение 64
— рост в культуре 627
— симбиоз с кораллами 448, 450
— сине-зеленые в горячих источниках 417
— — токсины 464
— — фиксация азота 118, 119, 394, 508
— цветение 391, 397, 559
— эндозойные 450, 451

Водосбор 26, 337
Водосборный(е) бассейн(ы) 25, 30, 125, 126, 161, 331
Водоснабжение загрязнение 613
Водохранилище(а) 337, 400, 406
— продуктивность 531
— в тропиках строительство 403
Воздух загрязнения 122, 549, 550, 560—564
— регенерация 559
Воздушные массы перемещение 157
— потоки 53
Возрастная структура популяции 227—231
Возрастные пирамиды 228—230. См. также Пирамиды
— — для человека 231
— стадии ниши 305
Вредители 68, 344, 345, 564, 565
Вспомогательный поток энергии 62
Вулканическая активность (деятельность) 130, 404, 448
Вулканические газы 128, 351
— озера 406
— районы 416
Выживание 11, 221, 222, 274, 276
— наиболее приспособленных 296
Выжигание(я) 176, 177
Вынуждающие функции 361
Выпас 194, 533
— чрезмерный 344, 502, 503, 508
Выровненность 192
Высокогорья 493
Высокоинбредные линии 315
Выхлопные газы 122
Вычислительные устройства аналоговые 603
Выщелачивание 345

Газы 445
— атмосферные 164
— вулканические 120, 128, 351
— эволюция 351
Галоклина 456
Гамма-излучение (лучи) 572—574, 576, 579
— в лесу 608
Гаузе правило 283
— принцип 278
Гейзеры 417
Гелиотропизм 320
Гемикриптофиты 473
Ген(ы) 11
— обмен 262, 313
— поток 573
Генетическая изоляция 310
— обратная связь 255, 256, 355, 369
Генетические изменения в сукцессии 332
— — при осцилляциях плотности популяций 251, 252
— изолирующие механизмы 312
— расы 143
Генетический дрейф 356
Генофонд 632
Геобиоценоз 17
Геограмма(ы) 131
Географическая изоляция 312
Географические факторы в формировании сообществ 499
Географическое разнообразие 198
География животных 470, 471
— и человек 645
— растений 470
Геологическая история океанов 419
— разведка 604
Геологические периоды 205
— силы 327
Геотропизм 320
Геофиты 473
Гербициды 43, 393, 611
— 2,4-Д 567
— и потеря минеральных питательных веществ 125
— монурон 567
— нарушающие фотосинтез 567
— симазин 567
Гетеротроф(ы) 16, 18, 19, 38, 41, 89, 91, 133, 297, 350, 617, 621
Гетеротрофная сукцессия 326
Гибридизация 312
Гигрограф 159
Гидроклимаграммы 424
Гидроэлектростанции 406
Гиперпаразиты 257
Гиперпространство 305
Гиполимнион 79, 401, 404
Главная биотическая зона 491
— зона жизни 491
— растительная формация 491
Гнездование 273
Гнездовые участки 356
Гнотобиотические культуры 30
Голопланктон 400, 435, 462
Голоцен 17
Гольфстрим 421, 429
Гомеостаз 48—51, 83, 151, 325, 332, 355, 439, 464
— в системе хозяин — паразит 288
Гомойотермные животные 322
Гормональные стимуляторы 566
Гормоны 45, 46, 320, 321, 564
— линьки 298
— ювенильные 566
Горнодобывающая промышленность 132
Горные породы 120, 571, 578
Горный дождевой лес 514
Город(а) 349, 554, 629, 646
— борьба с шумом 569
— величина оптимальная 271
— как паразиты биосферы 34
— — тепловые ловушки 536
— планирование 537, 538, 557
— развитие 539
— рост 240, 523, 549
Горообразование 130
Горы 157, 190, 517
Горючие ископаемые 128
Градиент 291, 482
— в палеоэкологии 208
— — распространении популяций 188, 189
— облучения в лесу 580
— продуктивности 501
— сукцессионный 339
— экологический 418
Градиентный анализ 188—190
Грибная микориза 135
Грибы 19, 109, 391, 399, 474, 475, 616
— и муравьи 298
— компонент лишайников 301, 302
— микоризные 67, 68, 299
— мицелии 110
— плесневые 39
— роль в разложении 44, 474

Грибы сапротрофы 16, 19, 23, 28
Грозы 535
Грунтоеды 389
Групповой отбор 350, 355—357
Грызуны пустыни 183, 508
— радиочувствительность 577
— численность 502
Гуминовая кислота 405, 475
Гуминовые вещества (гумус) 19, 43, 128, 475, 611
Гумификация 168, 475
Гумус 136
— в почвах 168—170
— минерализация 475

Давление, лимитирующий фактор 167
Датчики бортовые 607
— дистанционные 592—610
Двуокись углерода (CO_2) 50, 115
— — в воде 165
— — — почвах 479
— — — системе жизнеобеспечения космонавтов 631, 632, 635
— — выделение из почвы 47
— — и загрязнение воды 139, 140, 165
— — — климат 36, 47, 129
— — круговорот 127—129
— — лимитирующий фактор 164—165, 170
— — определение 80
— — при измерении продуктивности 80, 81
ДДТ 474, 487, 550
— в пищевых цепях 99, 100
Девон 353
Декомпозеры 388
Демографические таблицы 222
Демографический коэффициент 523
Детергенты 611
Детрит 18, 42, 43, 45, 94, 97, 335, 391, 395, 465, 477, 479, 482
— в лиманах 462
— — море (океане) 428, 437, 452
— — реках 411
— дождь 22, 29
— наведенная активность 586
— пенистый 46, 452, 453
— разложение 41
— сельское хозяйство 347, 348
Детритная(ые) (пищевая(ые)) цепь(и) 85—89, 445, 586
— — — мутуализм 297
— — — перекрывание человеком 348
Детритный компонент 168
— поток энергии 18, 329
Детритофаги 22, 45, 85, 97, 99, 474
Дефолиация 567
Диаграмма потоков энергии 100
Диапауза 237
Диапаузные яйца 152
Диатомовые водоросли 147, 390, 393, 395, 397, 426, 431, 437, 464
— — в море 434
— — — реках 411, 414
— — фотосинтез 156
Дивергенция 310
Дикая природа, управление 529, 530
Динофлагелляты 147
Диоксин 567
Диск Секки 386
Дисклимакс 344
Дисперсия 265, 268
Дистанционное обследование 592
Дистанционные датчики 604
Дифференциальные уравнения 232, 236—239, 363, 366, 367
2,4-Дихлоруксусная кислота 567
Дноуглубительные работы 451, 467
Дождевая вода 160
— тень 505
Дождевой лес тропический 512—517
Дождевые леса умеренной зоны 494
Дождь(и) 121, 500
Докембрий 351
Домашний скот 74, 487, 504
Доместикатор 315
Доминанты определение 186
Доминирование 185, 186, 231
Домнинрованне — подчинение 270
Дрейф генов 356
— континентов 426
Древесина 28, 44, 45, 131, 475
Дрожжи 39, 44, 239, 241, 256, 318
Дубово-сосновый лес, облучение 579, 608
Дубово-каштановый лес 498
Дубовые леса 499
Дубовый лес, облучение 580
Дыхание 24, 25, 36, 38, 39, 92, 103, 110, 112, 326, 475, 478
— автотрофное 66
— анаэробное 39
— аэробное 39, 351
— в цепях питания 86, 87, 112
— гетеротрофное 65, 66
— планктона 429, 431
— почвенное 478
— растений 68
— сообщества 52

Жвачные 486, 624
Жгутиковые 23, 134, 431, 460
— водоросли 426
— зеленые 147, 397
— и термиты 298
— морскне, значение 429
Железо 115, 150, 167, 351, 521, 585, 586
Животные 19, 186
— в океане 426, 435—440
— включенне радиоактивных осадков 586
— домашние 470
— донные 428, 454
— древесные 514
— наземные 474
— пещерные 482
— почвенные 478, 481
— пресноводные 390, 393—396
— прикрепленные 428
— радиочувствительность 577
— распространенне 426
— ручьев 413
— сессильные 428
— фильтраторы 126
Жизненная(ые) форма(ы) 388, 473, 489, 491, 507
— — классификация 472

Заводи 412
Загрязнение(я) 25, 65, 76, 112, 140, 349, 519, 535, 547—570, 613, 644

Загрязнение(я) водоемов 328
— воды 140, 410, 589
— воздуха 48, 116, 122, 550, 560—564
— вторичное 563
— классификация 550, 552
— лиманов 460
— лимитирующий фактор 525, 546
— моря (океана) 36, 445
— показатели 296, 560
— птицы-индикаторы 487
— сельскохозяйственное 378
Закон(ы) минимума Либиха 138, 166
— об окружающей среде 562, 649
— толерантности 139—141
Залежная растительность 497
Залежное земледелие 135
Залежные земли 478
Залежь 27
Замещение 333
Запасы, кривые истощения 524
Запечатление 321
Заповедники 349, 545
Заповедные районы 521
Засоление 345
Засоленные марши 312
Засуха 158, 502
Засухоустойчивость злаков 141
Зеленые зоны 545
Зеленый пояс 18
Земледелие 529
— беспахотное 65
— в тропиках 134
Землепользование 536—537
— в африканской саванне 504
— планирование 649
Земляные насыпи 555
Зерновые культуры мировой сбор 73
— продуктивность 72
— урожай 71
Зимние яйца 398
Зимогенные микроорганизмы 627
Злаки 141, 176, 335, 491, 508
— облучение 579
— тропической саванны 503
— хлебные 499
— — световое насыщение 156
Злаковники искусственные 503
Злаковые травы 309
Зональность 111, 154, 196
— в горах 516
— — море 427, 428
— — озерах и прудах 415
— вертикальная 515
— продольная в реках 415
— у кораллового рифа 448, 449
Зональный подход 188
Зона(ы) в озерах 389
— владения 272
— жизни 491
— надводной вегетации 391—393
— напряжения 203
— переработки отходов 532
— продуцирования 23
— разложения и регенерации питательных веществ 23
Зообентос 389
Зооксантеллы 448
Зоопланктон 22, 27, 46, 89, 137, 291, 413, 428
Зоопланктон в море 430, 435, 450, 452
— — пресной воде 396
— лимнической зоны 398
— литоральной зоны 397
— ловля 429
— миграция вертикальная 202, 454
— сезонное распределение 430
— сукцессионный градиент 339

