



Кравченко Марина Александровна, старший преподаватель кафедры зоологии и экологии животных Харьковского национального университета имени В. Н. Каразина.

Интересы: трансформации гемиклональных популяционных систем зеленых лягушек, моделирование биосистем, рациональная природоохранная этика, преподавание зоологии и экологии

Шабанов Дмитрий Андреевич, доцент кафедры зоологии и экологии животных Харьковского национального университета имени В.Н. Каразина, кандидат биологических наук, доцент, Отличник просвещения Украины.

Интересы: популяционная экология и эволюция бесхвостых, эволюционная биология, герпетология, развитие биосистем и его моделирование, преподавание зоологии и экологии



Д. Шабанов, М. Кравченко. Материалы для изучения общей экологии

Ф. А. Шабанов
М. А. Кравченко
Материалы



для изучения курса общей ЭКОЛОГИИ
с основами средоведения
и экологии человека

Модуль I



Глава 1 Биосистемы
Глава 2. Биосфера

Модуль II



Глава 5. Организмы

Модуль III



Глава 3. Экосистемы
Глава 4. Популяции

Модуль IV



Глава 6. Человек

Материалы

для изучения курса общей экологии

с основами средоведения и экологии человека

Учебное пособие для студентов
биологических специальностей университетов

Д.А. Шабанов, М.А. Кравченко

Харьков, ХНУ, 2009

УДК 502/504(075.8)

ББК 20.1я73

Ш 12

Рекомендовано Ученым советом

*Харьковского национального университета имени В. Н. Каразина
(протокол № 2 от 30 января 2009 г.)*

Рецензенты:

заведующий кафедрой экологии и рационального природопользования Таврического национального университета им. В. И. Вернадского, профессор, доктор биологических наук

А. В. Ивашов;

профессор кафедры зоологии Харьковского национального педагогического университета им. Г. С. Сковороды, доктор биологических наук **А. З. Злотин;**

доцент кафедры зоологии Харьковского национального педагогического университета им. Г. С. Сковороды, кандидат биологических наук **Т. Ю. Маркина.**

Ш 12 **Шабанов Д. А., Кравченко М. А. Материалы для изучения курса общей экологии с основами средоведения и экологии человека:** Учебное пособие для студентов биологических специальностей университетов. – Х.: ХНУ имени В. Н. Каразина, 2009. – 292 с.

ISBN 978-966-623-635-0

Учебное пособие содержит комплекс учебных и методических материалов, необходимых для изучения курса общей экологии. Пособие построено в соответствии с программой данного курса, используемой на биологическом факультете Харьковского национального университета имени В. Н. Каразина. Пособие может быть использовано студентами других вузов, преподавателями и специалистами в различных отраслях биологии как справочное издание и источник материалов для рассмотрения актуальных вопросов общей экологии и экологии человека. Кроме основного материала, существенную часть пособия занимают дополнения, посвященные дискуссионным темам.

ISBN 978-966-623-635-0

© Д. А. Шабанов, М. А. Кравченко, 2009

© Д. А. Шабанов, верстка и иллюстрации, 2009

© Д. А. Шабанов, дизайн обложки, 2009

Предисловие	6
Глава 1. Экология и биосистемы, которые она изучает	7
1.1. Что такое «экология»?	7
1.2. Значение экологических знаний	9
1.3. Структура экологии	10
1.4. История экологии	10
1.5. Уровни организации биосистем	13
1.6. Подходы к изучению биосистем	15
1.7. Регуляция биосистем	16
1.8. Устойчивость биосистем	20
1.9. Свойства сложных систем	21
1.10. (дополнение) Общие свойства биосистем	23
1.11. (дополнение) Модели, их ограничения и опасности	25
1.12. (дополнение) Объяснительное значение экологии	27
Глава 2. Биосферология	29
2.1. Биосфера	29
2.2. Ноосфера	30
2.3. Гипотеза Геи	33
2.4. Биогеохимические циклы	34
2.5. Источники энергии для БГХ-циклов	37
2.6. Биогеохимический цикл углерода	40
2.7. Биогеохимический цикл азота	42
2.8. Биогеохимический цикл серы	43
2.9. Биогеохимический цикл фосфора	44
2.10. (дополнение) Эволюция Вселенной, Солнечной системы и Земли	45
2.11. (дополнение) Что такое жизнь?	47
2.12. (дополнение) Возникновение жизни. Предживые системы	48
2.13. (дополнение) Геохронологическая шкала	50
2.14. (дополнение) Некоторые этапы истории земной жизни	52
2.15. (дополнение) Венера, Земля, Марс	56
2.16. (дополнение) Поиски жизни в Солнечной системе	57
2.17. (дополнение) Антропный парадокс	60
Глава 3. Биогеоценология и экология сообществ	63
3.1. Экосистемы и биогеоценозы	63
3.2. Компоненты экосистем	64
3.3. Примеры экосистем	66
3.4. Классификация биомов	67
3.5. Экологический баланс	70
3.6. Продуктивность экосистем и ее измерение	73
3.7. Продуктивность различных биомов	74
3.8. Сукцессии. Основные понятия	76
3.9. Тенденции в сукцессиях	80
3.10. Природа и характеристики сообществ	82
3.11. Трофические связи и уровни	85

3.12. Экологические эффективности	86
3.13. Экологические пирамиды	89
3.14. (дополнение) Фауна и флора	92
3.15. (дополнение) Учение о консорциях	93
3.16. (дополнение) КПД экосистем и энергетические субсидии	93
3.17. (дополнение) Биомы и человеческая культура	94
Глава 4. Популяционная экология	97
4.1. Популяции и их свойства	97
4.2. Характеристики популяций	99
4.3. Демографические таблицы, пирамиды и кривые выживания	101
4.4. Экспоненциальный и логистический рост численности популяции	104
4.5. Модель Лотки-Вольтерра	106
4.6. Классификация отношений между популяциями	107
4.7. Мутуализм	110
4.8. Протокооперация	112
4.9. Комменсализм	112
4.10. Разнообразие форм эксплуатации	114
4.11. Хищничество	115
4.12. Паразитизм	120
4.13. Конкуренция и экологическая ниша	123
4.14. Аменсализм и нейтраллизм	129
4.15. Экологические стратегии	129
4.16. Регуляция численности популяции	134
4.17. (дополнение) Стратегии внутривидового взаимодействия	137
4.18. (дополнение) Как паразиты «подставляют» своих хозяев	139
4.19. (дополнение) Популяционные системы зеленых лягушек	141
Глава 5. Аутэкология и основы средоведения	145
5.1. Экологическая среда	145
5.2. Классификация экологических факторов по их происхождению	146
5.3. Различия ресурсов и условий	148
5.4. Иные классификации экологических факторов	149
5.5. Важнейшие факторы в земной биосфере	149
5.6. Закон минимума Либиха	151
5.7. Принцип толерантности Шелфорда	152
5.8. Термины, описывающие толерантность организмов	154
5.9. «Взаимодействие факторов»	154
5.10. Концепция стресса по Селье	157
5.11. Особенности организмов, связанные с их размерами	158
5.12. Состав солнечной радиации	162
5.13. Биологические эффекты электромагнитной радиации	163
5.14. Поглощение солнечной радиации атмосферой	165
5.15. Парниковый эффект	167
5.16. Водный баланс организмов	167
5.17. Адаптивные биоритмы	172
5.18. Фотопериодизм	173

5.19. Термобиологические типы организмов	173
5.20. Концепция эффективных температур	177
5.21. Клиальная изменчивость и некоторые экологические правила	181
5.22. Основные среды обитания и их особенности	185
5.23. Адаптации организмов	186
5.24. Жизненные формы организмов	192
5.25. (дополнение) Обмен веществом, энергией и информацией	194
5.26. (дополнение) Факторы, влияющие на развитие организма	195
5.27. (дополнение) Давление на глубине: претерпевание и преодоление	200
Глава 6. Экология человека и охрана природы	203
6.1. Экологический кризис современности	203
6.2. Демографический взрыв	206
6.3. Демографический переход	210
6.4. Можно ли ограничить численность населения Земли?	215
6.5. Проблема обеспечения продовольствием	217
6.6. Проблема пестицидов	219
6.7. Проблема обеспечения энергией	222
6.8. Водообеспеченность и почвы в Украине	223
6.9. Глобальное потепление	224
6.10. Озон и разрушение озонового экрана	228
6.11. Кислотные дожди	230
6.12. Смог	231
6.13. Военная опасность	231
6.14. Концепция устойчивого развития	233
6.15. (дополнение) О животной природе человека	234
6.16. (дополнение) Чем человек отличается от других животных?	235
6.17. (дополнение) Уникальные экологические особенности человека	238
6.18. (дополнение) О наследовании приобретенных признаков	239
6.19. (дополнение) Культурное наследование	240
6.20. (дополнение) Биологические особенности человека	242
6.21. (дополнение) Основные этапы антропогенеза	244
6.22. (дополнение) Нужно ли бояться ГМ-продуктов?	247
6.23. (дополнение) Принципы рациональной природоохранной этики	250
6.24. Экоконверсия	259
Приложение I. Программа курса общей экологии	262
Приложение II. Ориентировочная программа семинаров	264
Приложение III. Рекомендуемая литература	265
Приложение IV. Тестирование в курсе общей экологии	266
Приложение V. Персоналии	271
Приложение VI. Глоссарий	278

Предисловие

Данное пособие призвано помочь студентам-биологам в изучении курса общей экологии. Считая принципиально важным разграничение понятий «экология» — «средоведение» — «охрана природы», а также разделяя общую экологию и экологию человека, авторы, тем не менее, сочли необходимым в рамках курса общей экологии затрагивать темы из иных отраслей. Часть внимания в главе 5 уделена средоведению, а вся глава 6 посвящена экологии человека и некоторым проблемам охраны природы.

Пособие отражает традицию преподавания экологии на биологическом факультете Харьковского национального университета имени В.Н. Каразина. Изучение лекционного материала производится здесь от вышележащих систем к нижележащим (главы 1, 2, 3, 4), и заканчивается экологией человека (глава 6). Изучение материала на семинарских занятиях проводится в восходящем порядке, начинаясь и заканчиваясь экологией человека (главы 6, 5, 4, опять 6). Программа курса разбита на четыре модуля:

- I — общие свойства биосистем и биосферология (главы 1 и 2);
- II — аутоэкология с основами средоведения (глава 5);
- III — биогеоценология, экология сообществ и популяционная экология (главы 3 и 4);
- IV — экология человека (глава 6).

Авторы рассчитывают, что данное пособие может использоваться также студентами других вузов, преподавателями и специалистами в различных отраслях биологии как справочное издание и источник материалов для рассмотрения актуальных вопросов общей экологии и экологии человека. Кроме основного материала, существенную часть пособия занимают дополнения, посвященные дискуссионным темам. В основном тексте, когда речь идет о вопросах, по которым существует разнообразие мнений, авторы подробно характеризовали рекомендуемый студентам подход и указывали на наличие альтернатив. Дополнения отражают лишь авторскую точку зрения, которая может отличаться от иных мнений. Авторы надеются, что дополнения не только заинтересуют некоторых студентов, но и будут полезны им как набор примеров и тем для обсуждения.

В экологии, где сталкивается исключительное разнообразие подходов и мнений, во многих случаях оправданно прямое цитирование различных авторов. Прямые цитаты набраны в суженной полосе. Цитирование используется и в тех случаях, когда какая-то мысль выражена в том или ином источнике предельно ясно, и ее лучше привести полностью, а не пересказывать.

Мы искренне признательны коллегам, чья критика и помощь улучшали эту книгу. Особо благодарим Александра Григорьевича Козленко, который вместе с нами по заказу Национального фонда подготовки кадров России разработывал ИУМК (инновационный учебно-методический комплекс) «Экология. Конструирование биосферы» (Москва, 2008). Значительная часть текстовых и иллюстративных материалов настоящего пособия входила в учебник, который (наряду с электронными составляющими, как, например, интерактивные модели) был компонентом названного ИУМК. В работе над иллюстрациями нашей книги мы получили неоценимую помощь от Татьяны Фоменко. Многие студенты ХНУ вычитывали рукопись данного пособия; никто не нашел в ней так много ошибок, как третьекурсники 2008 г. Ирина Морозова (кафедра микологии) и Владимир Аверков (кафедра биохимии). Мы будем искренне признательны за конструктивную критику и советы по улучшению нашей работы — от указаний на опечатки в тексте до обсуждения недостатков пособия или предложений по развитию изложенных в нем идей. Критические замечания просим присылать на электронный адрес d.a.shabanov@gmail.com.

Авторы

Глава 1. Экология и биосистемы, которые она изучает

1.1. Что такое «экология»?

Перед изучением курса общей экологии следует обсудить само значение понятия «экология». Как ни удивительно, в Украине и вообще на постсоветском пространстве нет единого мнения о значении этого термина. Чтобы ответить на этот вопрос, необходимо обратиться к истории. Термин «экология» был создан и однозначно определен Эрнстом Геккелем в 1866 году.

«Под экологией мы понимаем общую науку об отношениях организмов с окружающей средой, куда мы относим в широком смысле все «условия существования». Они частично органической, частично неорганической природы» (Э. Геккель).

Термин «экология» был составлен Геккелем из двух греческих корней: *oikos* — дом и *logos* — слово, наука. С момента создания понятия «экология» существовала непрерывная преемственность исследователей, трактующих его в указанном смысле. Говоря современным языком, **экология — наука, изучающая взаимодействие организмов и надорганизменных систем с окружающей средой**. Экология — это биологическая наука о взаимосвязях!

С другой стороны, слова «экология», «экологическая» могут быть составной частью небиологических наук: технической экологии, социальной экологии, геоэкологии, экологического права и т.д. Д.С. Лихачевым было введено в употребление понятие «экология культуры». Разграничение этих отраслей деятельности и собственно экологии в ее классическом смысле — забота представителей этих отраслей. К сожалению, поскольку слово «экология» стало модным, зачастую наблюдаются попытки его «присвоения» со стороны представителей небиологических специальностей. Каждому понятен вопрос: «а как там в вашем городе с экологией?». Естественно, задавая такой вопрос, подразумевают не развитие той или иной науки, а качество среды обитания. В этом случае слово «экология» используется для обозначения изучения качества среды обитания для человека и различных процессов, влияющих на него. В английском языке для обозначения такой науки существует слово *environmentology* (от *environment* — окружающая среда), которое отличается от слова *ecology*. В русском языке для этого иногда применяют транслитерацию названного английского термина — труднопроизносимое слово «энвайронментология». На наш взгляд, значительно лучше использовать русский аналог этого понятия «**средоведение**».