Иглокожие 426, 454
Известняки 407
Излучатели внутренние 572
Излучение 574
— инфракрасное 57
— нейтронное 573
— солнечное 56—59, 63
— тепловое 56—58
— ультрафиолетовое 56, 351
— фоновое 573, 575, 578
Изоляция 271
Изотопы 575. См. также Радиоактивные изотопы
— дочерние 576
Ил 453
— донный 206
Иловые осадки 456
Иммиграция 258, 259
Импринтинг 321
Ингибитор(ы) 45, 46
— прорастания 153
Индекс листовой поверхности 66. См. также Листовые индексы
Индексы подвижности 305
Индивидуальный участок 271
Индикаторы 574
Индустриальный меланизм 313
Инсектициды 44, 66, 99, 258, 289, 344, 481, 564—566
— устойчивость 354
Инстинкты 318, 320
Интегральные меры борьбы 565
Интегративные уровни 359
Интеграция 254
— функциональная 13
Интерстициальная флора и фауна 437
Интродукция 471, 530
Инфауна 437
Информация 332
— потенциальная 594
— процесс извлечения 597—604
— теория 598
Инфракрасная пленка 609
Инфракрасное излучение 56, 57, 155
Инфракрасные фотографии 595
Инфракрасный газоанализатор 80
— свет 619
Инфузории 281, 444, 474, 475
— анаэробные 445
— тинтинниды 435
Ионизация 571
Ионизирующее излучение 156, 571—574. См. также Радионуклиды
Ионы 571
Ирригационные сооружения 160
Ископаемое горючее 64
— топливо, сжигание 122
Ископаемые остатки 205
— полезные, охрана 523—525

Источники 416, 418

Кальций (-45; ^{45}Ca) 125, 166, 331, 424, 574, 575
— круговорот 129, 331
— связь со стронцием 132, 133, 587
Каменистые берега, зоны 437
Капская провинция 470
Карбоиат(ы) 165
— кальция 448, 451
Карибское море 458
Карта изотерм 607
Картирование растительности 605
— ресурсов 604
Картофельиый голод 93
Каскадные горы 404
Катализаторы 167
Кембрий 351
Кибернетика 17, 48, 49, 359, 364, 539
Кинезис 320
Кинокамеры подводные 419
Кислород 350, 351, 353, 445, 458, 469, 559, 641
— в космосе 633, 634, 637
— — море 421
— — озерах 401
— дефицит 387, 560
— и измерение продуктивности 23, 25, 78, 79, 449
— — образование атмосферы 128
— — определение загрязненности 25, 387, 560
— круговорот 114
— лимитирующий фактор 145, 164, 170, 387, 411, 412
— происхождение 35
— растворимость 165
Кислородные электроды 620
Кишечнополостные 297, 426
Классификация экологическая 19, 390
— Раункиера 473
— таксономическая 390
Кленово-буковое сообщество 341, 343
Кленово-дубовый лес 306
Клетчатка 297, 624
Климаграммы 163, 304
Климакс(ы) 183, 330, 497
— катастрофические 333, 344
— климатическнй 340—343
— пирогенный 347, 500
— сообщества 324, 340—345
— циклический 174, 333, 344
— эдафический(е) 340, 342—344, 491, 498 499
Климаксное сообщество 450
— — лесное 335
Климаксные микроорганизмы 627
— степи 502
Климат 36, 162, 171, 470
— влияние городов 535
— — CO_2 129
— регуляция морем 349
Климатические камеры 164
— факторы 253
Кобальт(-60) 167, 574, 579, 586
Кокколитофориды 435, 452
Коли-формы 613
Коллювий 169
Коловратки 28, 390, 395—398, 444
Колониальные птицы 270
Колонии 502
— подсчет 612—614
Колонизация островов 331
Комменсализм 194, 273, 276, 296, 428
Компенсационный уровень (горизонт, слой) 24, 389
Компенсация факторов 143
Компонент многообразия 192
Конвергенция 310, 311
Конкурентное исключеиие 191, 277, 278
Конкурентные отношения, типы 285
Конкуреиция 271, 273, 275—285, 304, 323
— внутривидовая 253, 272, 275, 284
— межвидовая 252, 276—283, 306, 329, 408
Консументы 19, 22, 28, 29, 60, 96, 109, 112, 292
— в море 442, 443
— вторичные 22
— литоральной зоны 395—397
— морские 436, 440
— наземные 474
— первичные 22, 411, 428
Континентальный шельф 431, 443
Континуум 188—191, 482
Концентрация доминирования 192
Кооперация 270, 276, 296, 323
Копрофаги 45, 97, 98, 298
Копытные 287, 487, 503
Кораллы 34, 332, 351, 448
— пищевые циклы 450
— симбиоз с водорослямн 135, 448, 450
Коралловый(е) риф(ы) 17, 65, 194, 447, 448, 451, 460, 462
— — экологнческая пирамнда 108
Кориолиса силы 456
Корнчневый пояс 18
Корпускулярное излучение 572
Космнческое пространство, загрязнение 635
Космнческие лучи 573, 578
Космический(е) корабль(и) 33, 550, 559, 631
— полет, экология 629—643
Космонавтов жизнеобеспечение 635—643
Краевой эффект 203, 204, 529
Красные прнливы 431, 464, 465
Кремний 167, 426, 585
Крсозотовый(е) кустарник(и) 344, 507
Кривые выживания 223—225
— роста 215, 216, 233, 234, 236—242
Криптический рост 625
Криптоза 478
Криптофиты 473
Круговороты азота 147, 443
— биогенных веществ 429, 487
— биохимические 122—130
— взаимная регуляция 121
— витамина B_{12} 133
— воды 116, 127—129
— возвращение веществ, пути 136—138
— газообразных веществ 114
— двуокисн углерода 127
— обменный фонд 114
— питательных веществ 133, 331
— — — в тропиках 134—136
— — — неорганическнх 619
— резервный фонд 114
— серы 116, 118, 120—122, 619, 620
— фосфора 116, 117, 120, 121, 443
Культура(ы) аксеническая(ие) 30, 31
— непрерывная 627

Культуры чистые 616, 618, 619, 625
Кустарники 473, 515, 533
— ароматические пожары 293. См. также Чапарраль
— в пустыне 269, 507

Лагуны 458
Лазерный профилометр 592
Ландшафт 179, 346
— зоны 349, 539, 644
— одомашнивание 529
— повреждения 536
Ландшафтный подход 380, 381
Ледниковые отложения 169
Ледовый стресс 459
Ледяные шапки полярные 418
Лемминги 93, 94, 247, 259, 493
— численность 246, 252
Лентическая среда 382
Ленточные посевы 536
Лес(а) 66, 190
— биомасса 67, 89, 484, 485
— в водосборном бассейне 125, 126, 131
— вторичный 515, 517
— вырубка 291
— галерейный 515
— дождевой полувечнозеленый 514
— дубово-каштановый 498
— елово-пихтовый 191
— из дуба и гикори 199, 498
— карликовый 343
— колючие 515
— кленово-липовый 191
— листопадный(е) 491
— — умеренной зоны 496—498
— многоцелевого пользования 528
— монокультура 527
— облучение 580
— первичный Северной Америки 496
— почвы 169, 170
— продуктивность (продукция) 64, 68—70, 484, 485
— северный 134, 135
— строевой 494
— сукцессия 327, 335
— таксация 604
— тропический 60, 64, 462, 473, 484, 512—517
— умеренной зоны 484, 515
— фотосинтез 70
— хвойные 250, 493—496
— широколиственно-склерофильный 509
— широколиственный субтропический 499, 512
— ярусы 199
Лесное хозяйство 527, 528, 541
Лесные массивы, показатели доминирования 187
Лесовозные дороги 161
Лёсс 169
Лизиметры 161
Линейные 180
Лиман(ы) 346
— вертикально гомогенный 458
— гипергалинные 458
— загрязнение 460
— запруживание 461
— использование 466—468
Лиман(ы), классификация 455, 456, 458
— подсистемы 468
— продуктивность 461—466
— экология 455—468
Лимитирующие факторы 77, 139—180, 545, 546, 626
— — в море (океане) 424, 425
— — — тундре 491
— — и плотность популяции 251—253
— — количественное выражение 149—151
— — концепция 145
— — пресноводной среды 382
— — физический обзор 153—179
Лимническая зона, сообщества 389—397
Лимнология 382
Листовой(ые) индекс(ы) 66, 285. См. также Индекс листовой поверхности
Листопадные леса 497, 515
Листья 57, 104, 485, 567
Литораль 436, 437, 442
Литоральная зона 346, 389
— — зоопланктон 396
— — консументы 395
— — прудов и озер 394
— — сообщества 391—397
Литоральные лужи 460
— скалы 458
Литотамнин 448
Литторины 437
Лишайник(и) 89, 301, 302, 491
— в пустынях 508
— олений 93
Логистическое уравнение 236, 239, 275, 278
Логистический рост 363, 378
Лотическая среда 382
Лотические сообщества, природа 412—415
Лотки — Вольтерры уравнения 278, 287
Луг 26—30
Луговое сообщество, членистоногие 197
Луиная периодичность 459
Лунное притяжение 421
Лунные биологические часы 421
Лучистая энергия 61

Магний 127, 166, 424
Магнитометрическая съемка 604
Магнитное поле Земли 318
Магнитные датчики 607
Макробиота в почве 477, 478
Макроденситометрия 600
Макроконсументы 12, 16, 19, 29, 68, 88, 388
Макропланктон 429
Макростации 303
Макрофакторы 29
Макрофауна 445
Макрофиты 462
Макроэлементы 166
Мали-скрэб 511
Мангровые заросли 445, 447
— — в цепях питания 97
Марш(и) 455
— засоленный 262—264, 460, 464, 465, 620
Математические модели 14, 305, 358—379
Математическое моделирование 293
Материк, биота 470
Материковое подножие 427
Материковый склон 426
— шельф 427
Матричная алгебра 363, 365

Машинное моделирование 349, 371
Мгновенная скорость 216, 217, 232
Медиаторы 277
Международная бнологическая программа 30, 72, 503
Межпланетные станции 641
Мезобиота в почве 476—478
Мезозойская эра 405
Мезофилл 594
Мексика чапарраль 509
Мексиканские пустыни 508
Мелководья 28, 440, 445
Мембраиные фильтры 429, 613
Мерологический подход 31, 191
Меромиктические озера 406
Мероланктон 400, 435, 436
— лиманов 462
Местообитания 388
— определение 303
— роль конкуренции 284
— устойчивость 196
Метаболизм 46, 211, 212
— и размеры особей 102—105, 109, 110, 112
— плаиктона 429
— поддерживающий 54
— почвы 478
— структурный 54
— удельный 103
Метод анализа экспериментальных компонеитов 373
— ближайшего соседа 215
— избирательного обогащения 619
— измерения плотиости популяций 214
— — — — безделяночиый 215
— — — — изъятия 215
— — — — календариый 214
— — — — мечения с последующим отловом 214
— — — — общий подсчет 214
— — — — пробных площадок 214
— разряжения 196
— реципрокных пересадок 143
— светлых и темных сосудов (бутылей) 23, 25, 78, 79
— учета опада 479
Мехаиизмы разобщения
Миграция(и) 258, 260, 261, 237, 296
— зоопланктоиа 398, 454
— леммингов 247
— птиц 152, 246, 487
— рыб 443, 462
— сезониые 261
— суточные 261
— травоядных 487
Микориза 136, 298, 332, 474
— типы 299—301
Микробиота 476
Микроденситометр(ия) 600, 609
Микрозоопланктон 137
Микроклимат 149, 178, 269
Микроконсументы 16, 20, 44, 88, 388
Микрокосмы лабораторные 30, 481
— сукцессия 327, 328, 616
— энергетика 327, 328
Микроорганизмы 29, 41—45, 470. См. также Бактерии
— в круговороте серы 116
— зимогенные 43
— измерение активности 619, 623—627
— классификация 618
Мнкроорганизмы патогенные 68
— почвенные 110
— радиочувствительность 576
— разлагающие 474
— рубца 486
— экология 611—628
Микропланктон 429
Микропрофилометр 606
Микросреда 177—179
Микростации 303
Микросукцессия 464
Микрофакторы 29
Микрофлора 627
Микроэкосистема(ы) 30—33, 290, 340, 410, 614
Микроэлементы 128, 166
Минерализация 168
Минеральное питание растений 45
Минеральные вещества 481
— ресурсы 523—525
Млекопитающие 27
— плотность популяции 211
— пустыни 508
— радиочувствительность 576
— растительноядные 486
— степные 502
— численность 245—247, 250
Многоклеточные организмы, эволюция 351
Модели(ь) 14, 359, 360
— блоковая 348—350
— — построение 370, 371
— детерминированные 361
— камерная 348—350
— оптимального выхода 290
— построение 368—379
— — математические средства 363—367
— — методы 370—379
— свойства анализ 367—370
— смены состояний 363, 364
— степной экосистемы 375, 503
— стохастические 361
— точность 360
— электрические аналоги 377, 378
Моллюски 28, 351, 390, 399, 437, 454
— брюхоногие 394, 395, 414
— двустворчатые 395, 412, 444, 460
— культивирование 467
— крылоногие 435
— растительноядные эквивалентиые 309
Моноклимакс 341
Монокультура(ы) 195, 290, 345, 536
— в лесном хозяйстве 527
Море см. также Океан
— приливы 112, 421, 424, 455
— продуктивность 69—71
— соленость 424, 425
— экология 419—454
Морская биота 426, 432
— среда 419, 420
— — сообщества 431—454
Морское хозяйство 70, 461
— осадки 435, 444, 462
— отложения 196
Моховые болота 586
Муравьи 257, 270, 514
— в пустыие 183
Муссонные леса Азии 515
Мутагениое действие излучения 578
Мутации 354

Мутуализм 194, 273, 275, 276, 296—298, 301, 428
— водорослей с кораллом 451
— одомашиивание 314, 316
Мхи в пустынях 508
— в реках 414

Наводнения 523
Наземиая среда 469, 470, 476
Наземные экосистемы 26—30, 88, 89
— пищевые цепи, включение радиоактивных осадков 586
Накопление биологическое (экологическое) 99, 582
Наннопланктон 389, 429
Наружные гормоны 45
Насекомые 22, 27, 68, 474, 580, 583
— арктические в источниках Германии 418
— бентосные 28
— борьба 152, 564, 565, 579
— водные 390
— вредители 258
— в сообществе Силвер-Спрингс 183, 184
— — тропическом лесу 514
— — чапаррале 509
— выживание 224
— листогрызущие 494
— общественные 270
— паразитические 198, 288, 289, 566
— плотность 245, 536
— пустынные 508
— радиочувствительность 576
— расселение 167
— тропической саванны 503
— численность 247—249
Население, плотность 547, 649
Недонаселенность 269
Недоступный фонд 115
Нейро-эндокринное равновесие 251
Нейстон 389, 412
— литоральный 397
Нейтрализм 273
Нектон 412, 427, 435, 452, 454, 461, 464
— литоральной зоны 395
— морской 442
— пресноводный 389, 399
Нематоды 44, 68, 96, 397, 444, 445
— почвенные 476, 477
Неодарвинизм 354
Неритическая зона 427, 428, 439
Неритические сообщества 442
Нефтеочистительные заводы, отходы 556
Нефть 47
— загрязнение среды 420, 451, 460
— запасы 525
Нитрат(ы) 35, 121, 147, 421, 469, 555
— лимитирующий фактор 387
Ниша(и) (экологическая) 277, 278, 303—309
— дифференциация 296
— климатическая 304, 309
— многомерная 303, 304
— перекрывание 306
— пространствеиная 303, 304, 306
— разделение 307
— реализованная 304
— трофическая 303, 304, 306
— фундамеитальиая 304
— эквивалентные функциональные 309
Ногохвостки 476
Номады см. Пермеаиты
Ноосфера 647
Нормальное распределение 193
Нумерический анализ 618

Области устойчивости 369
Облучение 577, 579, 583
— сублетальное 576
Обменный фоид 114, 115
Обновление см. Оборот
Оборот 28, 29, 54, 429
— время 29, 124, 344
— в лесу 69, 485
— скорость 29, 123
Обратная связь 329, 330
— — генетическая 255, 256, 355, 369
— — отрицательная 48, 49, 194, 256, 332, 368, 518, 546
— — положительная 48, 368
Обучение 319
Общественное (групповое) поведение 255, 270
— — — иерархия 270, 329
Огонь 173, 191, 347. См. также Пожар(ы)
Одомашнивание 64, 314—316, 499
Озеро(а) 382, 391, 397, 398, 400, 624
— вулканические 404
— высокопродуктивные 401
— географическое распределение 403
— гуминовые 405
— димиктические 403
— древние 405
— дистрофные 405
— зональность 391, 415
— искусственные 406
— классификация 404
— малокормные 404
— малопродуктивные 401
— меромиктические 403, 406
— мономиктические 403
— олигомиктические 403
— олиготрофные 404, 405
— полимиктические 403
— полярные 406
— продуктивность 404, 531
— продуцирующие области 400
— пустынь 405, 406
— развитие 328
— сообщества, влияние облучения 579
— темноводные 405
— тропические 403
— умеренной зоны, стратификация 400
— фиксация азота 119
— циклы питания 123, 124
— эвтрофные 404, 405
Океан(ы) 28, 381, 420. См. также Море
— геология дна 426, 427, 441
— загрязнение 36
— климаксы 344
— комменсализм 296
— палеоэкология 207
— продуктивность 82, 532
— равновесие 339
— регулятор биосферы 349
— течения 421
— фиксация азота 119
— фитопланктон, продукция 156
Океаническая область 427

Океанография 419
Окисленная зона 445
Окислительно-восстановительный потенциал 444
Окислительные бассейны 555
Окись углерода (CO) 562, 563, 635
Олли принцип 268—270
Оптическая плотность 599, 600, 609
Организм(ы) 11
— близкородственные 277
Органическое(ие) вещество(а) в лесах 134, 135, 620, 622
— — — почвах 170, 171
— — питательные, лимитирующий фактор 133
— — производство 60
— — разложение 551
— кислоты 44
— отходы, обработка 553
Органический материал в реках 411
Ординация 188, 190
Орошение 162
Осадки 157, 158, 494, 504, 515, 535
— в степях, количество 500, 501
— дальние 585
— и продуктивность наземных систем 486, 507
— управление 160
Осадкообразование 121, 130
Осадочные дельты 458
Осадочный цикл 114, 130, 131
Освещенность 59
Осморегуляция 387
Осмотическое давление 387
Осмотрофы 16
Острова барьерные 460
— биогеография 470, 471
Осцилляции 250, 252, 255
— релаксационные 237
— сопряженные 249
Отбор 64, 325, 331, 332
— групповой 270, 350, 355—357
— естественный 255, 276, 277, 286, 296, 311—314, 350, 470
— искусственный 67, 92, 314—316
— межвидовой 332
Отбросы 460. См. также Отходы
Отливы 421
Относительное обилие 195, 196
Отходы, обработка 531, 532, 552, 559
— — роль лиманов 460
— радиоактивные 587—590
— сельского хозяйства 526, 554
— твердые 550, 556
Охотничье хозяйство 177, 530
Охрана диких животных 529
— полезных ископаемых 523—525
— природных ресурсов 521—523
— природы 331
— среды 349

Палеоэкология 205—208
Палы 174
Панама, зоогеография 646
— мангровый лес 445
Панамский канал 514
— — новый 458
Панхроматическая пленка 609
Паницирные жгутиковые 431, 435, 450, 460
— — цветения 464, 465
Паразитизм 194, 273, 276, 285, 289, 301
Паразит(ы) 18
— насекомые 198, 265, 290
— — хозяин, система 278, 375
— цепи 96, 97
Парниковый эффект 48, 58
Пастбища 78, 487
— влияние пастьбы 61, 499, 502, 533, 534
Пастбищная(ые) пищевая(ые) цепь(и) 85, 87, 138, 329, 348
Пастбищный оборот 537
— поток энергии 18
Патогенность, внезапное усиление 288, 642
Педосфера 168
Пелагические личинки 436
Перевыпас 89, 533
Перегной 168
Передаточные функции 361
Перекаты 390, 412
Перелески 331
Перенаселение 251, 276, 648
Перенаселенность 269
Переходные состояния 337
Перифитон 389, 390, 464
Перифитонные формы 395
Пермеанты 29, 486
Перуанское течение 421
Пестициды 43, 68, 99, 526, 564—566, 611
— накопление 99, 100, 564
Пещеры, экология 482
Пирамида(ы) биомассы 105—108
— возрастные 228—230
— чисел 105—107
— экологические 105—111
— энергии 105, 108, 109
Пиранометры 59
Пиргелиометры 59
Пирогенный дисклимакс 509
— климаксный лес 498
Пирогенные климаксы 500
Питание космонавтов 636
— типы 19
Питательные вещества, круговорот 114—138
Пища, продукция 72—74
Пищевая аквакультура 531
— промышленность, отбросы 460
— сеть (сети питания) 85, 201, 202, 583
Пищевая(ые) цепь(и) 85—102, 256, 329, 348, 550, 554, 584
— — в Арктике
— — — горячих источниках 417
— — — море 429, 443
— — — пруду 408
— — — реках 410
— — включение радиоактивности 581—587
— — инсектициды 564
— — лиманов 462
— — океанического района 451
— — пастбищная 85, 87, 88, 138, 329, 348
— — пещер 482
— — тундры 493
— связи 199
Планирование 536—538
Планктон 22, 389, 393
— в реках 412, 413
— временный 435
— воздушный 260