Очень часто понятия «экология» и «экологический» используется для обозначения природоохранной деятельности или практики использования естественных ресурсов (Министерство экологии вовсе не занимается наукой). В целом **охрану природы** можно определить как комплекс мер, предназначенных для ограничения неблагоприятного влияния человеческой деятельности на окружающую среду. При всей важности этих отраслей, они далеки от собственно экологии. Научная база охраны природы (созология) в значительной степени опирается на данные экологии, но использует и результаты других естественных и общественных наук (географии, экономики, медицины, психологии и т.д.).

Следует отметить, что обсуждаемые понятия широко используются в области, которую можно назвать **профанной экологией** (лат. *profanus* — несвященный, темный; отсюда же профанация — вульгаризация, опошление).

Характерным признаком профанных экологических текстов является широкое употребление слова «природа» (обычно с прописной буквы, как, зачастую, например, и «Космос») и обилие эмоциональных оценочных суждений. Зачастую авторы, восславляющие природу и ругающие человека, любят указывать, что человек — часть природы, что делает всю конструкцию логически противоречивой. Поскольку слово «природа» используется для обозначения как физического мира, так и «дикой природы» (естественных экосистем), от его использования в качестве термина лучше отказаться вообще.

Реакцией на экологический кризис стало широкое распространение идилических взглядов на «мать Природу». Всем читателям наверняка приходилось сталкиваться с текстами и выступлениями, авторы которых утверждали, что «человек» — плохой, а «мать Природа» — хорошая. Обычно такие тексты требуют от «человека» немедленно исправиться и начать жить «по Законам Природы». Что должен делать человек, к которому обращены такие тексты? Вероятно, вначале картинно заломать себе руки, а потом выбросить из головы невыполнимые требования профанных экологов и жить себе, как жил и ранее...

Рассмотрим характерный для профанной экологии и близких течений пример лексических конструкций.

«Матушка Земля — в конвульсиях. Люди в замешательстве. ТысячеОкий Космос устремил свой Взор на мир людей. На Землю Пришла Энергия. Из Запредела. Решается Судьба Планеты...» (Ю. Черепяхин).

Распространенным примером более респектабельных профанных взглядов могут быть так называемые «законы» (а на самом деле не законы, а афоризмы) Барри Коммонера, часто цитируемые в учебниках по экологии. Один из этих «законов» гласит «Природа знает лучше». Когда это суждение привлекается к оценке последствий антропогенного влияния на среду обитания, оно позволяет осудить сам факт человеческой деятельности (и вообще бытия противопоставляемого «Природе» человека), но не позволяет принимать какие-либо решения (пример абсурдной конструкции: «природа знает лучше, что делать с отработанным ядерным топливом»).

Профанную экологию нельзя оценить однозначно. Ее сторонники часто движимы устремлениями, заслуживающими одобрения. Ее положительной стороной является то, что она привлекает внимание общественности к важным проблемам. С другой стороны, она не может служить основой для целенаправленной деятельности и не позволяет решать проблемы, которые она ставит. Например, ложные страхи, связанные с использованием генетически модифицированных организмов, лишь мешают разработке мер, призванных сделать новую технологию безопасной. Вероятно, в массовой культуре профанная экология неискоренима, однако в образовании, научной и природоохранной деятельности она должна заменяться научной экологией.

В деятельности биолога важным является разграничение научной и профанной экологии, а также экологии как биологической науки о взаимосвязях от средоведения и охраны природы.

1.2. Значение экологических знаний

Создавать научное описание мира — одно из исключительных свойств человека. Мы не просто учимся использовать те или иные свойства окружающих нас явлений — мы создаем научные модели тех сторон действительности, с которыми сталкиваемся и о которых можем предположить. Современное человечество развивает целый комплекс наук, каждая из которых имеет свое значение и для создания нашей картины мира, и для нашей практики. Наверное, представители каждой из наук могут сказать, чем важна именно их специальность. И все-таки экология, причем именно экология в ее биологическом понимании, как она рассматривается в данном курсе, занимает особое место в структуре наших знаний.

Мы, люди, и все остальные наши родственники — земные организмы — являемся определенным образом устроенными живыми существами. Наши черты — приспособления к определенному образу жизни, к определенным отношениям с окружающей средой. Мы, организмы, являемся составными частями популяций, экосистем и всей биосферы в целом. Свойства этих надорганизменных систем также объясняются особенностями их существования. Можно сказать, что жизнь — это взаимодействие, и поэтому экология, наука о взаимосвязях в живой природе, — это наука о выживании! Приведем еще одно определение экологии.

Экология — это наука о взаимосвязях, обеспечивающих существование организмов (включая человека) и надорганизменных систем: популяций, экосистем и биосферы.

Особое значение наука об обеспечивающих существование взаимосвязях приобретает в момент изменения образа жизни. Сейчас на таком этапе находится наш вид.

Наверное, каждому поколению людей кажется, что оно живет в особое время. Но, как бы то ни было, поколение, к которому принадлежат нынешние студенты университетов, имеет для такого взгляда больше оснований, чем все предшествовавшие. По мнению авторов, не следует пугать себя: будем надеяться, что человечество выживет. Однако на протяжении жизни читателей этого пособия в истории человечества произойдут неслыханные изменения.

Рост численности человечества остановится (будем надеяться — под влиянием естественных причин, а не катастроф и несчасть). Продолжавшееся много веков возрастание сменится стабильностью.

Изменится характер отношений человечества со средой. Зависимость от невозможных и резко ограниченных ресурсов (нефти, газа, угля, руд металлов) станет менее острой. Человечество научится удовлетворять свои потребности иначе, чем в течение последнего времени.

Поменяется даже сам механизм принятия решений — как отдельным человеком, так и частями глобального человечества: народами, государствами. То, как любое действие будет влиять на среду обитания, станет важнейшим обстоятельством всякого выбора.

Что является основанием для приведенных утверждений? Названные изменения — условие выживания человечества.

1.3. Структура экологии

В данном курсе принято подразделение экологии на общую и частную, а также выделение в рамках общей экологии отраслей, соответствующих различным уровням организации биосистем. В целом, структура экологии трактуется здесь так:

Общая экология:

— аутоэкология (= физиологическая экология, = факториальная экология) — экология организмов;

— синэкология — экология надорганизменных систем:

— экология популяций (= демэкология);

— экология сообществ (= биоценология);

— биогеоценология (= экология экосистем);

— биосферология.

Частная экология (экология отдельных групп организмов):

— экология растений;

— экология грибов;

...

— экология животных;

...

— экология человека.

Необходимо отметить, что это — один из возможных способов подразделения экологии на отрасли. Даже авторы, трактующие экологию как биологическую науку, часто рассматривают ее в ином объеме. Особенно же это касается тех, кто придает понятию «экология» иной смысл. Естественно, что экология человека (иногда понимаемая как социальная экология) далеко не во всех случаях может рассматриваться как часть экологии животных (общие и уникальные черты нашего вида более подробно рассмотрены в главе 6).

1.4. История экологии

Обезьяна, которая была не в состоянии реально отразить действительность насчёт ветки, на которую она собиралась прыгнуть, не принадлежит к нашей родословной.

Джордж Гейлорд Симпсон

Экологические знания человека — самые древние, они уходят корнями в его эволюционную историю. Человек сформировался как малоспециализированный охотник-собиратель африканских саванн. Врожденное и приобретенное знание о свойствах окружающих его организмов было необходимым условием его выживания. Древнейшие памятники культуры (начиная с египетских «текстов пирамид», возраст которых более четырех тысяч лет) содержат множество экологических фактов, важных для взаимодействия человека с разнообразными организмами. Например, «Рамаяна» и «Махабхарата» (около VI в. до н.э.) содержат сведения об образе жизни, размножении, сезонных особенностях и поведении примерно пятидесяти видов животных.

С выделением биологии как науки (в европейской культуре — от Аристотеля в IV в. до н.э. и Теофраста в III в. до н.э.) экологические знания начали

накапливаться в ее рамках. Аристотелем отчетливо поставлена центральная проблема биологии — проблема целесообразности. Осознавая, что в строении плавника отражены свойства воды, а в строении крыла — воздуха, Аристотель рассматривал организмы в их взаимоотношении со средой, то есть экологически. Кстати, не следует думать, что проблема целесообразности живого получила исчерпывающее решение в современной науке...

Первый экологический эксперимент поставлен химиком Робертом Бойлем в 1670 г. при изучении влияния низкого давления на разных животных. Первая из экологических закономерностей, выраженная в числовой форме, принадлежит физику Рене Реомюру, установившему в 1735 году, что сумма средних дневных температур в тени постоянна для каждого сезонного периода в жизни многих видов растений. Диссертации Карла Линнея (1707–1778) посвящены проблемам, относящимся сейчас к экологии («Экономия природы» в 1749 г. и «Общественное устройство природы» в 1760 г.). Линнею принадлежит мысль, что жизнь одних живых существ оказывается возможна благодаря гибели других. Он же первый организовал постоянные фенологические наблюдения.

Значительный объем экологических фактов был собран Жоржем Бюффеном (в тринадцатитомной «Естественной истории», 1749–1769 гг.), Петром Симоном Палласом («*Zoographia rosso-asiatica*», начало XIX в.) и другими учеными-натуралистами.

Существует версия, что рождение экологии как науки могло состояться в конце XVIII или начале XIX века благодаря работам Антуана Лавуазье. В 1792 году Лавуазье представил доклад «Круговорот элементов на поверхности земного шара», где описал круговорот углерода и заложил представление о трех функциональных группах организмов (которые позже назвали продуцентами, консументами и редуцентами). Великая французская революция казнила Лавуазье не за контрреволюционную деятельность, а просто потому, что он был ученым («Революция в ученых не нуждается, сударь!» — якобы сказал человек, отправивший Лавуазье на гильотину во имя идеалов свободы, равенства и братства).

С именем Жана Батиста Ламарка связана разработка учения об адаптациях. Ламарк ввел понятие биосферы как конечного результата переработки живыми организмами неорганических веществ. Александр Гумбольдт заложил в середине XIX в. основы учения о географической зональности и жизненных формах. Им предпринята не имеющая равных попытка создать целостную научную картину мироздания в многотомном труде «Космос». С именем Карла фон Бэра (кроме эмбриологических достижений) связано развитие теории динамики популяций рыб, а с работой Томаса Мальтуса «О естественном законе народонаселения» — начало изучения динамики численности населения и ресурсов, и даже открытие идеи естественного отбора.

Вплотную подошел к созданию экологии Карл Рулье, профессор Московского университета. Его понимание сути и задач экологии удивительно напоминало современное, но Рулье не обладал авторитетом Геккеля и, в отличие от Геккеля, не предложил название, которое смогло бы стать «брендом».

«Ни одно органическое существо не живет само по себе; каждое вызывается к жизни и живет только постольку, поскольку находится во взаимоотношении с относительно внешним для него миром» (К.Ф. Рулье, 1850).

Оценивая приведенную цитату, следует обратить особое внимание на слово «относительно». Сделав первый шаг к оценке важности отношений организма со средой, Рулье подразумевал и следующий шаг познания, требующий понимания нерасторжимого единства организма и внешнего мира.

Важнейшее значение для экологии имели работы Чарльза Дарвина: «Путешествие натуралиста...», «Происхождение видов...» (1859), экологические работы о червях, опылении орхидей, насекомоядных растениях. Дарвинизм способствовал переосмыслению всех биологических данных и предложил достаточно убедительную версию решения вечной проблемы целесообразности. Теория эволюции подтолкнула развитие всех биологических наук, дав возможность причинно-исторического объяснения наблюдаемых феноменов. Одной из первых реакций на эту научную революцию стала попытка Эрнста Геккеля переписать заново всю биологию. В работе «Всеобщая морфология организмов» (1866) он предпринял попытку разделить биологию на отрасли и поставить каждой из них определенную задачу. Именно в этой работе было введено понятие экологии.

Эдвард Зюсс в 1875 г. вторично (после Ламарка) употребил термин «биосфера» в работе о геологическом строении Альп. Карл Мебиус в 1877 г. на примере устричных банок (мелей) открыл существование биоценозов. В конце XIX в. Владимир Онуфриевич Ковалевский дал начало палеоэкологическим исследованиям, а Василий Васильевич Докучаев заложил основания почвоведения, дал представление о факторах формирования почв и предложил их классификацию. В начале XX в. Владимир Иванович Вернадский создал биогеохимию, описав планетарное значение живого вещества.

В 30-е годы XX в. советская школа экологии пользовалась значительным мировым авторитетом. Владимир Владимирович Станчинский вплотную подошел к обоснованию представлений об экосистеме. Советское руководство уничтожило природоохранное направление в экологии (как охраняющее природу от народа!). Станчинский дважды арестовывался, а в 1942 г. умер в тюрьме. В период господства идей, развивавшихся Трофимом Денисовичем Лысенко, идеологически искажались многие экологические факты (например, Лысенко отрицал внутривидовую конкуренцию, проводя параллель между отношениями особей в популяции и людей, принадлежащих к одному классу).

Понятие экосистемы введено в 1935 г. Артуром Тенсли, а биогеоценоза — в 1944 г. Владимиром Николаевичем Сукачевым. Концепция экологической ниши создана Чарльзом Эльтоном и Джорджем Хатчинсоном. Развитие математических моделей популяционного роста связана с работами Роберта Перля, который заново открыл логистическое уравнение, предложенное в 1838 году бельгийским математиком П.Ф. Ферхюльстом, а также с идеями Альфреда Джеймса Лотки и Вито Вольтерра (1860–1940).

Иногда утверждают, что математическая биология ведет начало от работы Вольтерра «Математическая теория борьбы за существование», опубликованной в 1931 г. Вольтерра был известным итальянским математиком и убежденным антифашистом: из всех итальянских сенаторов он был единственным, кто проголосовал против передачи власти Бенито Муссолини. Поскольку Вольтерра отказывался сотрудничать с фашистским режимом, он был существенно ограничен в своей научной деятельности и эмигрировал во Францию.

Широкую известность получила концепция конкурентного исключения, предложенная молодым московским биологом Георгием Францевичем Гаузе в результате его экспериментов с инфузориями.

Одним из достижений последних десятилетий является создание в 1970-х годах английским химиком Джеймсом Лавлоком и американским биологом Линн Маргулис гипотезы Геи, рассматривающей всю Землю как саморегулирующуюся систему.

Конец XX века стал периодом широкого внедрения в экологию математического моделирования.

«Всемогущие» компьютеры в ряде случаев также не улучшили, а ухудшили ситуацию, так как стали <...> причиной появления «компьютерного опиума в экологии», т.е. утери экологами интуиции при оценке экологических закономерностей природы и очевидной переоценки возможностей их математического описания. Все это вело к созданию видимости «большой науки» там, где ее нет» (М.Б. Миркин, Л.Г. Наумова, 2005).