Планктон, количественное изучение 428, 431
— миграции 318
— морской (океанический) 425, 428—431
— прибрежный 460
— популяции 244
— цветения 430
Планктонные коловратки 398
Планктонособиратель Харди 430
Планктоночерпатель Кларка — Бампуса 429
Плейстоценовые отложения 603
Плесы 390, 412
Плодородие 171
Плотина(ы) 131, 406—409, 523
Плотность 239
— изменения 243—247
— осцилляции 239
— популяции 210—215
— — циклы 247
— стабильность 253, 255
— триггерная импульсация 237
Поведение агрессивное 323
— групповое 255, 323
— инстинктивное 321
— компенсаторное 322
— компоненты 319—322
— территориальное 255, 272, 273
Погода 535
Погодные системы 157
Подвижность 259
— зачатков 269
Подстилка 18, 168, 478—480
Подчинение 323
Пожар(ы) 46, 294, 344, 347, 498—500
— агенты разложения 41, 476
— в ароматических кустарниках 293
— — пастбищном хозяйстве 533
— — степи 176
— — тропической саванне 503
— — чапаррале 509, 510
— верховые 174
— взаимодействие с антибиотиками 294
— лесные 567
— низовые 174
— экологический фактор 173—179
Пойкилотермные животные 322
Показатель(и) видового разнообразия 187, 191
— выровненности 187
— доминирования 185, 186, 194
— значительности 191
— несходства 186
— потенциального роста 232, 234, 235
— разнообразия общий 193
— сходства 186
— Шеннона 187, 195
— e 192, 193
— H 192, 193
— r 232, 233
Полиаксенические культуры 30, 31
Поликлимакс 341
Политика и экология 519
Половое доминирование 255
Половые аттрактанты 566
Полупустыня 508
Полярные области 58
— озера 406
Поперечная ориентация 320
Популяционная экология 647—649
Популяция(и) 11—14, 209
— возрастная структура 227—231
Популяция(и), вторжение 258
— вымирание 356
— градиентный анализ 189, 190
— групповые 265
— дикая 315
— динамика 215—217
— как множество 364
— контроль 50
— межвидовые взаимодействия 273—302
— микроорганизмов смешанная 619, 620
— негрупповые 265
— одичавшая 315
— одомашненная(ые) 315, 316
— перемещение массовое 261
— пищевая сеть 201, 202
— плотность 210—215, 225, 251—258, 292, 493
— поток энергии 262—264
— распределение особей 213, 265—268
— расселение особей 258—262
— рост 215—217, 231—236
— скрещивающиеся 313
— стабильные 227
— структура 265, 268, 271
— уменьшающаяся численность 227
— человека 647, 648
— численность, регуляция 252, 332
— циклические осцилляции 243—252
— эволюция 353
— экологические возрасты 227
Популяционная группа, свойства 209
Последовательные стадии 324
Поток(и) в лиманах 456
— вещества 607—609, 630
— генов 259, 311
— энергии 50, 55, 56, 60, 85—87, 109, 194, 211, 253, 279, 324, 327
— — в популяции 262—265
— — — сельском хозяйстве 377
— — экосистемах 17, 85, 86
— — модели 369—371
— — подразделения 92
— — связь с биомассой 89
— — сочетание с биогеохимическим циклом 114, 115
— — типы 18
Почва(ы) 18, 34, 168—171, 248, 469
— биология 481
— дыхание 478
— и растительность, взаимосвязь 171
— как субсистема 469, 476—482
— классификация 171
— лесные 169—170
— мюллевая 477
— охрана 534, 537
Почва-подстилка, подсистема 478, 481
Почва, радиоактивное загрязнение 579
— разложение 475
— разрушение 536
— распределение запасов 478
— серпентинитовые 147, 345
— состав 168
— уплотнение травоядными 534
— хвойного леса 494
Почвенная влага, период использования 162
Почвенные горизонты 168
— микроартроподы 476, 477
— организмы, классификация 476
— псевдомонады 622
— условия, регуляция климакса 343

Почвенный профиль 168
Правило Бейеринка 612
— перехода 363
Прерия(и) 478, 501
Пресноводная среда 382
Пресноводные организмы, классификация 388—391
Пресные воды, экология 382—418
Преципитиновые тесты 201
Прибой 458
Прибрежная зона 427
— тундра 493
Прибрежный лес 515
Прикрепленные организмы 194
Прилив(ы) 112, 317, 346, 421, 424, 455—457, 459, 464
— квадратурные 424
— красные 431, 464, 465
— сизигийные 424
— энергия 60, 62, 63, 65, 112
Приливно-отливная зона 194
Приливные болота 455
Продуктивность (продукция) 58—61, 72, 92, 191, 194, 211, 290, 347, 442
— биосферы оценка 71
— в водохранилищах 406
— вторичная 60, 87, 94
— и эвапотранспирация 486
— измерение, методы 78—85
— моря 69, 70
— озер 531
— океана 425
— первичная 59, 61—67, 326, 404
— — валовая 79
— — коралловых рифов 449
— — сезонные вспышки 459
— — тундры 493
— — чистая 78
— растительности 484, 485
— формы 92
— экосистемы, влияние загрязнителей 552
Продуценты 16, 19, 22, 29, 292, 391, 483
— в горячих источниках 417
— — море 428, 431
— — реках 411, 414
— литоральной зоны 391—395
Прозрачность по диску Секки 386
Прокариотическое царство 20
Проливы 458
Промышленные предприятия и загрязнение среды 555
— районы 348
Простейшие 39, 112, 390, 397, 474, 617
— конкуренция 279
— осморегуляция 387
— система хищник — жертва 259
Протокооперация 270, 273, 276, 297
Профундальная зона 389—390
Пруд(ы) 382, 400, 407—410
— бобровые 409
— временные 407, 408
— для обработки отходов 556
— заполнение и осушение 347
— зональность 391, 415
— круговороты веществ 123, 124
— литоральная зона, фауна 394
— мельничные 408
— оборот 29
— рыбные 94—96, 211, 212
Пруд(ы) рыборазводный (рыбохозяйственный) 408, 409
— стратификация 23
— фотосинтез 29
— экологические пирамиды 108
— экосистема 21—25
Псаммон 437
Птицы 27, 514
— береговые 446
— дождевого леса 512, 514
— компоненты наземных экосистем 28, 486, 487
— конкуренция 283, 284
— лесные 306
— миграция 202, 246. См также перелетные
— морские 421, 442, 443
— океанические 452
— перелетные 152, 487, 493, 596. См. также миграция
— плотность 245
— пустынь 183, 509
— распределение вертикальное 199, 200
— расселение 260
— расширение ареалов размножения 149
— роль в круговороте фосфора 121
— степей 502
— территориальность 271, 272
— хищные 257, 493
Пульсации фитопланктона 397
Пустыня(и) 28, 161, 186, 470, 486
— биом 504—509
— временная 536
— обводненная 507
— озера 405, 406
— продуктивность 505
— северные кустарниковые 182
— Старого Света 507
— типы 507
— флора 153, 473
— холодные 508
Пыльцевые диаграммы 206

Радиация 349
— чистая 58
Радиационная стерилизация 566, 579
— экология 571—591
Радиационный пояс 629
Радиоактивное загрязнение 556
— излучение 571
Радиоактивность 573, 585
Радиоактивные вещества 591
— — загрязнение среды 132, 581—583
— — изотопы 129, 201, 574—576
— — образование 573
— — в определении продуктивности 81, 82
— — экологическое значение 574—576
— индикаторы 571
— метки 583, 584
— — исследование микробов 620, 621
— — — почвы 481
— — — рифа 450
— — — цепей питания 583, 584
— осадки 487, 585—587
— отходы 571, 585, 588
Радионуклидные индикаторы 100
— отходы 99, 100
Радиоуглеродный метод 82, 207
Радиочувствительность 576—579

Радиоэкологическое накопление 583
Разложение 20, 23, 36, 46—48, 474, 475, 555
— детрит 18, 41
— подстилки 480, 481
Размеры особей 102—105, 109, 110, 112
Разнообразие 442, 617
— биохимическое 325, 330
— в развитии экосистем 329—331
— видовое 190—198, 310, 329—331
— необходимость 644
— показатели 187
Разнотравье 502
Разрешающая способность модели 361
Ракушечники 207
Распределение 265—269
— людей и домашних животных 73—75
Расселение особей 259—262
Растения 16, 18, 19, 29, 34, 37, 38, 470, 72
— агрегация 269
— включение радиоактивных осадков 5[illegible]
— водные 28, 393
— длинного дня 152
— индикаторы 180
— исчезающие 533
— карликовые 491
— конкуренция 283
— короткого дня 152
— лазящие 514
— наземные 28, 29
— поглощение шума 569
— приманки 566
— поведенческие приспособления 464
— пустыни 485, 507
— радиочувствительность 576, 581
— семенные 353, 470
— — в море 425
— спектральные характеристики 595
— тропизмы 320
— цветение 202
Растительность 27, 472
— и климат 162, 163
— — пожары 174, 176
— — почва 171
— — энергия 594
— картирование 599, 603—605
— климаксная 489
— поглощение света 57
— показатели при изучении 213
— соотношение подземных и надземных частей 483—485
— субсистема 482—486
Растительноядные животные 22, 29, 292
— рыбы 94, 95
Растительные остатки, разложение 474
Расширение ареалов 149
Реактор(ы) 573, 579, 588
— размножатели 525, 589
Регенерация системы 631
— химическая 632
Регуляция(и) 211, 518, 645
— в популяциях 292
— зависимость от плотности 251, 252
— на основе межвидовых взаимодействий 255
— численности 271
Редокс-потенциал 444
Редуценты 19, 292
Река(и) 167, 382, 624
— биотические сообщества 410
— зональность 415
Река(и), продуктивность 465
Рекомбинации 354
Рентгеновское(ие) излучение (лучи) 572, 574, 576
Реотаксис 414
Репелленты 294
Репродуктивный возраст популяции 227
— потенциал 232, 233
Репродукция, чистая величина 225, 234
Ресурсы 521—547
— инвентаризация и картирование 604
— количественная оценка 606
— минеральные 523—525
— необходимые для жизни 345
— охрана и восстановление 50, 116, 350, 560, 649
Речные дельты 456
— животные 414
Ризосферная среда 301
Рисовые болота 136
— поля 120, 347
Ритм(ы) 151, 154, 202
— суточный влажности 159
— физиологические 317
— циркадные 317
Рифы 448. См также Коралловые рифы
Родник 382
Рождаемость 209, 217—221, 225
— зависимость от плотности 255, 256
— насекомых контроль 152
Рост 52
— городов 523
— дрожжей 239, 241
— идеальный 238
— кривые 236, 237, 239—242
— логистический 238, 241
— микроорганизмов 622—628
— населения 523
— обусловленный плотностью 238
— популяции, определяющие факторы 258
— — скорость 231—236
— — типы 236—243
— — человека 648
— предел 236
— растений 159
— скорость 243
— технологический 523
Ростовые вещества 45
Ручей(ьи) 382
— животные 414
— сообщество 417
— экспериментальные 410
Рыбные пруды, влияние удобрения 124
Рыбный промысел 445
— — модели 361
Рыболовное хозяйство 530
Рыборазводное хозяйство 530
Рыбы 27, 97, 213, 390, 396
— анадромные 462
— в море 442
— — озерах 401
— — текучих водах 414, 416
— — в цепях питания 94—97
— глубоководные 454
— детритоядные 348
— донные 443
— замор 401
— кормовые 530, 531
— лимнической зоны 399

Рыбы морские 425, 542
— океанического района 452
— пелагические 443
— пещерные 482
— планктоноядные 442
— придонные 442
— продукция 94—97
— промысловые 408, 430, 443, 530, 531
— разведение 94—97, 211, 530, 531
— распределение 200, 201, 415
— стаи 454
— травоядные 464
— хищные 443, 530
— чувствительность к CO_2 165

Саванна 316, 503, 504
Самоопыление 312
Саморегуляция 255
Сапротрофы (сапротрофные организмы) 16, 19, 20, 23, 41, 46, 388, 474
— в море 431
Сапрофаги 17, 40, 41, 97, 112
Сверхпаразиты 110
Свет 52—54, 417
— видимый 56, 155
— и первичная продукция 62, 83, 91, 101
— компоненты 57
— лимитирующий фактор 154—157, 459
— поглощение в воде 386
— регулирующий фактор 151
Светящиеся органы 454
Свечение биологическое 454
Северо-Атлантическое течение 421
Севооборот(ы) 120, 345, 477, 536, 566
Сезонная активность 154
— изменчивость рождаемости 221
— периодичность 202
— *распределение планктона* 430
Сезонные изменения плотности популяции 244, 397
— — фотопериода 151
— сукцессии 327
Сельское хозяйство в теплом климате 135
— — выход CO_2 в атмосферу 128
— — интенсивное ведение 64
— — механизация 526
— — модели 378, 379
— — на основе детрита 347, 348
— — планирование 538
— — потребность в энергии 64 65
— — приложение экологии 525, 526, 529
— — степное 176
— — тропическое 74, 525
Сельскохозяйственное загрязнение 554
Сельскохозяйственные культуры 78 149 159
— — продуктивность 61—64, 71
— монокультуры, неустойчивость 290
— экосистемы 345
Семейный участок 271
Сера 462
— индикаторы 180
— круговорот (биохимический цикл) 619
— *лимитирующий фактор* 166
— окислы 562
Сервомеханизмы 48
Серные бактерии 37, 38
Серобактерии, роль в жизненном цикле 122
Сероводород (H_2S) 37, 121, 407
Сероводород (H_2S), анаэробные процессы 39, 444
Сетевые модели 92
Сетной планктон 389, 429
Сизигий 421
Симбиоз 135, 191, 194, 276, 297, 332, 448, 450, 460, 514
— между микроорганизмами и растениями 298
— облигатный 297
Симпатрическое видообразование 311—313
Симпатрия 310
Синергизм 563
Синэкология 13, 518
Системная экология 15, 358—379, 519
Системный анализ 359
Системы жизнеобеспечения 629—643
— слежения 26
Скалистые побережья 458
Сканирование 593, 594
Скопление особей 268
Скрэб 515
Следовые металлы 133
— элементы 166
Случайное распределение 252, 265—267
Смертность 209, 221—236, 256
Смещение признаков 310, 311
Смог фотохимический 122
Снеговой покров 604
Соленость 424, 425, 455
— в лиманах 456, 458
— — морских местообитаниях 164
— регулирующий фактор 151
Соли, транспорт 485
Солнечная система, рассеяние энергии 53
— энергия 25, 594
— — поступление 56, 593
— — расход растениями 485
Солнечное излучение 53, 59, 72
— — состав 155
Солнечные пятна 250
Солнечный свет 118
Солярриметры 59
Сообщества(о), анализ 187—191
— бентосные 439
— биотическое 181—183
— в море 428, 431—454
— — ручье 417
— влияние радиации 577
— высокопродуктивные 194
— классификация 185, 187, 326, 428
— климаксное см Климакс
— компенсация факторов 143
— лиманов 459 461—466
— лимнической зоны 397
— литоральной зоны 391—397
— листопадного леса 496
— лотические 412—415
— мелкие 181
— метаболизм 25, 109, 326 583
— морской среды 431
— на выходах гранита 586
— наземные 66, 186, 189, 469, 474, 486
— — распространение 489—517
— — *структура* 472—476
— океанического района 452—454
— плесов 412, 413
— перекатов 412—415
— переходной зоны 203
— периодичность 202

Сообщества(о) песчаного берега 437
— полыни 182, 183
— послеледниковые 206
— пресноводные 390—400
— ручья 94
— северные 186
— сохранение 521
— стабильные, продукция 66
— структурный тип 199—202
— сукцессия 335
— термин 11
— терминальное 341
— функционирование, показатели 560
— южные 186
Сопротивление среды 232
Сопряженная эволюция 191, 255, 350, 354, 355
Сорные виды 148, 566
Сорняки 205, 313, 533
Сосуществование 281
Спектрозональное наблюдение 594
Сперматофиты 186
Специализация особей 270
Среда 17
— биохимия 45
— обогащение 619
— энергия 56—59
Срединно-океанические хребты 427
Стабильность 54, 194, 332, 442
— импульсная 346
— связь с разнообразием 196, 330, 331
Стагнация 421, 451
Стадии первых поселенцев 324
— (развития) экосистемы 324, 340
Старицы 407
Статистический анализ 267
Статистические методы 265, 483
Стационарное состояние 626
Стеновиды 180
Стеногалиинный 142
Стеногидрический 142
Стеноойкный 142
Стенотермный 142
Стенофагный 142
Степиая фауна 502
— экосистема, модель 373
Степные почвы 169
— районы 335
— травоядиые животиые 309
Степь(и) африканская 347
— климатический климакс 344
— пожар 176
— умеренной зоны 499—503
Стерилизация 566, 579
Сток(и) 451
— связь с водными бассейнами 25
— теплой воды 459
Стохастические связи 199
Сточные воды 43, 65, 293, 339, 460, 555
— — влияние иа бентос 196
— — восстановление 535
— — загрязиение водоемов 399
— — орошение 121
— — очистка 40, 45, 138, 538, 549—555, 559, 623
Стратификация 154, 199, 330
— в озерах 400
— популяции рыбы 200, 201
Стресс(ы) 65, 112, 192, 251, 329, 409
— нарастаиие 50
— создаваемые человеком 347
Стрессовые влияния 256
— эксперименты 141
Сублитораль 436, 437
Субтропики 158
Субтропические воды сообщества 431
— земли 135
— моря 445
— озера 403
Субтропический лес 499
Сукцессия 92, 183, 491
— аллогенная 328
— бактериальиая в микроэкосистеме 614
— биоэнергетические основы 324
— в водных местообитаниях 337
— — микрокосме 327—329
— вторичная 333, 335, 502
— гетеротрофная 339, 340
— и разнообразие 329—331
— модель 325
— мелких оргаиизмов 183
— на дюнах 335
— — заброшенных проселочных дорогах 335
— наземная 337
— олиготрофно эвтрофная 404
— определение 324
— первичная 333
— химически индуцированные 335
— экологическая 324—340
— эктокрииная теория 339
Суточная(ые) активиость(и) 154
— периодичиость 202
— колебания потока энергии 58
— миграции зоопланктона 398
Суша, экология 469—517
Сырье минеральное 524, 525

Таксис(ы) 319, 320
Тектонические процессы 456
Телевидение подводное 419
Телеметрия 154, 593, 594
Темновое поглощеиие 82
Температура(ы) 46, 202, 483, 484
— в микросреде 178, 179
— — наземной среде 469, 486
— — пресной воде 384—386
— влияние на рост 233
— выживания и распределения оргаиизмов 416, 417
— и влажность, взаимодействие 161—164
— компенсация 143
— лимитирующий фактор 142, 151, 153, 154, 161
— тела, регуляция 322
Температурнаи стратификация 401, 403
Температуриые зоны 491
Теория общего адаптационного сиидрома 251
— множеств и преобразований 363
— непосредствеиного использоваиия минеральных веществ 135
— уровней иитеграции 13
— циклического переиаселеиия 251
Тепловое (термальиое) загрязнение 146, 451, 551, 589, 590
— излучение 52, 594
Тепловой бюджет водохранилища 406
Тепловые датчики 607