Разочарование в поиске универсальных, напоминающих физические, «законов экологии» привело к более тщательному изучению отдельных биосистем. Стало ясно, что особенности каждой из сложных биосистем — не досадные помехи, мешающие вскрыть ее настоящую суть, а отражение фундаментального свойства жизни: уникальности ее единиц.

1.5. Уровни организации биосистем

Вся живая материя восстает перед нами как одно целое, как один огромный организм, заимствующий свои элементы из резервуара неорганической природы, целесообразно управляющий всеми процессами своего прогрессивного и регрессивного метаморфоза и, наконец, отдающий снова всё заимствованное назад мертвой природе.

С.Н. Виноградский. Лекция перед императорской семьей 8.12.1896 г.

Экология рассматривает взаимосвязи со средой обитания живых систем: организмов, популяций, экосистем, биосферы. Чтобы разобраться в разнообразии этих биосистем, необходимо рассмотреть само понятие «система». Оно происходит от греческого *systema* — составленное из частей; соединение. По одному из самых простых, но вполне пригодных для данного случая определений **система есть упорядоченное целое, состоящее из взаимосвязанных частей.**

Аристотелю, «отцу всех наук», принадлежит афоризм: «целое больше суммы своих частей». Что он имел в виду? Ясно, что в некоторых случаях (например, при сложении) целое как раз и является суммой своих частей! Например, вес компьютера в точности равен весу всех его комплектующих. Но обладают ли комплектующие компьютера, взятые по отдельности, способностью обрабатывать данные, преобразовывать и воспроизводить изображения, принимать и передавать информацию? Естественно, эти качества детали компьютера приобретают, только будучи соединены определенным образом. Именно

поэтому, давая определение системы, мы подчеркнули, что она является упорядоченным целым.

Итак, свойства систем можно разделить на две группы: те, которые являются суммой свойств ее частей, и те, которые возникают у системы, как у единого целого. Назовем эти свойства. **Аддитивные** свойства системы (лат. *additio* — прибавление) являются суммой свойств ее частей. Качественно новые свойства системы называются **эмергентными** (от лат. *emergere* — всплывать, появляться). Зачастую английское прилагательное «*emergent*» передают по-русски как «эмерджентный», что не соответствует сложившейся традиции передачи буквы «g» в терминах: мы ведь говорим и пишем «ген», а не «джен», несмотря на английское «*gen*»!

Биологические системы организованы иерархически, и на каждом уровне осуществляется регуляция, использующая сходные принципы. Получивший развитие в конце XX века системный подход, восходящий в своем развитии к Людвигу фон Бергаланфи, связан с тем, что системы, состоящие из сходно взаимосвязанных частей, имеют сходные целостные (эмергентные) свойства. Сравнивая системы разного уровня, можно увидеть между ними много общего, а можно и найти черты специфичности каждого из уровней. Осмысление этих закономерностей вылилось в концепцию **структурных уровней организации биосистем**, которая начала развиваться в 30-х годах XX века,

Таблица 1.5.1

Примеры биосистем различных уровней и их эмергентных свойств

Уровень	Пример	Эмергентные свойства
Молекулярный	Молекула белка	Обладает характерной конформацией, способна к выполнению определенных функций в клетке
Клеточный	Клетка	Обладает основными свойствами живых систем: способна к обмену веществ, размножению и т.д. У одноклеточных обладает свойствами организма, у многоклеточных предназначена для выполнения определенной функции
Органо-тканевой	Нейронная сеть	Управляет клеточной жизнедеятельностью (делением, обменом веществ, функциональной активностью). Способна к обработке информации и выполнению определенных кибернетических функций
Организменный	Особь	Является единицей естественного отбора (как целое гибнет или выживает и размножается). Обладает индивидуальностью, возникающей в результате онтогенеза
Популяционный	Популяция раздельнополых организмов	Обладает потенциальным бессмертием и способностью к эволюции. Характеризуется определенной половозрастной, пространственной, генетической, иерархической структурой
Биогеоэкологический	Биогеоценоз	Способен к развитию (сукцессии), осуществляет частично замкнутый круговорот веществ
Биосферный	Биосфера	Осуществляет замкнутые биогеохимические циклы (с учетом обмена веществом с космосом и земными недрами). Регулирует некоторые свойства планеты (гипотеза Геи). Способна к биосферной эволюции

а окончательно сложилась в 60-х годах. Так, принято выделять следующие уровни организации биосистем: молекулярный — (генный) — (субклеточный) — клеточный — (органно-тканевой) — (функциональных систем) — организменный — популяционный — биогеоэкологический — биосферный. В приведенном списке уровни, взятые в скобки, можно считать относительно менее важными, чем уровни без скобок.

Различные уровни биосистем следует выделять потому, что каждый из уровней характеризуется свойствами, отсутствующими на нижележащих уровнях. Универсальный перечень уровней организации биосистем составить невозможно. В зависимости от того, какие биосистемы и с какой точки зрения изучаются, надо выделять больше или меньше уровней, на каждом из которых возникают какие-то эмергентные свойства. Целесообразно выделять такое число уровней, чтобы каждому из них были присущи свойства, изучение которых на нижележащем и вышележащем уровнях невозможно. Полное изучение системы должно включать также изучение вышестоящих и нижележащих систем («надсистем» и подсистем).

Так, демографическая структура популяции отсутствует на уровне отдельного организма, а феномен человеческого сознания отсутствует на уровне отдельных структур мозга. Феномен жизни возникает на клеточном уровне, а феномен потенциального бессмертия — на популяционном. Организм является единицей естественного отбора. Специфика биогеоэкологического уровня связана с составом его компонентов и круговоротом веществ (сопровождающимся потоками энергии и информации), а биосферного уровня — с замкнутостью круговоротов веществ. Примеры эмергентных свойств некоторых биосистем приведены в таблице 1.5.1.

Выделение надорганизменных структурных уровней биосистем может производиться по двум различным принципам. С экологической (функционально-энергетической) точки зрения, популяция является частью биогеоценоза, а он — частью биосферы. Этот подход в основном соответствует экологическому определению популяции. С филогенетической (связанной с филами — эволюционными ветвями), т.е. генетико-эволюционной точки зрения, популяция является частью вида и надвидовых таксонов (что соответствует генетическому подходу к определению популяции, см. пункт 4.1).

1.6. Подходы к изучению биосистем

Я считаю, что познать часть без познания целого так же невозможно, как познать целое без знания его частей.
Блез Паскаль

Биологию можно делить на части в трех относительно независимых измерениях (рис. 1.6.1): с одной стороны — по объекту изучения (зоология, ботаника, микробиология и др.), с другой — по методу (молекулярная биология, биохимия, генетика и т.д.), и с третьей — по подходу, определяющему рассматриваемые проблемы: **морфологическому** (описывающему структуры), **физиологическому** (описывающему процессы), **экологическому** (описывающему связь со средой) и **эволюционно-историческому** (описывающему предысторию



Рис. 1.6.1. Различные способы подразделения биологии на отрасли

системы). Рассмотрение структуры, функции, предназначения (отношений со средой) и преддистории — четыре взаимосвязанные, но несводимые друг к другу направления изучения любой системы. Объяснительная ценность экологии состоит в том, что она дает ответы на вопросы «зачем?», а в сочетании с эволюционно-историческим подходом — «почему?» (а не «что?» и «как?»).

С этой точки зрения становится понятно, что экологический подход может быть применен не только для изучения систем, традиционно рассматривающихся в рамках экологии (от организма до биосферы), но и любых других систем. Экологическое рассмотрение митохондрии предусматривает изучение ее предназначения и взаимодействия с ее внутриклеточным окружением.

Морфологическое (и частично физиологическое) изучение биосистем является по большей мере **редукционистским**, т.е. переносящим внимание от свойств системы к свойствам ее частей (лат. *reductio* — возвращение, отодвигание назад). Экологический подход по своей сути — **холистический**, рассматривающий систему как целое или часть более высокой системы (греч. *holos* — целый).

1.7. Регуляция биосистем

Жизнь основана на непрерывном изменении, в котором, тем не менее, сохраняются постоянными большинство важных свойств живых систем. Так, всего за год в теле каждого человека сменяется большинство атомов, а сам человек остается практически таким, как был. На протяжении столетий в лесу сменяются все населяющие его организмы, но важные свойства леса

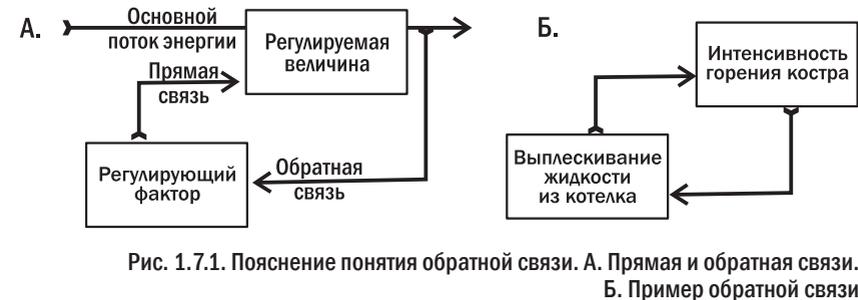


Рис. 1.7.1. Пояснение понятия обратной связи. А. Прямая и обратная связи. Б. Пример обратной связи

сохраняются постоянными. Какие свойства биосистем обеспечивают такую устойчивость в ходе изменений?

Для ответа на этот вопрос важны кибернетические (относящиеся к науке об управлении) понятия прямой и обратной связи. Прямая связь — это влияние какого-то фактора на изучаемую систему, управление ею (пример: поворачивая руль, водитель изменяет направление движения автомобиля). Обратная связь — зависимость управляющего воздействия от состояния самой системы (пример: изменение движения автомобиля влияет на повороты руля водителем). Таким образом, **обратная связь — это управление системой с учетом ее состояния**, зависимость управляющего воздействия от его результатов (табл. 1.7.1).

Выделяют два типа обратных связей. **Положительные обратные связи** усиливают отклонение регулируемой величины от исходного состояния, а **отрицательные** возвращают систему в прежнее состояние. Иначе можно сказать, что положительные обратные связи — это взаимная стимуляция двух процессов, а обратные — подавление отклонений управляемого процесса. Рассмотрим простейший пример: над жарко горящим костром кипит котелок с водой. Если огонь горит слишком сильно, часть воды выплескивается, частично заливая костер и уменьшает интенсивность горения. Когда огонь затухает, выплескивание прекращается, и огонь постепенно разгорается вновь. В данном примере отклонение регулируемой величины (интенсивности горения) вызывает такое изменение действия регулирующего фактора (выплескивания), которое оказывает на регулируемую величину воздействие, противоположное (отрицательное по знаку) начальному отклонению. Значит, в данном случае мы имеем дело с отрицательной обратной связью.

А в каком случае в подобном примере обратная связь окажется положительной? Если в котелке вместо воды будет керосин! При этом чем ярче будет гореть костер, тем сильнее будет выплескиваться керосин, что будет еще более усиливать горение костра.

Существенно, что в примере с котелком положительные обратные связи быстро выведут систему из ее исходного состояния (котелок опустеет), а отрицательные (если в котелке — вода) приведут к сохранению ее свойств относительно постоянными. Отрицательные обратные связи стабилизируют систему, а положительные — переводят ее в иное состояние (т.е. разрушают прежнюю структуру взаимосвязей). Наличие альтернативных режимов функционирования биосистем определяется комбинациями двух типов обратных

Таблица 1.7.1

Примеры регуляции по принципу отрицательной обратной связи для разных уровней организации биосистем

Уровень	Пример регуляции по принципу отрицательной обратной связи		
	Процесс	Прямая связь	Обратная связь
Молекулярный	Регуляция активности фермента	Фермент синтезирует определенный продукт	Недостаток продукта приводит к активизации фермента и усилению синтеза этого фермента клеткой, а избыток — к его ингибированию и торможению синтеза
Клеточный	Взаимосвязь между ассимиляцией и диссимиляцией	Расщепляя органические вещества, животная клетка получает энергию	Увеличение расхода энергии клеткой приводит к усилению процессов, в ходе которых она эту энергию получает; уменьшение расходов приводит к торможению диссимиляции
Органо-тканевой	Регуляция деления клеток в ткани	Новые клетки образуются в результате деления имеющихся	Контакты между соседними клетками в тканях тормозят их пролиферацию; отсутствие соседних клеток и контактов с ними стимулирует клетку к размножению
Организменный	Поддержание температуры поверхности тела у гомойотермных организмов	Усиление поверхностного кровотока приводит к разогреванию поверхности тела	Охлаждение поверхности тела приводит к усилению кровотока и восстановлению необходимой температуры, а умеренное нагревание — к уменьшению кровоснабжения поверхности
Популяционный	Регуляция размножения благодаря территориальности	У многих видов в размножении принимают участие только особи, имеющие индивидуальный участок	При избыточной численности популяции значительная часть энергии особей тратится на территориальные конфликты, а количество приносимого потомства не увеличивается или даже уменьшается; при снижении численности наблюдается обратная реакция
Биогеоценотический	Биоценотическая регуляция численности популяции	Хищники, паразиты и недостаток ресурсов влияют на численность популяции	При сокращении численности популяции хищники переключаются на других жертв, затрудняется распространение паразитов, становятся доступнее ресурсы; рост численности вызывает противоположные процессы
Биосферный	Регуляция содержания углекислоты в атмосфере	Фотосинтез и связывание уменьшают концентрацию CO_2	С ростом концентрации CO_2 усиливается фотосинтез и связывание углекислоты в виде извести в воде океана

связей: отрицательные стабилизируют каждый режим, а положительные обеспечивают переключение между такими режимами.

Например, изменения в ходе онтогенеза управляются положительными обратными связями. Так происходит, к примеру, развитие влюбленности (переключение с одной поведенческой программы на другую): стимул вы-

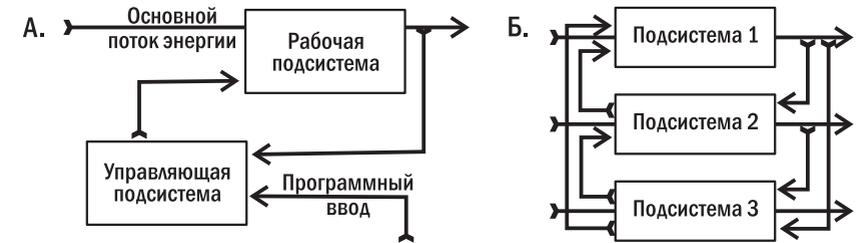


Рис. 1.7.2. Особенности отрицательных обратных связей в техническом устройстве (А.) и экосистеме (Б.)

зывает интерес, интерес усиливает действие стимула. Интерес вызывает определенные действия, которые также приводят к возрастанию стимула и росту интереса и т.д. Процесс ухаживания и сближения достигает кульминации, после чего система переходит в иное состояние...

Обычно отрицательные обратные связи могут действовать в определенном диапазоне регуляции. При выходе за пределы этого диапазона вступают в действие разрушающие систему положительные обратные связи. Возвращаясь к примеру с котелком на костре, можно убедиться, что и резкое возрастание силы пламени, и потухание костра выведет систему за пределы «коридора» в котором ее состояние регулируется отрицательными обратными связями. Приведем более актуальный пример: увеличение концентрации углекислого газа в атмосфере активизирует снижающие его реакции (усиливает фотосинтез, увеличивает связывание в виде карбоната кальция в Мировом океане). При выходе концентрации углекислого газа за определенные границы (например, при его чрезмерном повышении) включаются механизмы, переводящие систему в другое состояние. Рост температуры из-за парникового эффекта вызывает уменьшение фотосинтезирующей зеленой массы, ускорение высвобождения углекислоты из почвы и т.д., что может привести к его дальнейшему повышению (и переходу системы в другое состояние с другими стабилизирующими его отрицательными обратными связями).

Биологические системы можно рассматривать как кибернетические, характеризующиеся упорядоченными внутренними взаимодействиями. В организмах управляющая система внутренняя и специализированная, в технических устройствах с отрицательной обратной связью (сервомеханизмах) — внешняя и специализированная, в экосистемах — внутренняя и неспециализированная (рис. 1.7.2). Типичной особенностью всех кибернетических систем является то, что низкоэнергетические процессы в них управляют высокоэнергетическими (движение руки на рубильнике останавливает завод). На организменном уровне существенные перестройки обмена веществ могут вызвать всего несколько молекул гормонов. В экосистемах наибольшее регулирующее воздействие на сообщество могут оказывать верхинные хищники, которые ответственны лишь за небольшую долю проходящего в экосистеме обмена веществ. Перепончатокрылые паразитоиды (см. пункт 4.1) трансформируют небольшую долю потока энергии, протекающего через биоценоз, но эффективно регулируют его чистую продукцию через растительных насекомых.

Регуляция на различных уровнях биосистем часто осуществляется благодаря отрицательным обратным связям, что придает многим биосистемам сходные свойства. Приведем несколько примеров регуляции по принципу отрицательных обратных связей на разных уровнях биосистем.

1.8. Устойчивость биосистем

Характерная особенность регуляции по принципу отрицательной обратной связи заключается в том, что она приводит к колебаниям регулируемой величины. Интересно сравнить, например, явления, происходящие в теле стоящего человека и стоящего стола. Стол претерпел упругую деформацию, при котором действие силы тяжести уравновесилось силой упругости, и пребывает в неподвижности. Человек непрерывно контролирует свою позу (используя для этого существенную часть «мощности» своего мозга). Небольшое отклонение тела в одну из сторон вызывает срабатывание рецепторов, которые подключают эффекторы (мышцы), возвращающие систему в необходимое состояние. Действие этих эффекторов компенсирует отклонение с определенным избытком. Из-за этого система проходит через оптимальное состояние и требует регулирующего воздействия в обратном направлении. Тело стоящего человека оказывается вовлеченным одновременно в несколько колебательных процессов с различной частотой и амплитудой! Именно поэтому стоящий человек устает и тратит энергию, а стол не тратит энергии и не изнашивается.

А что произойдет, если на биосистему, которая регулируется по принципу отрицательной обратной связи, оказать какое-то внешнее воздействие, которое изменит ее параметры? Рассмотрим это на примере регуляции численности популяции. Находящаяся в устойчивом состоянии популяция сохраняет свою численность относительно постоянной, испытывая при этом непрерывные колебания. Предположим, катастрофические события или воздействия человека уничтожили значительную часть особей такой популяции. Как она прореагирует на это воздействие?

Если воздействие выведет популяцию за пределы регуляции ее численности отрицательными связями, она погибнет. Так, если численность особей в ней станет очень низкой, может нарушиться их размножение (например, из-за того, что партнеры не смогут найти друг друга). Сработают положительные обратные связи: снижение численности популяции вызовет снижение рождения новых особей. В результате биосистема перейдет в иное состояние (популяция погибнет). Если же воздействие окажется не критичным, отрицательные обратные связи смогут вернуть численность популяции к норме. Это означает, что снижение численности приведет

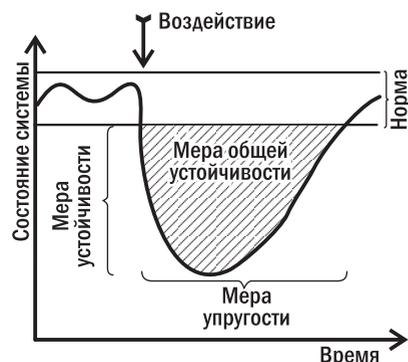


Рис. 1.8.1. Основные меры устойчивости биосистем

к ослаблению внутривидовой конкуренции, усилению размножения и лучшему выживанию молодежи.

То, с какой скоростью измененная система вернется в свое нормальное состояние, является важной характеристикой ее устойчивости. Итак, можно сказать, что устойчивость биосистем складывается из двух параметров: способности противостоять воздействию и способности возвращаться в норму после изменения. Эти параметры отражают разные свойства системы (их можно сравнить с твердостью и упругостью в механике: алмаз тверд, но не упруг, а резина не тверда, но упруга). Эти параметры связаны отрицательной корреляцией (как и прочность и упругость в классической механике). Это две составляющих общей устойчивости (показанной на рисунке в виде площади между кривой, описывающей динамику состояния системы, и «коридором» нормы).

1.9. Свойства сложных систем

Когда я гляжу на корову, пасущуюся на лугу, все, что я вижу — лишь бешенная пляска электронов.
Автор неизвестен (квинтэссенция мировоззрения редуccionистов от биологии)

Можно ли при изучении столь сложных систем, как те, которые изучает биология, обойтись только редуccionистским подходом? Можно ли обойтись без него?

«Задача определения объекта науки — отделение его от объектов остальных наук. В случае биологии этому мешали многочисленные философские предрассудки, до сих пор окончательно не преодоленные. Я говорю о сведениях более сложных форм к более простым и тенденции считать эти простые формы более «истинными», «реальными», чем более сложные. Первое — сведение сложного к простому — вполне законный, более того, необходимый научный прием. Второе — тенденция считать продукты абстракции, простые формы более реальными, чем вещи, из которых они были абстрагированы, — дурная философия, философский реализм понятий, который любят критиковать у средневековых схоластов, но не видят у себя. Тогда электроны, атомы, молекулы, химические процессы считают истинной реальностью, организму же, из них построенному, достается уже существенно меньше реальности, он всего лишь «эпифеномен», внешнее проявление своих кирпичиков» (Я.Н. Данько, 2001).

На протяжении нескольких веков успехи биологии были связаны в основном с редуccionистским подходом (см. пункт 1.6). Сейчас редуccionистская методология в большой мере исчерпала свои возможности.

Одно из проявлений кризиса редуccionистской методологии — невозможность поэлементного, мозаичного описания сложных систем, характеризующихся богатством внутренних взаимосвязей.

Целостность биосистем связана не с наличием у них целых оболочек, а с взаимозависимостью их частей. В XX веке несколько крупных ученых (например, советский зоолог и эволюционист Иван Иванович Шмальгаузен, а также французский ученый и священник Пьер Тейяр де Шарден) поняли, что

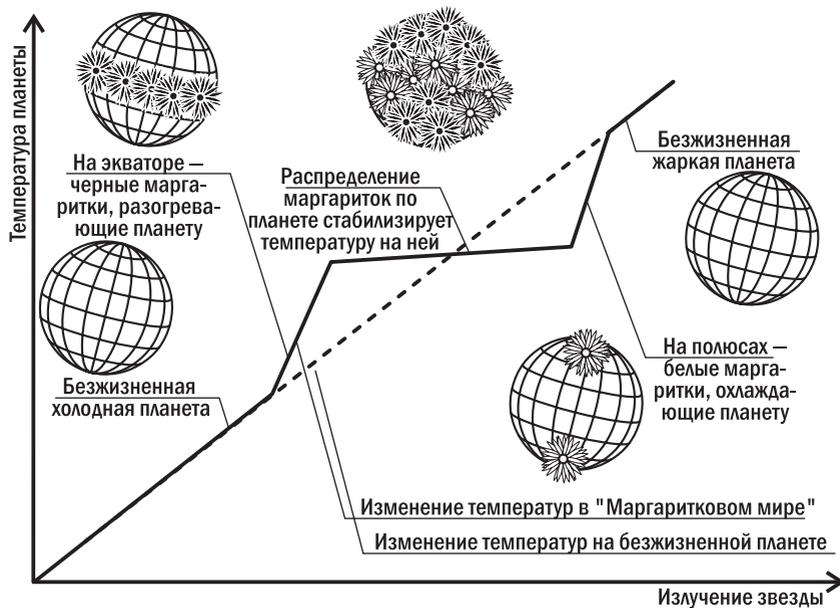


Рис. 1.9.1. «Маргаритковый мир» по Дж. Лавлоку

целостность любой системы связана с накоплением функциональных отличий между ее частями.

Простые системы могут быть описаны достаточно легко. Для этого нужно задать совокупность исходных элементов, для каждого из которых указать его роль в общих свойствах целого. Однако даже когда речь идет о не очень сложных технических системах, на первый план выходят их целостные свойства, обусловленные взаимодействием частей. Когда речь идет, к примеру, о свойствах организма, его мозаичное описание оказывается невозможным. Имеющиеся в распоряжении человека вычислительные средства, математический аппарат и даже попросту его логика годятся лишь для решения принципиально более простых задач.

Чем более целостна система, тем сложнее ее мозаичное описание. Мозг столь сложен, потому что объединен множеством связей (нейрон мозга человека может иметь 100 тысяч синапсов). Возможно, что человеческий мозг является самым сложно организованным объектом во Вселенной (по крайней мере, конкурировать с ним мог бы лишь мозг более развитого существа). Экосистемы менее целостны, и их эмергентные свойства не столь неожиданны. Тем не менее, даже достаточно простые системы способны проявлять неожиданные эмергентные, вызванные неразложимым на отдельные элементы взаимодействием частей системы, свойства. Примером может быть предложенная в 1979 году Дж. Лавлоком умозрительная модель глобальной регуляции, получившая название «Маргаритковый мир» (рис. 1.9.1).

Модель Лавлока основана на предположении, что звезды того же класса, что и Солнце, со временем повышают светимость. Сейчас Солнце должно светиться на 40% сильнее, чем 4,6 млрд. лет назад. Это означает, что температура на планетах таких звезд, как Солнце, должна расти. Но в истории земной биосферы не видно проявлений такого разогрева. Дело в том, что если планеты населены, организмы могут модифицировать влияние излучения звезды.

В модели рассматривается планета, находящаяся возле разогревающейся со временем звезды. На планете — единственный вид жизни, маргаритки, представленные двумя формами — черной и белой. Они живут лишь в определенном диапазоне температур, причем при температуре ниже оптимальной имеют преимущество черные маргаритки (они лучше нагреваются), а при температуре выше оптимальной — белые. Эти цветы при благоприятных температурных условиях могут покрывать всю поверхность планеты. Черные маргаритки темнее поверхности планеты (и, распространяясь, увеличивают нагревание планеты светом звезды), а белые — светлее (и способствуют охлаждению планеты).

Как только на экваторе температура достигает приемлемого для маргариток значения, там селятся черные растения, ускоряющие разогрев планеты. После того, как вся планета окажется покрыта цветами, температура будет оставаться постоянной, а в ответ на изменения светимости звезды будет лишь меняться соотношение двух форм маргариток. Чем больше будет поток энергии от звезды, тем выше будет доля белых маргариток, и тем меньше будет нагреваться поверхность планеты. Пока хоть где-то на планете будут сохраняться условия для существования маргариток, они будут изменять свойства среды в желательном для себя направлении.

«Итак, даже такая суперпримитивная биосфера, состоящая из единственного вида растений, которые всего-то и умеют, что варьировать цвет своих лепестков, способна создавать эффект вполне космического характера — глобально менять температуру поверхности планеты. Однако более существенен не факт изменения температуры, а то, что планета превращается в гомеостат, и поддерживает свою температуру постоянной вопреки внешним изменениям (светимости Солнца) Замечательно и то, что система как целое работает с отрицательной обратной связью, хотя каждый из ее элементов — с положительной; это является характерной особенностью именно живых систем (вспомним, например, систему хищник-жертва)» (К.Ю. Еськов, 1999).

Эмергентные свойства «Маргариткового мира» возникают, как кажется, «из ничего». Задумайтесь: земная биосфера намного сложнее и имеет намного больше степеней свободы!

1.10. (дополнение) Общие свойства биосистем

При всей специфичности биосистем разных уровней, для них можно выделить ряд общих свойств. Назовем некоторые из них.

Определенный состав и упорядоченность. Все биосистемы характеризуются высокой упорядоченностью, которая может поддерживаться только благодаря протекающим в них процессам. В состав всех биосистем, лежащих выше молекулярного уровня, входят определенные органические вещества, некоторые неорганические соединения, а также большое количество воды. Упорядоченность клетки проявляется в том, что для нее

характерен определенный набор клеточных компонентов, а упорядоченность биогеоценоза — в том, что в его состав входят определенные функциональные группы организмов и связанная с ними неживая среда.

Иерархичность организации. Как будет подробнее рассмотрено в следующем пункте, жизнь проявляет себя одновременно на многих уровнях организации, каждый из которых имеет свои особенности.

Обмен веществ — важнейшая особенность функционирования биосистем. Это совокупность происходящих в них химических преобразований и перемещений веществ. На клеточном и организменном уровнях обмен веществ связан с **питанием, газообменом и выделением**, а, например, на биогеоценотическом — с **круговоротом веществ** и их **перемещением** между разными биогеоценозами.

Поток энергии через биосистемы тесно связан с их обменом веществ. Благодаря тому, что атомы вещества в ходе их преобразований не изменяются, вещество может совершать круговорот в живых системах. Энергия, в соответствии со вторым началом термодинамики, при превращениях частично рассеивается (переходит в форму тепла), и поэтому живые системы существуют только в условиях текущего через них потока энергии из внешнего источника. Для биосферы в целом таким источником является Солнце.

Способность к развитию. Все биосистемы возникают и совершенствуются в ходе **эволюции**. Эволюция на молекулярном уровне привела к возникновению организмов; благодаря эволюции популяций меняются характерные свойства организмов и всех входящих в их состав систем. Изменение биогеоценозов и биосферы также связано с их способностью к эволюции. Развитие отдельного организма называется **онтогенезом**; эволюционная история вида — **филогенезом**; развитие биоценозов на одном участке территории — **сукцессией**.