Тепловые отходы 589
Термисторы 154, 386
Термодинамика, законы 52—54, 72, 86, 96, 589
Термодинамическая упорядоченность 327
Термоклина 400, 401
Терморегуляционное поведение 322
Термочувствительные радиопередатчики 322
Термоядерная реакция 585
Термоядерное оружие 585
Термоядерные реакторы 525
Террасы илистого грунта 460
Территориальная регуляция 539, 649
Территориальное поведение 255, 272, 273, 306
Территориальность 268, 271—273
Технологические аспекты экологии 518, 519
Течение(я) в море (океане) 421
— лимитирующий фактор 167, 386, 410, 412
— микростратификация 411
— экваториальные 421
Тигмотаксис 414
Токсичные цветения 465
Толерантность 139—142, 455
Топливо ископаемое 353
Топографические карты 603
Торфяные болота 405
Травостои смешанные 281
Травоядные животные 499, 503, 534, 595
Травянистые сообщества 491, 581
— растения 335
Трагедия общин 316
Транспирация 30, 125, 167, 469, 485, 515. См. также Эвапотранспирация
— эффективность 159, 507
Тропизмы 319, 320
Тропики 158, 244, 301
— сельское хозяйство 525
— температурная стратификация 403
Тропическая саванна 503, 504
Тропические биомы 515
— воды, сообщества 431
— моря 445
— области 58
— экосистемы 138, 460
Тропический лес 186, 194
Трофическая структура 105—111
Трофический(е) уровень(ии) 85, 90, 94, 101, 211, 212
Тундра(ы) 93, 178, 186, 484, 486, 491—493, 586
Турбидистат(ы) 30, 50

Углеводороды 562—564
Углеводное загрязнение 560
Углеводы 156, 619
Углекислый газ 469, 550, 634
Углерод (радиоактивный; ^{14}C) 67, 82, 426, 582, 621, 635
— круговорот 114, 115
Уголь 525
Угодья, классификация 536
Удобрения 124, 328, 526
Ультрафиолетовое излучение (радиация) 56, 122, 155, 351, 536
Управление дикой природой 529, 530
Уравнения(е) дифференциальные 232, 236—239, 363, 366, 267, 377
— конкуренции 305
— линейное 367
Уравнения(е) логистические(ое) 236, 238, 240
— Лотки — Вольтерры 278, 287
— Михаэлиса — Ментен 621
— нелинейное 367
— разностные 363, 373
— роста 232, 238, 239, 254, 275, 278, 332
— экспоненциальные 260
Ураганы 167
Урановое горючее 588
Уровни организации 11, 12
Урожай(и) в сельском хозяйстве 73, 526
— коэффициенты вариации 149, 150
— на корню 61, 66, 102, 113, 213, 327
Урожайность 314
Устойчивость 191
Устричное хозяйство 467
Устричные рифы 460
Устрицы 147, 461
— культивирование на плотах 467

Фаготрофы 16, 19, 138, 388
— в море 431
— — разложении 44
Фаготрофные (макро) консументы 474
Фазовые диаграммы 369
Фанерофиты 472
Фаунистические области 470
Фенотип 305
Физические факторы 34
Фильтраторы 389, 399, 437
Фитопланктон 22, 27, 28, 70, 89, 94, 134, 137, 147, 398, 426, 462
— в море 156, 428, 430, 442
— — — Саргассовом 150
Фитопланктон в озерах 397, 400
— — открытых водах 397
— — прудах 408
— литоральной зоны 295
— ловля 429
— неритический 435
— океанический 353
— продукция 431
— распределение сезонное 430
— сукцессионный градиент 339
— цветение 397, 465
Фитосоциология 482
Фитофаги 18
Флористические области 470
Форелевые хозяйства 406, 531
Фосфаты 421, 469, 555, 559
— загрязнение среды 121, 124
— лимитирующий фактор 387
Фосфор (^{32}P) 67, 82, 115, 120, 123, 124, 140, 201, 301, 331, 581, 582, 620
— круговорот 35, 116, 117, 120, 121, 126
— лимитирующий фактор 121, 124, 126, 166
— меченый 44
— регенерация 137
Фотическая зона 429
Фотограмметрия 597, 600, 603, 604
Фотографирование 592, 593, 610
Фотография(и), расшифровка 600
— подводная 440
— структура 598, 599
— цветные 598
Фотопериод 151, 459
Фотопериодизм 152, 153, 202, 317
Фоторезисторы 594

Фотосинтез 18, 23, 29, 37, 38, 56, 57, 61, 70, 77—84, 112, 122, 351, 397, 454, 563, 640
— бактериальный 621
— в горячих источниках 417
— — лиманах 462, 464
— — море 70
— — пресной воде 386
— — системе жизнеобеспечения космонавтов 635—637
— валовой 29, 60, 91
— водорослей 450, 451, 631
— зависимость от световой энергии 156, 157
— интенсивность 164, 165
— лесного сообщества 12
— лимитирующие факторы 486
— наблюдаемый 60
— необходимые микроэлементы 167
— общий 326
— уравнение 37, 77
— фитопланктона 431, 564
Фотосинтезирующая биомасса 66
Фотосинтезирующие бактерии 37, 38
Фототропизм 320
Функциональные зависимости 361
— царства природы 19
Фьорды 456

Хадаль 427
Хамефиты 472
Хемоклина 406
Хемолитотрофы 617
Хемосинтез 60, 621
Хемосинтезирующие бактерии 38
— экосистемы в космосе 638
Хеморегенерация механическая 631—635
Хемостат(ы) 30, 31, 625—627
Химическая среда 34
Химические регуляторы 46
Хищник(и) 149, 276, 277, 287—293, 428, 502, 503, 564
— в пустыне 183
— влияние на популяции хлопковых крыс 583
— донные эквивалентные 309
— нападение на коралловые рифы 451
— удаление 293
— человек 290
— цепи 97
Хищник — жертва (добыча), система 49, 246, 251, 278, 375
— — — у простейших 259
Хищничество 194, 244, 264, 273, 276, 277, 285, 289
— в прудах 408
— насекомых 254
Хищные насекомые 22
— птицы 257, 493
— рыбы 22, 443, 530
Хлорофилл(ы) 19, 156, 429, 434, 451, 494
— водорослей 393, 394
— в сообществах 82—85, 439
— поглощение света 57
— — энергии 594
Хозяин — паразит, взаимоотношения 287
Холистический подход 31, 191
Холоднокровные животные 322
— позвоночные 396
Хоминг 322
Хэммок 499

Царства (природы) 19, 20
Цветение 92, 327, 329, 337, 345, 430, 627
— автотрофное 353
— в лиманах 464
— в озерах и прудах 397
— весеннее 84, 397
— внесезонное 152
— водорослей 140, 391, 397, 398, 552
— зоопланктона 398
— планктона 234, 404
— фитопланктона 397
Цветовое зрение 156
Целлюлозные бактерии 475
— миксобактерии 474
Цепи питания арктические 93—94
Цивилизация, явление природы 53
Цикл(ы). См. также Круговороты
— азота 67
— биогенных веществ в море 426
— десятилетний 250
— саранчи и кузнечика 248, 249
— численности 494
Циркадный ритм 202, 317, 319
Циркуляция в море 421

Чапарраль 293, 344, 347, 509—511
Частотные кривые 483
Человек (человечество) 110, 182, 470, 546
— в космическом корабле 629, 640, 641, 643
— — пустыне 509
— влияние на биосферу 75, 76, 451, 460
— — — круговороты 116
— — — лиманы 466—468
— — — пресные воды 382
— — — степи 502, 503
— — — сукцессию 344
— — — экосистемы 345—350, 360
— возрастные пирамиды 231
— плотность населения 75, 76
— популяция, рост 239, 240
— принцип Олли 270
— и радиоактивные осадки 586, 587
— радиочувствительность 578
— ритмы циркадные 319
— хищник 195, 290
— экологическая зависимость 34, 345—350
— экология 13, 47, 50, 51, 194, 519, 546
— — исторический обзор 645, 646
— — прикладная 644—650
— — экосистема, минимальный размер 640
Черный(е) ящик(и) 31, 48, 138, 360
Численность 186, 191, 213
— колебания 242
— мелких организмов 29
— микроорганизмов 475, 612
— отиосительная 210, 213
— изменения 243, 249—252

Шельф, бентос 442
Шеннона функция 192
Шенноновский показатель 187, 193
Широта ниши 305
Шредингера соотношение 54

Шум 567
Шумовое загрязнение 567—570

Эвапориметр 159
Эвапотранспирация 65, 159, 162, 179, 486, 604. См. также Транспирация
Эволюция 17, 313, 469
— групповой отбор 355—357
— естественный отбор 312—314
— на суше 470
— синхронная 286
— сопряженная 350, 354—355
— теория 205
— химическая 629
— экосистемы 274, 350—354
Эволюционное древо 19
Эвривиды 180
Эвригалинный 142
Эвригидрический 142
Эвриойкный 142
Эвритермный 142
Эврифагный 142
Эвтрофикация 25, 36, 80, 116, 140, 150, 165, 293, 340, 462
— обратимость 328, 558, 559
— океанов 349
Эвтрофные озера 404, 405
Эвфотическая зона 390, 428, 452
Эквивалент популяции домашнего скота 74, 75
Экзобиологня 629, 641, 642
Экзокрины 45
Экзотермные животные 322
Экологические доминанты 185
— индикаторы 179
— ниши 303
— продуктивности 100—102
— просчеты 522, 523
— эквиваленты(ность) 309, 470, 507
Экологический бумеранг 523
— возраст 227
— гомеостаз 287
— максимум 141
Экология космического полета 629—643
— лиманов 455—468
— микроорганизмов 611—628
— моря 419—454
— насекомых 474
Экология нашествий 472
— определение 9, 10, 429
— отношенне к другим наукам 9—13
— подразделения 13
— пресиых вод 382
— прнкладная 518
— — человека 644—650
— радиационная 571—591
— суши 469—517
— человека 519, 536, 537
— — исторический обзор 645, 646
— и экономика 54, 519, 562
Экосистема(ы) 11, 16—51
— зрелые 326, 332
— компоненты 16, 19
— контроль 191
— мелководные 337
— микробиологическнй анализ 614
— молодая 332
— наземные 108, 470
— обводненная 507
Экосистема(ы) открытая(ые) 411
— охрана 522
— пресноводные 383, 387
— прибрежные 458
— продуктивность 59—85
— пустынные 509
— развитие 194, 345—350, 560
— — стратегия 324—340
— радиационные эффекты 579
— речного бассейна 411
— с колеблющимся уровнем воды 346, 455, 464, 531
— северных районов 249
— солнечное излучение, поглощение 56—59
— созданные человеком 517
— стабилизированная 324
— структурная основа 28
— таксономическнй состав 354
— типы 30
— тропические 460
— управленне, днстанционные датчнки 592—610
— хемосинтезирующая 638
— эволюция 274, 350—354
— энергетика 17, 56, 60—65, 86—90, 99, 110—113, 326, 348, 378, 607—609, 621
— эстуарная 111, 112
— ярусы 18, 87, 88
Экоснстемное мышление 569
Экосфера 11
Экотипы 143
Экотон(ы) 203—205, 455, 491, 498, 515
Экстраметаболиты 330
Эктокрины (эктокринные вещества) 45, 47, 50
Электромагнитное излучение 155, 572
Электромагнитный спектр 155, 592, 593
Электронное загрязнение 567
Электронные датчики 154, 386
— процессоры 603
— системы 592
— устройства 419
Электронный счетчик 574
Электростанции 532, 588
Эмиграция 258, 259
Эндемичные виды 470
Эндотермные животные 322
Энергетика 525
— влияние загрязнения 552
— экосистем 111—113, 378. См. также Поток энергни; Энергия
Энергетические отношения и клетка 621
— субсидии 65
— характеристики среды 56—59
Энергетическое равновесне 53
Энергия см. Поток энергии; Энергетика
— ассимнлированная 91
— в биологических системах, правило максимума 324
— — экологическнх системах 51—113
— вспомогательная 65
— добавочная (дополнительная) 62—65, 378, 464
— единицы 55
— запасы 521
— и животные, взаимоотношения 595
— — масса 594
— — растения, взаимоотношения 594
— кинетическая 53