Приспособленность — соответствие между особенностями биосистем и свойствами среды, с которой они взаимодействуют. Приспособленность не может быть достигнута раз и навсегда, так как среда непрерывно меняется (в том числе благодаря воздействию биосистем и их эволюции). Поэтому все живые системы способны отвечать на изменения среды и вырабатывать приспособления ко многим из них. Результатом способности живых систем вырабатывать приспособления является поразительное воображение совершенства и целесообразности живых организмов и жизни в целом. Долгосрочные приспособления биосистем осуществляются благодаря их эволюции. Краткосрочные приспособления клеток и организмов обеспечиваются благодаря их **раздражимости** — свойству реагировать на внешние или внутренние воздействия. Определенным образом отвечают на изменения и биосистемы всех других уровней, что позволяет говорить, что они находятся в состоянии обмена информацией со средой.

Саморегуляция. Биосистемы находятся в состоянии постоянного обмена веществом, энергией и информацией с окружающей средой. Например, клетки и организмы благодаря саморегуляции поддерживают постоянство своей внутренней среды (гомеостаза), а биогеоценозы поддерживают свой видовой состав и определенные свойства неживой среды. Поддержание постоянства свойств биосистем обеспечивается благодаря отрицательным обратным связям, а их изменение и развитие — благодаря положительным обратным связям.

Динамичность (состояние непрерывных изменений). Жизнедеятельность на всех уровнях организации биосистем связана с обменом веществ и информации, а также потоком энергии. При этом каждая биосистема, начиная от клеточного уровня, является не столько структурой, сколько процессом. Так, клетка остается сама собой, несмотря на то, что в результате обмена веществ сменяются образующие ее вещества. Популяция

существует, несмотря на то, что гибнут и появляются входящие в ее состав особи. Для клеток и организмов характерным проявлением динамичности является подвижность — способность к изменению положения и формы самой системы и ее частей.

Целостность (интегрированность) — необходимое условие для рассмотрения того или иного объекта как системы. Это результат взаимосвязи и взаимозависимости частей биосистем, основа возникновения у системы эмергентных свойств. Системы разных уровней отличаются по степени взаимозависимости своих частей. Так, клетка и организм — относительно более целостные биосистемы, чем биогеоценоз. Это проявляется в том, что состав частей клетки и организма менее изменчив, чем состав биогеоценоза. На биогеоценотическом и биосферном уровне в состав биосистем входят как живые, так и неживые компоненты (впрочем, неживые компоненты, например отмершие ткани, могут входить и в состав организмов, а также биосистем других уровней).

Уникальность. Все биосистемы, начиная от клеточного уровня, неповторимы и отличаются от аналогичных систем. Например, имеющие идентичную наследственную информацию организмы (однояйцовые близнецы, клоны и т.д.) обладают неповторимой индивидуальностью, зависящей от бесконечно разнообразных особенностей воздействия на них среды и саморегуляции в ходе развития.

Способность к воспроизводству биосистем обеспечивает устойчивость жизни во времени. Биомолекулы синтезируются клеткой; клетки (и даже некоторые структуры эукариотической клетки) воспроизводятся путем деления. На организменном уровне воспроизводство обеспечивается благодаря **размножению**. Преемственность поколений на организменном (а также на клеточном) уровне обеспечивается **наследственностью**, а возможность эволюции — **изменчивостью**. Воспроизводство популяций, биогеоценозов (а быть может и биосферы) обеспечивается не только размножением организмов, но и благодаря их способности к расселению.

1.11. (дополнение) Модели, их ограничения и опасности

Некоторые объекты невозможно или сложно исследовать непосредственно. Что будет, если из рыбозаводного пруда выловить всех рыб, превышающих определенный размер? Как отреагирует биосфера на атомную войну? Провести соответствующий эксперимент зачастую затруднительно или невозможно, а узнать ответ на такой вопрос важно. В этом и во множестве других случаев используются модели. **Модель** — система, созданная для изучения системы-**оригинала**; она должна иметь сходный характер взаимодействия частей и благодаря этому обладать подобными эмергентными свойствами. Модель может иметь весьма различную природу. Физическая модель состоит из физических тел, имитирующих части системы, понятийная — из определенных абстракций, а математическая — из взаимосвязанных математических функций.

Например, для изучения биосферы можно создать ее математическую модель. Для этого следует определить, из каких компонентов состоит биосфера, и предположить, как они влияют друг на друга. Затем следует создать систему уравнений, переменные в которой будут описывать взаимодействие частей биосферы. Внося в эту модель определенные изменения, мы сможем предположить, как реагировала бы на них система-оригинал! А зачем нужны математические модели? Учесть всю сложность окружающего нас мира невозможно. Именно поэтому его изучение часто подменяется изучением более-менее упрощенных моделей.

Однако пользуясь моделями, важно никогда не забывать о том, что они — приближения, пригодные лишь для оценки определенного диапазона явлений. Разделим сово-

купность состояний системы-оригинала и описывающей ее модели на две области: ту, в которой оригинал удалось наблюдать в действительности, и ту, о которой мы судим только по модели. Если модель не соответствует оригиналу в изученной области, от нее нужно отказываться или, как минимум, существенно ее корректировать. А вот в неизученной области проверить модель нельзя.

Тем ценнее ситуации расширения той области состояний оригинала, где его поведение было изучено. Приведем пример, относящийся реакции организмов и экосистем на изменения факторов среды. Относительно недавно выяснилось, что большинство климатических моделей неверно прогнозируют реакцию лесов на недостаток влаги.

Рассмотрим вначале логику, по которой строилась бы любая здравая модель. Как узнать реакцию леса на засуху? Подвергнуть экспериментальное растение, растущее в климатической камере, действию недостатка воды. Все понятно! Стремясь ограничить испарение воды, такое растение закроет устьица, уменьшит газообмен с окружающей средой и снизит интенсивность фотосинтеза. Значит, и привыкший к влажности дождевой тропический лес отреагирует таким же образом...

В июле-сентябре 2005 года в Амазонии наблюдалась небывалая засуха. За регионом велись наблюдения из космоса. Интенсивность фотосинтеза оценивалась по тому, насколько из отраженного лесами света изымались частоты спектра поглощения хлорофилла. После обработки полученных данных удалось зарегистрировать парадоксальное явление! На подавляющей части территории засуха вызвала усиление фотосинтеза; он снижался только на участках, измененных вследствие человеческой деятельности.

Как экологи могли не заметить механизм, усиливающий фотосинтез при засухе? Вероятно, вследствие того, что в экспериментальных климатических камерах не бывает облаков. Снижение влажности воздуха над лесами привело к уменьшению облачности, увеличению освещенности листьев и возрастанию интенсивности фотосинтеза. А вода? А воду деревья откуда-то взяли. Почва в дождевом тропическом лесу весьма скудна, но, как получается, некий минимум влаги, необходимый для жизни леса в течение засухи, она удерживает. А если засуха будет долгой? Увы, ответ на этот вопрос лежит в той области состояния системы-оригинала, о которой мы не имеем достаточно надежных экспериментальных данных.

Итак, модели — важный инструмент исследования, но далеко не панацея от всех бед. Более того, иногда использование моделей становится способом самообмана исследователей. Для доказательства этого утверждения можно было бы привести множество примеров, но здесь будет рассмотрен один — парадоксальным образом, затронувший самого Чарльза Дарвина. Речь идет об издании «Происхождения видов» Дарвина, выпущенном в 1986 году под редакцией двух известных российских эволюционистов: А.В. Яблокова и Б.М. Медникова. Те места, где Дарвин сомневался или осторожно нащупывал мысль, выкинуты бестрепетной рукой. Оставленный дарвиновский текст изрядно улучшен редакторскими комментариями и вставками. Кроме многого другого, в «Происхождение видов» добавлено описание машинного эксперимента, выполненного В.В. Меншуткиным совместно с самим Медниковым.

В описываемом компьютерном эксперименте моделировалась эволюция позвоночных. Была описана «биосфера», в которой могло существовать определенное количество организмов. Было задано описание позвоночного, в котором перечислено определенное количество качеств (наличия/отсутствия тех или иных органов и свойств). В начале в модельную биосферу поместили существо типа ланцетника — примитивный вариант, в котором приспособления позвоночных находятся лишь в потенци. «Размножение» осуществлялось путем копирования имеющихся в биосфере организмов. В ходе копирования

были возможны ошибки — «мутации». После каждого цикла размножения возникал избыток организмов, и программа удаляла описания менее приспособленных организмов, а «генотипы» более приспособленных отсылала на следующее копирование.

В результате этого эксперимента удалось «доказать», что ход эволюции предопределен и неизбежно ведет к появлению разума. В эксперименте Меншуткина-Медникова «ланцетники» дали разнообразных «рыб», имевших три пары парных плавников, а затем вышли на сушу в виде шестиногих существ. В результате эволюции наземной жизни возникли существа типа кентавров — перемещавшиеся на четырех ногах организмы со свободными для труда передними конечностями. У них был крупный мозг и способствующая развитию разума социальная жизнь.

Достигнув этого этапа, экспериментаторы «отмотали» машинное время назад и населили сушу четвероногими существами. О чудо! Теперь возникший в ходе эволюции разум оказался двуног. Итак, удалось доказать, что в эволюции есть определенная свобода, но в целом ее ход предreshен.

Авторы данного учебника предполагают, что эволюция в значительной степени направлена, но думают так не благодаря эксперименту Медникова-Меншуткина, а вопреки ему. И дело не в том, что позвоночные не могли быть шестиногими (конечности — результат эволюции парных плавников, которые развивались как передние и задние участки боковой складки). Дело в том, как в данном эксперименте оценивалась приспособленность «организмов».

Посвященная попыткам управлять экономикой из одного центра книга нобелевского лауреата Фридриха фон Хайека называется «Пагубная самонадеянность». Никакой план не может предусмотреть то, что определяется множеством людей в их конкретных рыночных взаимодействиях. Еще пагубнее самонадеянная вера, что можно заранее знать, что выберет, а что отбракует естественный отбор. Модельная биосфера, которая сможет это предсказать, должна быть столь же сложна, как и настоящая. А в модели Меншуткина-Медникова был лишь один способ отделить удачи от неудач — ввести априорную оценку, в которой приспособленность считалось то, что восторжествовало в ходе действительной земной эволюции. Программе задали, что самое приспособленное существо — это разумное существо. Для разума нужны свободные конечности, большой мозг и социальная жизнь. Иными словами, модели задали конечное состояние и способ его достижения (с использованием случайных ошибок, приближающих к заданному состоянию). Кого-то удивляет, что модель пришла туда, куда ее направили с самого начала?

Интересно, что экспериментаторы «выключали» эволюцию, когда у них возникало разумное существо. Они понимали, что дальнейшее развитие модели будет топтанием на месте? По крайней мере, они могли обосновать такое решение тем, что после появления разума биологическую эволюцию вытесняет социальная. Так или иначе, экспериментаторы убедили в предопределенности эволюции не только многочисленных читателей, но и себя самих. Дарвинизм обвиняют в логическом круге: приспособленность объясняют как способность выживать, а выживание считают следствием приспособленности. Все же можно предположить, что склонный к осторожным и всесторонним размышлениям Дарвин не попался бы в ту ловушку, куда заманили самих себя Меншуткин и Медников. Впрочем, это не помешало их эксперименту попасть в издание одной из самых главных книг в истории биологии («ЭВМ подтвердила Дарвина»).

1.12. (дополнение) Объяснительное значение экологии

Именно экологический подход позволяет понять, почему организмы таковы, какими мы их наблюдаем. Ключ к объяснению свойств любой биосистемы лежит в рассмотрении особенностей ее отношений со средой на протяжении ее истории. Можно ли ответить на вопрос, почему опорой тела человека является позвоночник? Подробный ответ на него потребует много места, но коротко изложить его логику можно и здесь.

В ту эпоху, когда происходило становление планов строения типов животных (в кембрийском периоде), та из групп, потомками которой являются позвоночные, перешла к фильтрации морской воды благодаря активному плаванию. Придонные слои воды в то время (как и сейчас) фильтровали представители многих других групп животных. Подъем фильтраторов в толщу еще никем не отфильтрованной воды был эффективным способом ухода от конкуренции.

Успешным окажется тот образ жизни, при котором организм получает больше энергии, чем тратит на ее получение. Затраты энергии на плавание должны были быть меньше того выигрыша, который можно было получить от переваривания взвешенных в воде пищевых частиц. Самый экономный способ плавания — тот, при котором все тело используется как плавное изгибающееся весло. Гибкая струна, тянущаяся вдоль всего тела, позволяла запасать часть энергии, тратившейся на изгиб тела, и сделать плавание еще более экономным. Волну сокращений, пробежавших вдоль тела, обеспечивали сегментированные мышцы.

Совершенствовать образ жизни можно не только благодаря экономии энергии при плавании, но и при повышении эффективности питания. Повысить его эффективность можно, если потреблять не только взвешенные в воде частички, но и избирательно поедать водных животных (вначале мелких, потом — все более крупных...). Именно поэтому некоторые из активноплавающих фильтраторов перешли к хищному питанию. Чтобы хватать уворачивающиеся жертвы, им пришлось сделать свое плавание более быстрым и маневренным. Чтобы дать опору мышцам, вокруг хорды в каждом сегменте тела развивались хрящи или кости — позвонки.

Добыча, за которой охотится превосходящий ее по размерам хищник, пытается уходить от преследования благодаря резким рывкам в сторону. Значит, хищнику для плавания необходимы рули. Их роль выполняла кожная складка, тянущаяся вдоль тела и разбивающаяся на отдельные участки — парные плавники. В качестве рулей наиболее эффективными оказались те участки складки (плавники, которые находились в передней и задней части тела — грудные и брюшные плавники). Когда далекие потомки этих животных перешли к наземной жизни, позвоночник стал опорой тела — чем-то вроде горизонтальной балки между двумя мостами, поясами конечностей, а парные плавники стали конечностями. Когда потомки этих потомков от лазания по деревьям перешли к двуногой жизни на земле, позвоночник стал вертикальной опорой их тела.

Обратите внимание, какие аргументы были использованы в ходе ответа на заданный вопрос. Они касались образа жизни, истории развития рассматриваемой группы и ее морфофункциональных особенностей. И история группы, и особенности ее строения и функций могут быть объяснены только при рассмотрении экологических, связанных со спецификой взаимодействия со средой, причин.

Глава 2. Биосферология

2.1. Биосфера

Биосфера — оболочка Земли, преобразуемая деятельностью живых организмов. Альтернативная трактовка (биосфера как оболочка Земли, в пределах которой встречаются живые организмы, «поле существования жизни» по В.И. Вернадскому) оказывается намного менее полезной.

«Вернадский ... называл биосферой наружные оболочки Земли, охваченные жизнью, и акцентировал прежде всего работу собственно «живого вещества» (как он в противоположность косному веществу планеты называл совокупность организмов). Кроме того, в начале XX века еще очень мало было известно о глубоких недрах Земли и верхних слоях атмосферы. Поэтому в своих лекциях и книге «Биосфера» (1926) Вернадский занизил мощность биосферы. В более поздних работах он постоянно раздвигал границы биосферы, медленно, но верно превращая ее из области, охваченной жизнью, в область проявления последствий ее геохимической работы, источником которой является энергия солнечных лучей.

Эти области существенно различаются благодаря глобальному геохимическому круговороту, который Вернадский называл главной функцией биосферы. Большая часть энергии, движущей круговорот, расходуется на перенос косного вещества, прежде всего на чисто физический процесс испарения и конденсации воды. Благодаря работе круговорота продукты жизнедеятельности, особенно газообразные, жидкие и растворимые, разносятся гораздо шире зоны, непосредственно охваченной активной жизнью.

Таким образом, для Вернадского биосфера — прежде всего естественно-историческое, а именно — геологическое тело, наружная оболочка планеты, в свою очередь состоящая из нескольких геосфер: тропосферы с нижней частью стратосферы, жидкой гидросферы и значительной части земной коры, включая ее гранитно-метаморфический слой. Последнюю Вернадский называл областью «былых биосфер», подчеркивая этой метафорой непрерывность существования биосферы во времени» (А.С. Раутиан, 2001).

Термин «биосфера» восходит к Ж.Б. Ламарку (который употребил его в 1803 году для обозначения совокупности всех организмов). В постоянное употребление его ввел в 1875 г. австрийский геолог Э. Зюсс (говоря об оболочке Земли, охваченной жизнью).

В.И. Вернадский ввел понятие «**живое вещество**» — совокупность всех живых организмов, рассматриваемая как единое целое. Область распространения живого вещества охватывает всю гидросферу, верхние слои литосферы и нижнюю часть атмосферы, но основная концентрация живых организмов отмечается в приповерхностном слое суши и океана. Если живое вещество распределить по поверхности Земли равномерно, образуется пленка толщиной в 2 см. Среднее время его обновления — 8 лет (а в океане — 33 дня).

Геохимические функции живого вещества (по В. И. Вернадскому, с некоторыми изменениями):

— **энергетическая**: аккумуляция солнечной энергии растениями в результате фотосинтеза с дальнейшим перераспределением этой энергии;

— **концентрационная**: избирательное накопление определенных элементов в теле самих организмов и образуемых при их участии осадочных пород;

— **деструктивная:** минерализация органики, разложение горных пород, вовлечение элементов в круговорот;

— **средообразовательная:** трансформация параметров среды в благоприятные для организмов (почвообразование, поддержание газового состава атмосферы, очищение водоемов и прочее);

— **транспортная:** перемещение входящих в состав живого вещества элементов и перераспределение его по поверхности планеты (пример: вынос биогенов из водоемов рыбоядными птицами и животными, имеющими водную личиночную и наземно-воздушную взрослую стадии).

Основными результатами биогеохимической активности живого вещества можно считать кислородную революцию около 2,5 миллиардов лет назад, формирование устойчивых границ между сушей и водоемами (преобразование плащевое стока воды с континентов в русловой), создание почвы; регуляция образования геологических осадков.

2.2. Ноосфера

Я чувствую себя настолько солидарным со всеми живущими, что для меня безразлично, где начинается и где кончается отдельное.
Альберт Эйнштейн

Часто упоминаемым достижением научной мысли прошлого века является концепция **ноосферы**. Общепринятой трактовки этого понятия не существует. Идея ноосферы является не научно обоснованным обобщением, а попыткой облечь в слова интуитивную догадку о том, что человечество в будущем должно измениться.

Вероятно, основным автором понятия «ноосфера» был Пьер Тейяр де Шарден, французский священник и ученый-эволюционист. Поскольку Тейяр был членом монашеского ордена иезуитов, высказываемые им публично идеи были ограничены дисциплиной ордена и поэтому идея ноосферы была обнародована в 1927 году его другом, философом и математиком Эдуардом Леруа. Как подчеркивали Тейяр и Леруа, важным источником этой идеи стали лекции по геохимии, которые В.И. Вернадский читал в 1922–1923 гг. в Париже. В дальнейшем представления о ноосфере независимо друг от друга разрабатывались и Тейяром, и Вернадским.

В целом можно сказать, что ноосфера — состояние биосферы, при котором разумная деятельность человека становится основным фактором ее развития, хотя трактовка этого понятия различается даже у его создателей.

Рассматривая эволюцию Универсума (т.е. Вселенной, всего сущего), Тейяр считал и возникновение жизни, и возникновение человека закономерными этапами этого процесса. Усложнение развивающихся систем в ходе эволюции приводит, согласно его взглядам, к возникновению систем все более высокого порядка. Человеческая психика, по Тейяру, является сложнейшим результатом эволюции Вселенной. Преодолевая раздробленность, отдельные человеческие личности объединяются во всепланетной сфере разума — ноосфере. По Тейяру, возникновение ноосферы — растянутый во времени и еще не законченный процесс, в котором участвует каждый из нас.

«Главным достижением в подходе П. Тейяра де Шардена к ноосфере оказалось как раз то, чего не доставало в подходе В.И. Вернадского. Он нашел внутренний источник разума — рефлексию. Этим словом он называл способность сознания «сосредоточиться на самом себе и овладеть самим собой как предметом» мысли, «способность уже не просто познавать, а познавать самого себя; не просто знать, а знать, что знаешь». Человек, охватывая своим рефлексивным разумом не только себя, но всю окружающую его Природу, в известном смысле становится средоточием Вселенной, приступившей с его помощью к самопознанию и тем самым к самосознанию самой себя.

В принципиальном решении проблемы разума Тейяру де Шардену несомненно помогли глубоко пережитая им вера, религиозная культура и теологическое образование. От Платона и Аристотеля еще средневековая схоластика унаследовала представление о главном атрибуте Божественного Разума: тождестве мысли и мыслимого. Замысел Божий развернут перед нами в форме созданного Им мироздания. Действительно, мысль, воплощенная в слове, была неотделима от Бога-Творца («Сначала было Слово, и Слово было у Бога, и Слово было Бог») и непосредственно воплощалась в тварном мире. Причем плоды задуманного и воплощенного в ходе Творения проверялись при помощи критерия практики: «И увидел Бог все, что Он создал, и вот, хорошо весьма». «И сотворил Бог человека по образу Своему, по образу Божию сотворил его». Сплошные рефлексивные высказывания и действия. В сущности, главное отличие человека от Вечного Бога в отсутствии тождества между мыслью и ее воплощением: не все мыслимое воплощаемо, а воплощаемое требует для своего воплощения труда.

В своей основе рационально-религиозная доктрина Тейяра де Шардена разошлась с «Книгой Бытия» лишь заменой двух глаголов совершенного вида глаголами несовершенного вида: Замысел Божий не только развернут, но продолжает разворачиваться перед нами в форме создаваемого Им по сей день мироздания» (А.С. Раутиан, 2001).

Идеи Вернадского, высказанные в связи с концепцией ноосферы, были тесно связаны с его основной областью интересов — геохимией. Главные из них таковы:

- человечество — геологическая сила;
- причина силы человечества — его разум и воля, результат его социальности;
- человечество преобразует геохимические круговороты, меняя функции биосферы;
- человечество эволюционирует в направлении обособления от остальной биосферы.

Согласно Вернадскому, переход биосферы в ноосферу закономерен и неотвратим, но, видимо, рассматривается как что-то, что должно произойти в будущем.

Альтернативная трактовка считает ноосферу уже возникшей (на основе техносферы) и рассматривает ее становление как развитие отношений между биогенными и техногенными (антропическими) процессами.

Представления о соотношении биосферы и ноосферы нельзя считать устоявшимися до сего дня. Один из аспектов этих отношений отражает полшутливая формулировка, касающаяся экологического кризиса современности: «биосфера почувствовала на себе ноосферу и пытается ее сбросить».

Некоторые ученые считают понятие ноосферы лишенным конкретного содержания.

«Необходимо сказать несколько слов о расхожем (особенно по страницам популярных «зеленых» экологических изданий) термине «ноосфера», который был независимо введен в экологических обиход П. Тейяром де Шарденом и В.И. Вернадским. Однако если Тейяр де Шарден понимал под ноосферой в первую очередь глобальное развитие «коллективного разума», то Вернадский считал, что этот «коллективный разум» должен преобразовать биосферу, улучшив условия для жизни человека на планете.

Вернадский исходил из сциентистского взгляда на отношения человека и природы, т.е. считал, что наука может решить практически любые проблемы вплоть до управления основными циклами веществ и перехода человека на «автотрофное питание» с непосредственным использованием солнечной энергии для производства продуктов питания (минуя посредническую роль растений).

Взгляды Вернадского на ноосферу — пример экологического утопизма. Система связей в биосфере («биосферный рынок») столь сложна, что человек не может управлять ей» (М.Б. Миркин, А.Г. Наумова, 2005).

В конце XX века понятие ноосферы было переосмыслено Н.Н. Моисеевым в рамках его концепции коэволюции (совместной эволюции) биосферы и человеческого общества. С этой точки зрения, ноосфера — состояние человечества, при котором оно эволюционирует совместно с биосферой.

«...Я полагаю, что выполнение условий коэволюции действительно необходимо для обеспечения нашего будущего, ибо человек может существовать только в биосфере, параметры которой удовлетворяют очень жестким условиям. Если человечество не вступит в эпоху ноосферы, то его ожидает деградация и постепенное исчезновение с лица Земли. Но сможет ли человечество реально осуществить такой переход? Ответ на него мне не представляется столь очевидным, как это думали Тейяр де Шарден и Вернадский.

Мне кажется, что полвека тому назад у обоих мыслителей было больше оснований для оптимизма. ... Тогда еще ничего не знали об атомном оружии и не предполагали, что человечеству уже в зримом будущем предстоит преодолеть чрезвычайной остроты глобальный экологический кризис. И переход в эпоху ноосферы не будет плавным и безболезненным слиянием «рас, Природы и Бога», как думал Тейяр де Шарден, а станет, скорее всего, бифуркацией с непредсказуемым исходом.

В самом деле, такой переход будет означать кардинальную перестройку не только самой общественной структуры человечества, но и всего характера его эволюции. Нас ожидает не просто создание и использование новых технологий. И даже не создание новой экологической ниши. Человечеству предстоит научиться согласовывать свои потребности с убывающими возможностями планеты. Людям придется подчинить свою жизнь новым и очень жестким ограничениям. По существу, создать новую нравственность и следовать ей в своей повседневной жизни. ... Это будет совершенно новый этап эволюционной истории вида *Homo sapiens*» (Н.Н. Моисеев, 1994).

2.3. Гипотеза Геи

Земля — больше, чем просто дом, это живой организм, и мы являемся его частью.
Джеймс Лавлок

Как было уже сказано, на всех уровнях организации биосистем наблюдается регуляция по принципу отрицательной обратной связи. Но уровни организации биосистем во многом и отличаются. Например, организм состоит в основном из живых тканей, обладает высоким уровнем целостности и определенным набором управляющих подсистем (для животных это нервная, эндокринная и иммунная системы). То, что организм поддерживает гомеостаз (сохраняет постоянными свои важнейшие свойства), кажется нам достаточно привычным. Напротив, биосфера состоит в основном из неживых компонентов, не имеет «центра» и управляющих подсистем. Однако к поддержанию постоянства своих свойств способна и она!

Это свойство биосферы произвело сильное впечатление на английского химика Джеймса Лавлока, который работал в американском аэрокосмическом агентстве (NASA) и разрабатывал признаки, по которым можно искать планеты, на которых существует жизнь. Ему стало ясно, что важнейшие параметры земной биосферы (состав атмосферы, ионный состав океана, климат) поддерживаются живыми организмами в состоянии, весьма далеком от равновесия. На протяжении длительного времени земная биосфера поддерживает на поверхности планеты благоприятные для себя условия.

В 1972 году Джеймс Лавлок и Линн Маргулис предложили так называемую «гипотезу Геи» — представление о Земле как о сверхорганизме, который поддерживает свой гомеостаз. Как указывал позже Лавлок, они с Маргулис независимо пришли к мыслям, которые ранее высказывали и Джеймс Хаттон в XVII веке, и Владимир Вернадский в XX веке.

Вернемся к предложенной Дж. Лавлоком в 1979 году умозрительной модели глобальной регуляции — «Маргаритковому миру» (см. пункт 1.9). Выясняется, что сверхпримитивная биосфера (которая всего-то и может, что менять цвет лепестков растущих на ее поверхности цветков) способна регулировать температуру планеты в достаточно широких пределах! А каковы, в таком случае, возможности земной биосферы? Свойства звезд того класса, к которому относится Солнце, таковы, что со временем они постепенно увеличивают свою светимость. За время существования земной жизни это должно было привести к существенному изменению температур на поверхности планеты. Как ни удивительно, это не произошло. Скорее всего, сохранение климата относительно постоянным — результат регуляторной активности биосферы.

Многие взаимосвязи, обеспечивающие функционирование Геи, еще неизвестны. Приведем один пример, открытый при участии Лавлока. Отмирая, планктонные водоросли выделяют газы — диметилсульфид и метилйод. Эти газы выполняют сразу несколько функций. Во-первых, они усиливают конденсацию водяных паров в атмосфере в виде облаков. Если планктонные водоросли гибнут от перегрева, выделение этих газов приводит к охлаждению воды благодаря облачному покрову. Этот эффект носит не только локальный характер. Увеличение облачного покрова увеличивает альбедо планеты — ее способность отражать упавшие на нее лучи. Возникающий благодаря об-

лачному покрову ветер способствует перемешиванию воды. Кроме того, эти газы, поступая в атмосферу, позволяют возвращать на сушу соединения серы и йода, необходимые для наземных экосистем. Рост активности наземных растений приводит усилению разрушения ими горных пород и увеличению количества биогенов (нужных для планктонных водорослей), которые поступают в океан со стоками воды с суши.

В гипотезе Геи переплелись элементы научной теории и религиозного пророчества. В последние годы Джеймс Лавлок выступает с предсказаниями катастроф. Он считает человечество «нервной системой» Геи, с помощью которой она осознает сама себя. Увы, человечество не осознало своей роли и нарушило функционирование Геи.

«Гея сделала меня планетарным врачом, и, поскольку я воспринимаю свою профессию всерьёз, мне волей-неволей приходится сообщать дурные вести. ... Центры по изучению климата во всём мире, — представляющие собой эквивалент диагностической лаборатории или больницы, докладывают о физическом состоянии Земли, — и специалисты видят, что планета серьёзно больна, и в самом скором времени у неё начнётся лихорадка, которая продлится не менее 100 тысяч лет. И я должен сказать вам, члены Земной семьи, и самая её близкая часть, — что вы, и, в особенности, цивилизация находимся в смертельной опасности. ...