Энергия, концепции основные 52
— концепции основные 52
— метаболизированная 91
— переносы долговременные 61
— поступление в экосистему 56, 60—63, 65
— потенциальная 53
— поток см. Поток энергии
— превращения 52
— распределение в экосистемах 99, 110, 348
— рассеяние 469
— регистрация 594
— световая 53, 54
— тепловая 52—54, 58
— утечка 60, 65, 112
Энтропия 52, 54, 191
Эпилимнион 79, 401
Эоловые отложения 169
Эпибентос глубоководный 454
Эпидемии 288
Эпидемические вспышки 286
Эпизоотии 288, 289
Эпитофитии 288, 289
Эпифауна 437
Эпифитные бромелиевые 494
Эпифитные водоросли 464
— мхи 494
Эпифиты 472, 485, 499, 514
Эрозионный цикл 382
Эрозия 25, 212, 130, 169, 337, 345
— усиление 160
Эстуарий(и) 60, 63, 65, 455
— бореальной зоны 196
— в умеренном поясе 194
— продуктивность 465
— энергетика 111, 112
Эукариотическое царство 20
Эффективность экологическая 100—102

Ядерная энергетика 576
— физика, концепции и термины 571
Ядерное деление 576
— оружие 585, 586
Ядерные взрывы 573, 585, 586
— реакции 576
Ядерный синтез 576
Ядовитые вещества 558
Яды 550

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

Abies grandis 494
Acartia 143
Acacia cornigera 355
Acanthaster planci 451
Acantholeberis 396
Acmaea 256
Acrostichum 447
Adansonia 503
Aerobacter 40, 618
Aeschna 394, 396
Agropiron 502
— *smithii* 501
Alnus 119
Amphisolenia 435
Amphiura 440
Anabaena 118, 392, 398
Anacharis 393
Andropogon 503
— *gerardi* 501
— *scoparius* 501
Anisoptera 394
Antosoa 448
Araucaria 119
Artemia 406
Asellus 394
Asotobacter 118
Asplanchna 396
Asterionella 392, 434
Astragalus 180
Athiorhodaceae 37
Avicennia 447
— *nitida* 445

Bacillariaceae 393
Bacillus sp. 614
Balanus 292, 440
Beggiatoa 38, 617
Bibiocephala 413
Biddilphia 434
Blepharocera 414
Blepharoceridae 413
Bosmina 396, 398
Bosminidae 396
Botriococcus braunii 124
Bouteloua 501, 502
Brasenia 393
Brevoortia 461
Bromus 501
Buchloe 502
— *dactyloides* 501
Bupalus 247

Cactaceae 470
Caenus 394
Callianassa 297
Calandra 235
Calanoida 396, 398
Calanus 435
Calothrix 440
Campeloma decisum 394
Campostoma anomalum 415
Carex 580
Casuarina 119
Catonotus f. flabellaris 415
Catostomus c. commersonnii 415
Cecropia 515
Ceonothus 119
Ceratium 435
Ceratophyllum 393
Cetacea 452
Chaetoceros 434
Chaetognatha 435
Chalcididae 417
Chaoborus 396, 399
Chara 392, 393, 395
Chenopodiacea 508
Chilopoda 476
Chironomidae 417
Chloramoeba 435
Chlorella 148, 616, 632, 636
Chlorobacteriaceae 37
Chlorophyta 394, 434, 451
Chrondris 440
Chthamalus 292, 440
Chydoridae 396
Cladophora 414
Clethrionomis 284
Cloeon 394
Clostridium 118
Clupeidae 442
Clusia 514
Coelenterata 448
Cordylophora caspa 148
Corethron 434
Coriaria 119
Corixa 307
Corixidae 395
Coscinodiscus 434
Cottus b. bairdii 415
Ctenophora 435
Culex pipiens 394
Cyclopoida 396, 397
Cyclopoidea 397
Cyclops 398
Cyanophyta 394
Cynoscion nubulosus 461
Cyprinodon macularius 142
Cyrinidae 396

Danaus plexippus 355
Daphnia 144, 236, 282, 396, 397
Daphnidae 396
Dendrocopus 305
Dendroica magnolia 199
Desulfovibrio 39
Diaphanosoma 396, 398
Diaptomus 398
Dicrostonix 246
Dictiocha 435
Diplopoda 307, 476
Dipsosaurus 322
Dineutes 396
Dinophysis 435
Ditilum 434
Do fusca 200
— *veres* 199
Dolichopodidae 417
Dorosoma 399
Drosophila melanogaster 357
Dunaliella 435
Dytiscidae 395
Dytiscus 394

Elaegnus 119
Eleocharis 392
Elodea 393
Emerita 437
Emmeranthe 147
Engraulis mordox 293
Entomobria 476
Entothia parasitica 287
Ephemeridae 227
Ephydridae 417
Erechis 297
Esox 396
Eubacteriales 617
Eucalyptus 511
Euglena 395
Eulohmannia 476
Euphausiidae 435
Euphorbiaceae 470
Eurytoma curta 256

Fontinalis 414
Fragilaria 392, 434
Fucus 440
Fundulus 442

Gambusia 396
Gammarus 394
Gemma gemma 268
Geospiza 311
Gerridae 396, 397
Gerris 396
Gingko 119
Glaucomus 317
Gloeotrichia 392
Glomeris 478
Goera 413
Gomontia 440
Gonyaulax 435, 464
— *catenella* 464
Globigerina 454
Gymnodinium 464
Gyrinidae 396, 397

Haliplidae 395
Harpacticoidea 397
Hexagenia 413
Heteromyidae 508
Heteropoda 435
Helisoma trivolvis 394
Helocodulia 394
Hemiptera 394
Hibiscus 447
Homarus 310
Hydracarina 394
Hydrogenomonas 638, 639
Hydrophylidae 395
Hydropsyche 413, 414
Hymenoptera 270
Hypermastigina 298

Imperata 503
Iron 413
Isochrysis 435
Isogenus 413
Isoptera 270

Japyx 476
Juniperus 511

Koeleria cristata 501, 502

Laguneularia 447
Lebistes reticulatus 296
Lemna 636
Lemmus 246
Lespedeza 269
Lestes 394
Leucothrix sp. 625
Littorina 440
— *danaxis* 310
— *irrolata* 310
— *littorea* 310
— *scutelata* 310
— *ziczac* 310
Locusta migratoria 248
Lucilia macillaria 579
Lumbricidae 477
Lymnaea (pseudosuccinea) columella 394

Macoma 440
Malacosoma 251
Macoranga 515
Macrocyclops 396
Macrothricidae 396
Melospiza melodia 149
Menidia 442
Menippe 310
Microcystis 392
Microentomon 476
Microtus 179, 284
— *agrestis* 235
Mideopsis (Hydracarina) 394
Modiolus demissus 126
Monera 19
Mormoniella 256
Mugil 462
Mulinia lateralis 268
Musanga 515
Musculium 396
Myrica 119
Myriophillum 393
Mysis 405
Myxophiceae 417

Najas 393
Nannochloris 147
Navicula 392, 434
Nepidae 394
Nitella 393
Nitrobacter 118
Nitrosomonas 118
Nitschia 147, 392
— *closterium* 434
— *palea* 124
— *seriata* 434
Nostoc 118
Notholca 396
Notonecta 303, 307, 394
Notonectidae 395
Hotropis albeolus 415
Numphaea 392, 393
Nyssa 497

Odonata 394
Oedogonium 395
Orchelium 262
Ornithocercus 435
Oryzaephilus 282, 283
Oryzopsis 501
Oscillatoria 395
Ostracoda 397
Panicum 503
— *sanguinale* 581
— *virgatum* 501

Panulirus 310
Paracoenia turbida 417
Paralithodes 310
Paramecium aurelia 279, 281
— *bursaria* 281, 282
— *caudatum* 279, 281, 282
Parasitengona 417
Parulidae 200, 305
Parus 283
Pauropus 476
Pediculus humanis 235
Pelops 476
Penicillium 296
Peridinium 435
Peromyscus 317
Phaeophyta 434
Phalacrocorax carbo 284
Phalacrocorax aristotelis 284
Phinichtus cataractae 415
Physa gyrina 394
Pinus monophylla 511
— *edulis* 511
Picea sitchensis 494
Planktoniella 434
Pleuroxus 396
Poa 501, 502
Polynemidae 310
Polyodon 413
Pomolobus pseudoharengus 310
Ponnisetum 503
Pontederia 392
Pontosphaera 435
Popilius 45
Portunus 141
Poroliton 448
Potamogeton 393
— *diversifolia* 392
Potamogeton pectinalis 392
Potamogetonaceae 393
Progomphus 413
Protista 19
Protochrysis 435
Psephenidae 413
Psephenus 413
Pseudomonadales 617
Pseudomyrmex ferruginea 355
Pteropoda 435

Rana pipiens 142
Ranatra 394
Rangia cuneata 466
Rattus norvegicus 235
Rhagovelia 396
Rhinichthys atratulus obtusus 415
Rhizobium 118
Rhizophora 447
— *mangle* 445
Rhizosolenia semispina 434
Rhododendron hirsutum 285
Rhodophyta 434
Rhodospirillum 118
Richteriella 392
Rivularia 395, 440
Ruppia 393