Мы должны быть сердцем и разумом Земли, а не просто вирусным заболеванием. Так давайте же наберёмся мужества думать не только о потребностях и правах человека, но и о том, какой вред мы нанесли Земле, и как нам примириться с Геей. Мы должны взяться за дело, пока мы ещё достаточно сильны для этого, пока мы ещё не убогая толпа людшек, сломленная жестокой волей одичалых военных диктаторов. Главное, что мы должны помнить, так это что мы часть Земли, и что она и в самом деле является нашим домом» (Дж. Лавлок).

Как ни относиться к теории Геи, с Лавлоком нельзя не согласиться в том, что один из главных параметров биосферы — содержание CO₂ в атмосфере.

2.4. Биогеохимические циклы

Я есть совокупность воды, кальция и органических молекул, называемая Карлом Саганом. Вы представляете собой почти такую же систему молекул с другим совокупным названием. И только-то? Неужели в нас нет ничего, кроме молекул? Кое-кому кажется, что это унижает человеческое достоинство. Лично я нахожу вдохновляющим то, что наш мир позволяет развиваться столь тонким и сложным молекулярным машинам, какими являемся мы с вами.

Карл Саган

Земная жизнь построена на весьма сложной химической основе. Для ее существования необходимы многие химические элементы (рис. 2.4.1). Хотя главное соединение в составе организмов — вода, для жизнедеятельности совершенно необходимы органические вещества, состоящие из разнообразных атомов. Из элементов, являющихся важными ресурсами для биосферы,

		Необходим для большинства организмов																									
		Необходим для животных																									
		Необходим для определенных групп организмов																									
H Водород	1											He Гелий	2														
Li Литий	3	Be Бериллий	4	B Бор	5	C Углерод	6	N Азот	7	O Кислород	8	F Фтор	9	Ne Неон	10												
Na Натрий	11	Mg Магний	12	Al Алюминий	13	Si Кремний	14	P Фосфор	15	S Сера	16	Cl Хлор	17	Ar Аргон	18												
K Калий	19	Ca Кальций	20	Sc Скандий	21	Ti Титан	22	V Ванадий	23	Cr Хром	24	Mn Марганец	25	Fe Железо	26	Co Кобальт	27	Ni Никель	28								
Cu Медь	29	Zn Цинк	30	Ga Галлий	31	Ge Германий	32	As Мышьяк	33	Se Селен	34	Br Бром	35	Kr Криптон	36												
Rb Рубидий	37	Sr Стронций	38	Y Иттрий	39	Zr Цирконий	40	Nb Ниобий	41	Mo Молибден	42	Tc Технеций	43	Ru Рутений	44	Rh Родий	45	Pd Палладий	46								
Ag Серебро	47	Cd Кадмий	48	In Индий	49	Sn Олово	50	Sb Стибий	51	Te Теллур	52	I Йод	53	Xe Ксенон	54												
Cs Цезий	55	Ba Барий	56	La* Лантан	57	Hf Гафний	72	Ta Тантал	73	W Вольфрам	74	Re Рений	75	Os Осмий	76	Ir Иридий	77	Pt Платина	78								
Au Золото	79	Hg Ртуть	80	Tl Таллий	81	Pb Свинец	82	Bi Висмут	83	Po Полоний	84	At Астат	85	Rn Радон	86												
Fr Франций	87	Ra Радий	88	Ac** Актиний	89	104	105	106	107	108	109	110															
* Лантаноиды																											
Ce Церий	58	Pr Прозе- дим	59	Nd Неодим	60	Pm Проме- ттий	61	Sm Самарий	62	Eu Европий	63	Gd Гадо- линий	64	Tb Тербий	65	Dy Диспро- зий	66	Ho Гольмий	67	Er Эрбий	68	Tm Тулий	69	Yb Иттер- бий	70	Lu Лютеций	71
** Актиноиды																											
Th Торий	90	Pa Прота- ктиний	91	U Уран	92	Np Непу- тний	93	Pu Плуто- ний	94	Am Амери- ций	95	Cm Кюрий	96	Bk Берклий	97	Cf Кали- форний	98	Es Эйн- штейний	99	Fm Фермий	100	Md Менде- леев	101	No Нобелий	102	Lr Лоурен- сий	103

Рис. 2.4.1. Элементы, важные для живых организмов, в таблице Д.И. Менделеева

важнейшими являются так называемые **биогенные элементы** или **биогены**. К биогенам относится примерно половина из 54 встречающихся в земной коре элементов. Особенно важны **макроэлементы** — C, H, N, O, P, S, Ca, K и Mg, и некоторые **микроэлементы** — Fe, Cl, Na, Zn, V, Mo, B, Co, Cu, Si, Se, Cr, Ni, I, F, Sn и As.

Роли, которые выполняют биогены, разнообразны. Четыре из них (так называемые элементы-органогены: углерод, водород, азот и кислород), составляют структурную основу органических молекул. В состав нуклеиновых кислот обязательно входит фосфор, а в состав некоторых аминокислот (а значит, и белков) — сера. Ионы кальция, калия, натрия и хлора являются важными для жизнедеятельности живых клеток. Многие металлы входят в состав важнейших органических молекул. Так, в состав молекулы хлорофилла входит магний, а одной из частей гема (составной части гемоглобина — переносящего кислород белка крови, а также некоторых других белков) является ион железа.

Для того, чтобы организмы могли включать в свой состав эти элементы, они должны находиться в доступной форме в населенной организмами среде. Единожды попав в состав живых организмов, один и тот же атом может переходить из одной молекулы в другую, из одного существа в другое. Однако со временем любой атом любого биогена покинет состав живого вещества и возвратится в окружающую среду. Чтобы организмы могли восполнить возникающий при этом недостаток необходимых им элементов, в среде должны действовать биогеохимические циклы.

Биогеохимическим циклом (БГХ-циклом) называется совокупность относительно замкнутых путей перемещения веществ через живые организмы и среду их обитания. Биогеохимические циклы называются так потому, что в их обеспечении участвуют как биологические, так и геохимические процессы. Конечно, совершенно необязательно, чтобы, передвигаясь по БГХ-циклу, элементы двигались по какому-то кругу. Однако по мере перехода из одной молекулы в другую в составе организмов и окружающей среды один и тот же атом может раз за разом возвращаться в какое-то определенное состояние. В этом и проявляется цикличность биогеохимических процессов.

Рассматривая приведенные далее схемы, на которых изображены БГХ-циклы, можно убедиться, что в их составе выделяют фонды и потоки. **Фонды** — совокупности веществ, содержащих рассматриваемый элемент в определенной форме. **Потоки** — пути преобразования элемента, переводящие его из одного фонда в другой.

В составе разных фондов элементы сменяются с разной скоростью. Рассмотрите гидрологический цикл (рис. 2.5.1). То количество водяного пара, которое содержится в атмосфере в каждый момент времени, успевает за год пройти через нее несколько раз. В то же время за миллионы лет сменяется лишь незначительное количество воды, связанной в литосфере. Именно поэтому в БГХ-циклах выделяют **резервные и обменные фонды**.

Выделяют несколько типов циклов, главные из которых — циклы газообразных веществ с резервными фондами в атмосфере и гидросфере и осадочные циклы с резервным фондом в литосфере. Те биогеохимические циклы, у которых есть фонды в атмосфере (циклы углерода, азота, воды, а также по отдельности кислорода и водорода), могут регулироваться организмами намного лучше, чем циклы, все фонды которых расположены в литосфере. БГХ-циклы различаются по степени зарегулированности живыми организмами. Необходимо отметить, что зарегулированность осадочных циклов хуже. Если спуск элемента в кору идет быстрее его подъема из нее, возникает нехватка, лимитирующая круговорот, но замедляющая спуск. Тот элемент, которого не хватает для круговорота, будет сильнее удерживаться живым веществом и медленнее выводиться из круговорота.

Роль живых организмов в удержании биогенов была наглядно показана в ходе эксперимента, проведенного на американской биостанции в местности Хаббард-Брук (рис. 2.4.2). Был выбран небольшой участок территории (ущелье), ограниченный водоразделом. На вытекавшем из этого участка ручье была поставлена измерительная аппаратура. После того, как вся растительность на экспериментальном участке была уничтожена, экспериментаторы зарегистрировали не только двукратное увеличение количества вытекавшей воды (до эксперимента она задерживалась почвой и растениями и в ходе транспирации возвращалась в атмосферу), но и увеличение содержания биогенов в этой воде.

Например, хотя такие металлы как Ca, K, Na, Mg обычно не входят в состав органических молекул, они совершенно необходимы для жизнедеятельности клеток. Они очень подвижны в экосистемах. Поступление катионов в экосистему связано с геологическим и биологическим выветриванием материнских пород, приносом с пылью и осадками. Убыль катионов происходит в связи с их выносом поверхностными и грунтовыми водами. Биологическое сообще-

ство активно задерживает вынос, повышая количество катионов в обменных фондах. После уничтожения участка леса в Хаббард-Брук вынос биогенов усилился во много раз (кальция — в три, азота — в 15).

В тропическом лесу подавляющая часть биогенов заключена в растительной биомассе, в умеренном лесу — в опаде.

Человек — мощный геологический фактор. Человечество использует в своей деятельности почти все элементы, в том числе применяемые только для нужд техносферы (уран, плутоний, кобальт и другие). Мы интенсивно вмешиваемся в цикл биогенов за счет производства удобрений, что обусловило биогенное загрязнение значительной части биосферы.

Природоохранные усилия должны быть направлены на превращение ациклических процессов в циклические. На Филиппинах есть районы, где на полях, разделенных священными лесами, рис возделывается более 1000 лет. Увы, среди искусственных экосистем таких примеров очень немного.

Один из методов изучения БГХ-циклов связан с радиационной экологией. Например, добавив в водоем некоторое количество меченого фосфора (т.е. вещества, содержащего радиоактивный изотоп фосфора), можно изучать пути и динамику его фиксации живым веществом и осадками. Для изучения подземных вод очень полезным оказался дейтерий (изотоп водорода), выброшенный в атмосферу в результате испытаний водородных бомб. Количество дейтерия в современных осадках известно; по тому, сколько его оказывается в подземных водах, можно узнать, с какой скоростью они пополняются водами, поступающими с поверхности.

2.5. Источники энергии для БГХ-циклов

Перемещение элементов в биосфере обеспечивается благодаря трем основным источникам энергии («приводным ремням» для БГХ-циклов):

- энергия Солнца, преобразованная гидросферой и атмосферой в гидрологическом цикле (рис. 2.5.1);
- энергия Солнца, накопленная в органических веществах в ходе фотосинтеза (рис. 2.5.2);
- материнская энергия Земли (перемещение тектонических плит, а также поднятие пород при горообразовании и вулканических извержениях,



Рис. 2.4.2. Одним из последствий уничтожения леса на американской экспериментальной станции в Хаббард-Брук стало многократное (более, чем на порядок) увеличение выноса нитратов с территории, на которой была уничтожена вся растительность (обратите внимание на разрыв на шкале ординат!)

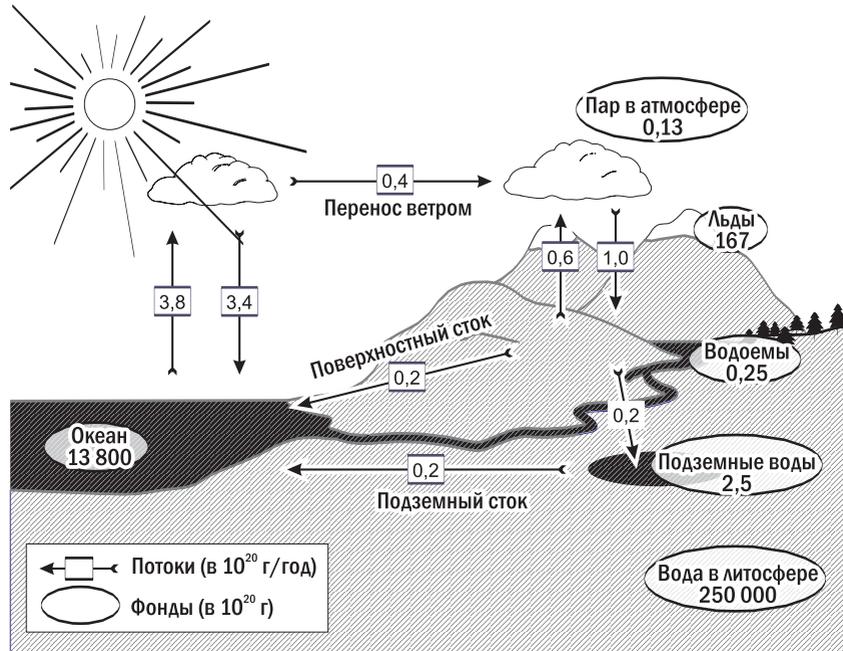


Рис. 2.5.1. Глобальный гидрологический цикл (круговорот воды в природе). Цифры – геогаммы (10^{20} г), для фондов – в среднем, для потоков – в год

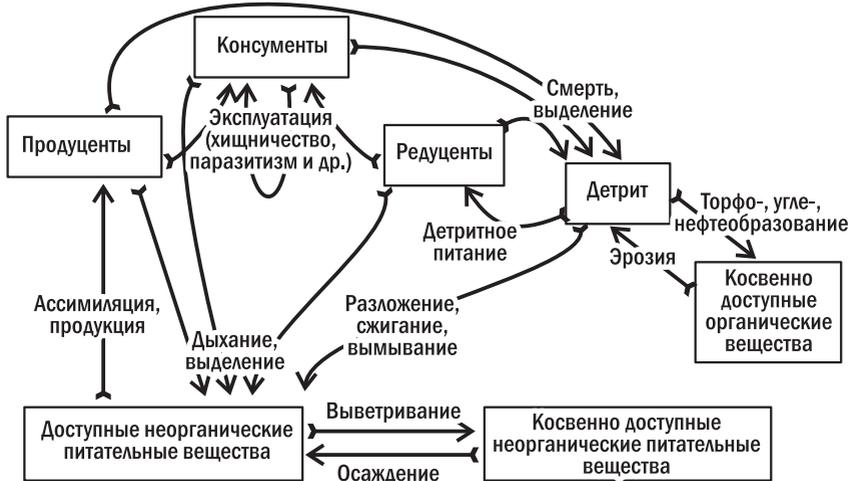


Рис. 2.5.2. Роль биологических процессов в биогеохимических процессах

делающее их доступными для водной, ветровой и биологической эрозии; рис. 2.5.3).

Рассмотрим эти «приводные ремни» подробнее.

Гидрологический цикл. Солнечные лучи нагревают земную поверхность (рис. 2.5.1). При этом часть их энергии тратится на испарение воды, а другая часть — на нагревание воздуха. Неравномерное нагревание воздушных масс вызывает их циркуляцию. Образующиеся над океанами и богатые водными парами воздушные массы с помощью ветров оказываются над континентами. Пролившись дождями, вода возвращается обратно в океаны через реки и подземные воды. Это движение потоков воды обеспечивает разрушение горных пород (водную эрозию) и перенос значительных количеств вещества в океаны.