Sabal palmetto 499
Sagittaria 186, 392
Salmo gairdneri irideus 415
Salvelinus 142
— *f. fontinalis* 415
Sardinops caerulea 293
Scirpus 392
Scleractinia 448
Scolopendrella 476
Senescella 396
Sequoia 494
Sialis sialis 220, 221
Sida 398
Sididae 396
Signalosa 399
Simocephalus 282, 397
Simuliidae 413, 414
Siphonales 451
Sitta 310
Sorghastrum nutans 501
Solenopsis 565
Solidage 269
Sorangium 617
Sphaeriidae 396, 399
Sparganium 392
Spartina alterniflora 263, 312
— *maritima* 312
— *townsendii* 312, 313
Spermatophyta 426
Spirodela 636
Spirogira 395
Sporobolus heterolepis 501
Stichococcus 147
Stipa 502
— *spartea* 501, 502
Staphylinidae 476
Streptococcus faecalis 623
Sula bassana 214
Symbiodinium 450

Tendipes 396
Thalassia 460

Thalassiosira 434
Thalassiothripe 434
Thiorodaceae 37
Tiliqua 322
Tillandsia 497
Tolipella 393
Trachytrechus angustipennis 417
Trematomus bernacchi 142
Triaenodes 394
Tribolium 279, 282, 283
— castaneum 235, 280
— *confusum* 220, 280
Tridacna 450
Trifolium 279
— *repens* 281
Trillium 303
Triposolenia 435
Troglodites aedon 149
Tubifex 396
Turdus migratorius 149
Typha 392
Uca pugilator 285
— *pugnax* 285
Upogelia 297

Vallisneria 393
Veliidae 396
Venus 440
Vibrio 618

Winteraceae 511

Zannichellia 393
Zostera 426, 460, 463, 464
Zygnema 395
Zygoptera 394

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие к русскому изданию 7
Из предисловия автора к третьему изданию 7

ЧАСТЬ 1

ОСНОВНЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИНЦИПЫ И КОНЦЕПЦИИ 9

Глава 1. Предмет экологии 9

1. Экология — ее отношение к другим наукам и значение для человеческой цивилизации 9
2. Подразделения экологии 13
3. О моделях 14

Глава 2. Экологическая система. Принципы и концепции 16

1. Концепция экосистемы 16
2. Биологический контроль химической среды 34
3. Продуцирование и разложение в природе 36
4. Гомеостаз экосистемы 48

Глава 3. Энергия в экологических системах. Принципы и концепции . . . 52

1. Обзор фундаментальных концепций, связанных с энергией 52
2. Энергетические характеристики среды 56
3. Концепция продуктивности 59
4. Пищевые цепи, пищевые сети и трофические уровни 85
5. Метаболизм и размеры особей 102
6. Трофическая структура и экологические пирамиды 105
7. Энергетика экосистемы (резюме) 111

Глава 4. Биогеохимические круговороты. Принципы и концепции 114

1. Структура и основные типы биогеохямических круговоротов . . . 114
2. Количественное изучение биогеохимических круговоротов 122
3. Осадочный цикл 130
4. Круговорот второстепенных элементов 132
5. Круговорот органических питательных веществ 133
6. Круговорот питательных веществ в тропиках 134
7. Пути возвращения веществ в круговорот 136

Глава 5. Лимитирующие факторы 139

1. «Закон» минимума Либиха 139
2. «Закон» толерантности Шелфорда 140
3. Обобщенная концепция лимитирующих факторов 145
4. Условия существования как регулирующие факторы 151
5. Краткий обзор лимитирующих физических факторов 153
6. Экологические индикаторы 179

Глава 6. Организация на уровне сообщества. Принципы и концепции . . . 181

1. Концепция биотического сообщества 181
2. Классификация элементов сообщества и коицепция экологического доминирования 185
3. Анализ сообществ 187
4. Видовое разнообразие в сообществах 191

5. Структурный тип сообщества 199
6. Экотоны и концепция краевого (приграничного) эффекта 203
7. Палеоэкологня: структура сообщества в прошлые века 205

Глава 7. Организация на популяционном уровне. Общие представления и понятия 209
1. Свойства популяционной группы 209
2. Плотность популяции и показатели относительной численности . . . 210
3. Динамнка популяций. Общие соображения 215
4. Рождаемость 217
5. Смертность 221
6. Возрастиая структура популяции 227
7. Потенциальная скорость естественного роста популяции 231
8. Типы роста популяций и представление о емкости местообитания . . 236
9. Флуктуации численности популяций и так называемые «циклические» осцилляции 243
10. Регуляция численности популяций и представление о зависящей и не зависящей от плотности регуляции 252
11. Характер расселения особей 258
12. Поток эиергии в популяции, или биоэнергетика 262
13. Структура популяции; характер распределеиия (дисперсии) организмов в пространстве 265
14. Структура популяции, агрегация и принцип Олли 268
15. Структура популяции. Изоляция и территориальность 271
16. Типы взаимодействия между двумя видами 273
17. Отрицательные взаимодействия, межвидовая конкуренция 276
18. Отрицательные взаимодействия: хищничество, паразитизм, антибиоз 285
19. Положительные взаимодействия: комменсализм, кооперация, мутуализм 296

Глава 8. Вид и индивидуум в экосистеме 303
1. Понятия местообитания и экологической ниши 303
2. Экологические эквиваленты 309
3. Смещение признаков: симпатрия и аллопатрия 310
4. Естественный отбор: аллопатрическое и симпатрическое видообразования 311
5. Искусственный отбор. Одомашнивание 314
6. Биологические часы 317
7. Основные типы поведения 319
8. Регуляторное и компенсаторное поведеиие 322
9. Групповое поведение 323

Глава 9. Развитие и эволюция экосистемы 324
1. Стратегия развития экосистемы 324
2. Концепция климакса 340
3. Применимость теории развития экосистемы к экологии человека . . 345
4. Эволюция экосистемы 350
5. Сопряженная эволюция 354
6. Групповой отбор 355

Глава 10. Системная экология. Системный подход и математические модели в экологии 358
1. Природа математических моделей 358
2. Цели построения моделей 360
3. Анатомия математических моделей 361
4. Основиые математические средства построения модели 363
5. Анализ свойств модели 367
6. Методы построения моделей 370

ЧАСТЬ 2

ЧАСТНАЯ ЭКОЛОГИЯ (ЛАНДШАФТНЫЙ ПОДХОД) 380

Глава 11. Экопогия пресных вод 382
1. Пресноводная среда: типы и лимитирующие факторы 382
2. Экологическая классификация пресноводиых оргаиизмов 388
3. Пресноводная биота (флора и фауна) 390
4. Сообщества стоячих водоемов 391
5. Озера 400
6. Пруды 407

7. Лотические сообщества (сообщества проточных водоемов) 409
8. Продольная зональность в реках 415
9. Источники 416

Глава 12. Экология моря 417

1. Морская среда 417
2. Морская биота 426
3. Зональность в море 427
4. Количественное изучение планктона 428
5. Сообщества в морской среде 431

Глава 13. Экология пиманов 453

1. Определение и типы 453
2. Биота и продуктивность 461
3. Потенциал производства продуктов питания 466
4. Резюме 468

Глава 14. Экология суши 469

1. Наземная среда 469
2. Наземная биота и биогеографические области 470
3. Общая структура наземных сообществ 472
4. Почва 476
5. Растительность 482
6. Высокоподвижные животные наземной среды 486
7. Распространение главных наземных сообществ, биомы 489

ЧАСТЬ 3
ПРИКЛАДНЫЕ И ТЕХНОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ЭКОЛОГИИ 518

Глава 15. Ресурсы 521

1. Об охране природных ресурсов вообще 521
2. Минеральные ресурсы 523
3. Сельское и лесное хозяйство 525
4. Управление дикой природой 529
5. Аквакультура 530
6. Пастбищное хозяйство 533
7. Опреснение воды и воздействия на погоду 535
8. Землепользование 536

Глава 16. Загрязнение и здоровье окружающей среды 548

1. Цена загрязнения 549
2. Виды загрязнения 550
3. Этапы переработки отходов 552
4. Стратегия обращения с отходами и контроля над ними 555
5. Регистрация и контроль загрязнения 559
6. Законодательство об окружающей среде 560
7. Некоторые специальные проблемы 562

Глава 17. Радиационная экология 571

1. Краткий очерк важных для экологии концепций и терминов ядерной физики 571
2. Сравнительная радиочувствительность 576
3. Радиационные эффекты на экосистемном уровне 579
4. Судьба радиоактивных изотопов в окружающей среде 581
5. Проблема радиоактивных осадков 585
6. Уничтожение отходов 587
7. Будущее радиоэкологических исследований 590

Глава 18. Применение дистанционных датчиков для изучения экосистем и управления ими 592

1. Физические основы дистанционного обследования 593
2. Процесс извлечения информации 597
3. Роль дистанционных датчиков в экологическом исследовании . . . 604

Глава 19. Перспективы экологии микроорганизмов 611

1. Краткая история 611
2. Вопрос о численности 612
3. Вопрос распознавания 617

4. Активность микроорганизмов 619
5. Вопрос о скорости фуикционироваиия 620
6. Резюме 628

Глава 20. Экология космического полета 629

1. Типы систем жизнеобеспечения 630
2. Экзобиология 641
3. Резюме 643

Глава 21. На пути к прикладной экологии человека 644

1. Исторический обзор 645
2. Популяционная экология человека 647
3. Из чего должна слагаться прикладная экология человека 649

Список литературы 651
Указатель авторов 704
Предметный указатель 713
Указатель латиискнх названий 733

Ю. ОДУМ

ОСНОВЫ ЭКОЛОГИИ

Редактор Е. Казакевич, М. Николаева
Художник А. Шипов
Художественный редактор Ю. Урманчеев
Технический редактор Т. Максимова

Сдано в набор 18/II 1975 г.
Подписано к печати 24/VII 1975 г.
Бумага кн. журн. 70×108 1/16=23,25 бум. л.
65,10 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 68,44.
Изд. № 4/7782. Цена 5 р. 85 к. Зак. 1796.

ИЗДАТЕЛЬСТВО «МИР»
Москва, 1-й Рижский пер., 2

Московская типография № 11 Союзполиграфпрома при Государственном комитете Совета Министров СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли.
Москва, 113105, Нагатинская ул., д. 1.