Гидрологический цикл преобразует намного большее количество энергии, чем запасается в ходе фотосинтеза. На самом деле, приведенная на рисунке схема сделана для равновесной ситуации и не соответствует нынешнему состоянию дел, так как на данное время человек изымает воду из подземных резервуаров существенно быстрее, чем эти резервуары пополняются за счет естественных процессов.

Биогенный круговорот. Важнейшим процессом, накапливающим в биосфере доступную для живых организмов энергию, является фотосинтез.

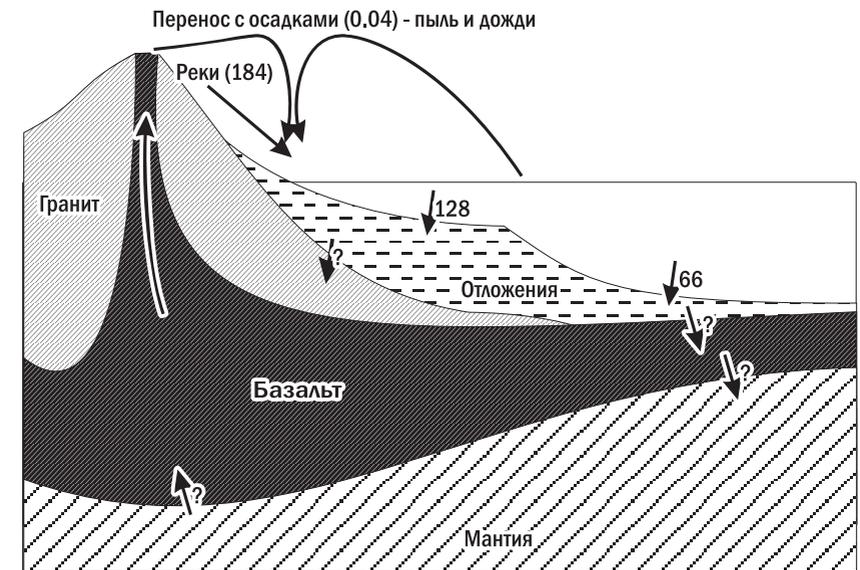


Рис. 2.5.3. Осадочный цикл. Цифры – геогаммы (10^{20} г) в миллион лет. Материки – покрытые отложениями гранитные блоки, плавающие на слое базальта, подстилающем океаны. Подъем пород происходит вследствие вулканической деятельности и горообразования при столкновении континентов. Гранит – светлый, базальт – темная вулканическая порода

Благодаря ему доступные для растений неорганические питательные вещества ассимилируются в первичной продукции (растительной биомассе, рис. 2.5.2). Аналогичную роль в ряде экосистем выполняет бактериальный и археобактериальный хемосинтез. Энергия, запасенная в органических веществах продуцентов, передается гетеротрофным организмам, обеспечивая их жизнедеятельность. Химические реакции в живых организмах и перенос ими разнообразных веществ, протекающие за счет накопленной при фотосинтезе энергии, являются одним из «приводных ремней» БГХ-циклов.

Осадочный цикл является следствием тектоники плит (шире — активности литосферы). Современные представления о **тектонике литосферных плит** (греч. *tektonike* — строительное искусство) восходят к немецкому метеорологу Альфреду Вегенеру, предложившему в 1915 году гипотезу дрейфа континентов. Современники высмеяли эту идею, но полученные в середине XX века новые данные неожиданно заставили к ней вернуться. В отличие от представлений Вегенера, движутся не континенты, а литосферные плиты, на которых расположены материки. Данные по изучению океанского дна показали, что новая земная кора образуется в срединно-океанических хребтах и раздвигается от них в обе стороны, неся на себе континенты. Выделяют около десятка крупных плит и большее количество мелких; скорость движения — от 1 до 20 см в год. Там, где плиты сталкиваются, одна начинает «подлазить» под другую, приподнимая ее вверх. Богатые водой осадочные породы попадают на глубину, в область высокого давления и температуры. Наличие воды снижает температуру плавления горных пород, и в таких местах наблюдается активный вулканизм. Напряжения, возникающие в горных породах, снимаются при помощи землетрясений. Поднятие горных пород над поверхностью суши в результате горообразования и вулканизма приводит к тому, что они подвергаются выветриванию и содержащиеся в них элементы становятся доступными для земных организмов (рис. 2.5.3).

Итак, осадочный цикл — это перемещение биогенов из живого вещества в осадочные породы, образующиеся на дне океанов, с их последующим подъемом над поверхностью океана благодаря тектонике плит и вулканизму, а также дальнейшим выветриванием биогенов и их повторным попаданием в состав живого вещества.

2.6. Биогеохимический цикл углерода

Рассмотрение характеристик БГХ-циклов нескольких важнейших элементов следует начать, естественно, с углерода (рис. 2.6.1). Углерод является основой органических соединений, и поэтому цикл углерода имеет особое значение для живых организмов. Важнейшей особенностью этого цикла является наличие запасов CO_2 , углекислого газа, в атмосфере, откуда его могут черпать живые организмы. Перемещение углерода через живые организмы тесно связано с перемещением иных биогенов. Например, соотношение потоков углерода и азота через живые организмы составляет примерно 6:1 (шесть атомов углерода на один атом азота), а соотношение потоков углерода и фосфора — примерно 100:1. Естественно, эти соотношения отражают соотношения самих элементов в составе живого вещества.

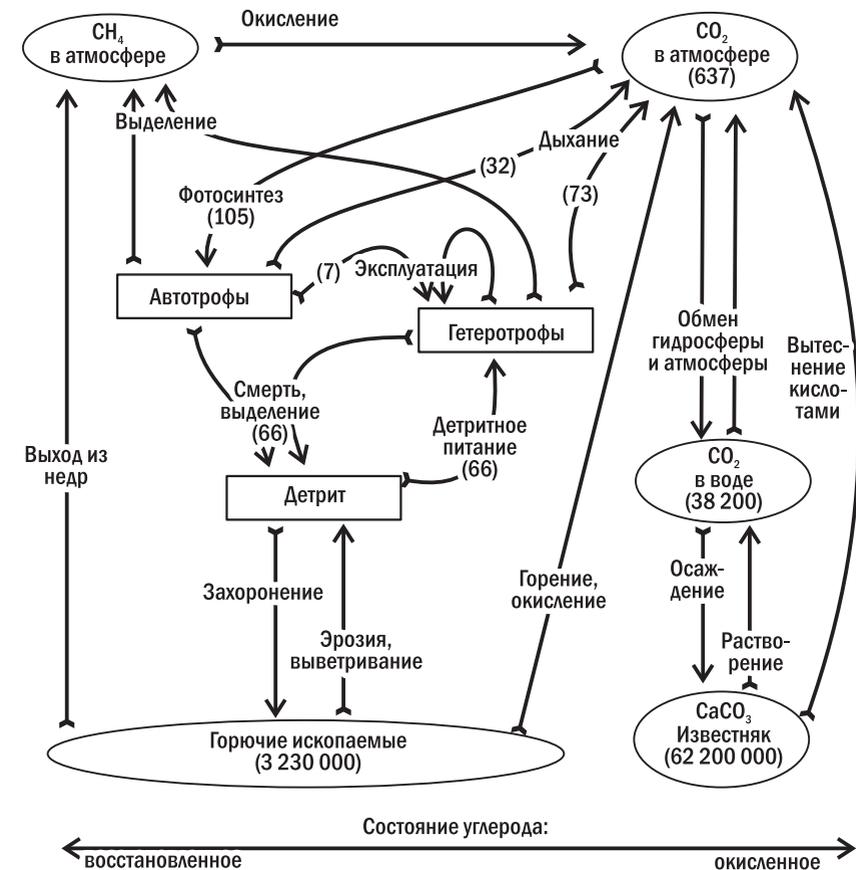


Рис. 2.6.1. Глобальный круговорот углерода. Цифры — миллионы миллиардов грамм (10^{15} г); для фондов — в среднем, для потоков — в год (Р. Риклефс, 1979)

Промышленные выбросы угарного газа (CO) в атмосферу равны или превышают его естественное поступление.

Особое значение цикла углерода связано с его влиянием на климат: углекислый газ и метан являются важнейшими парниковыми газами. Метан выделяется болотами и мелководьями, а также кишечными эндосимбионтами жвачных. CH_4 стабилизирует озоновый слой, является важным парниковым газом. Сейчас разрабатываются методы борьбы с метанообразующими кишечными эндосимбионтами жвачных с использованием антибиотиков. Результат такой борьбы — увеличение прироста живой массы и снижение парникового эффекта в атмосфере (т.е., в некоторой степени — торможение глобального потепления).

2.7. Биогеохимический цикл азота

БГХ-цикл азота (рис. 2.7.1) сложнее углеродного. Он тоже чрезвычайно важен для живых организмов. Хотя азота в атмосфере больше, чем других газов, его включение в состав живого вещества является намного более сложной задачей, чем фиксация углерода при фотосинтезе. Наиболее доступен для растений азот в форме аммиака и нитратов, но аммиак в больших количествах токсичен, а нитраты — нет. Формы, в которых азот используется в органических соединениях — восстановленные, поэтому ассимиляция аммиака требует меньших перестроек. И та, и другая формы очень легко вымываются из почв, особенно нитраты, потому что в нейтральных и щелочных условиях аммоний связывается с некоторыми глинистыми веществами. При разрушении детрита выделяется восстановленный азот. Мочевина также гидролизуется до аммиака почвенными бактериями. Нитрификация осуществляется такими бактериями, как *Nitrosomonas*, которые переводят аммоний в нитрит; напротив, такие бактерии, как *Nitrobacter*, переводят: нитриты в нитраты.

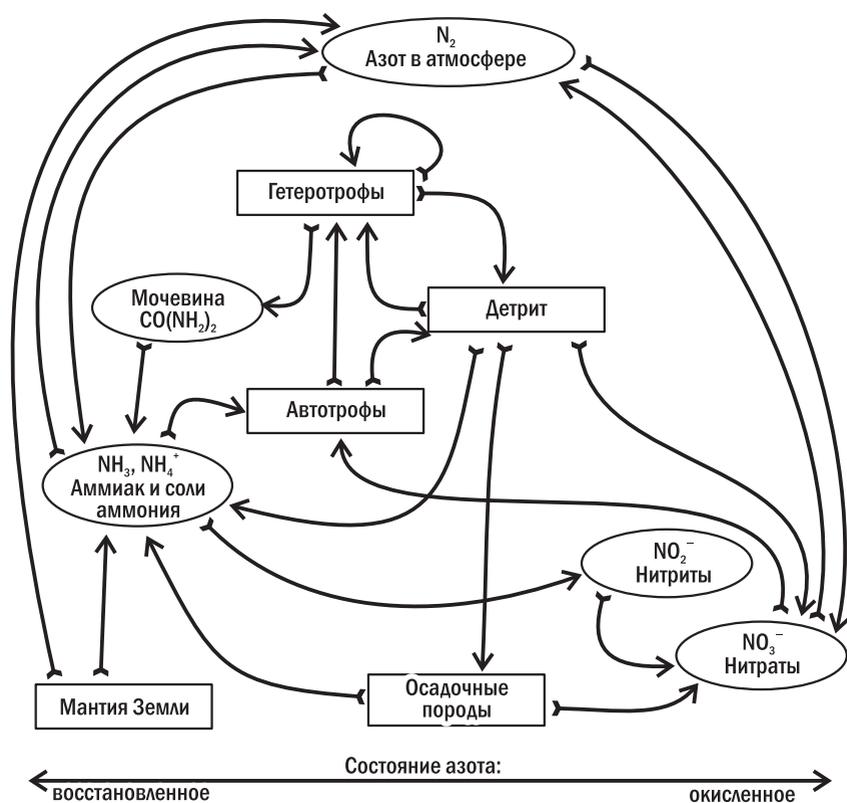


Рис. 2.7.1. Глобальный цикл азота

Нитрит — частый промежуточный этап в переходах из восстановленной формы в окисленную и обратно. Избыток нитратов в пище (которые при ассимиляции восстанавливаются, проходя через стадию токсичных нитритов) — опасное следствие избыточного азотного удобрения почв.

Денитрификация — многоэтапный процесс, проходящий через нитрит и закись азота (N₂O) к молекулярному азоту. Бактерия *Pseudomonas* добывает необходимый ей кислород с помощью этого процесса, если в почве кислорода нет! Денитрификация может идти и без участия живых организмов. К азотфиксаторам относятся свободноживущие бактерии *Azotobacter* (аэроб) и *Clostridium* (анаэроб), симбионты бобовых бактерии *Rhizobium*, симбионты многих групп растений (например, ольхи) актиномицеты, цианобактерии *Anabaena* и *Nostoc*. Ферментом, фиксирующим азот, является нитрогеназа. Ее работа требует больших энергетических затрат: около 10 г глюкозы на 1 г фиксированного азота.

Азот может фиксироваться и абиогенно (вне связи с организмами). Например, во время удара молнии в ее канале достигается такая температура, что в атмосферном воздухе, через который прошел электрический разряд, происходит окисление азота кислородом.

Поскольку на многих почвах сельскохозяйственные растения испытывают азотное голодание, человек интенсивно производит азотные удобрения, осуществляя промышленную фиксацию атмосферного азота. Промышленная фиксация азота примерно равна природной абиогенной фиксации.

2.8. Биогеохимический цикл серы

Сера — довольно обильный (пятнадцатый по химической распространенности) в земной коре элемент, встречающийся в различных степенях окисления. Она является необходимым компонентом белков (0,8–2,4%), в которые входит в составе сульфогидрильных (–SH) и дисульфидных (–S–S–) групп.

Потребляется сера (автотрофами и большинством гетеротрофных микроорганизмов) в окисленной форме, в виде сульфатов. Этот процесс называется ассимиляционной сульфатредукцией. В отличие от двух ранее рассмотренных элементов, сера почти не представлена в атмосфере. Сероводород в атмосфере быстро окисляется кислородом, а оксид серы выпадает на поверхность земли вместе с дождями.

При разрушении органических веществ сера выделяется в восстановленной форме с выделением газа, имеющего неприятный запах, — сероводорода. Кроме сероводорода в ходе этого процесса могут образовываться и другие дурнопахнущие вещества, например, меркаптаны, которые со временем тоже превращаются в сероводород. То, что запах этих веществ кажется нам отвратительным, — следствие того, что эти газы выступают в качестве свидетельства разрушения органического вещества в бескислородных условиях.

Ряд организмов проводит и диссимиляционную сульфатредукцию. При этом в бескислородной среде в качестве окислителей используется не кислород, а сульфаты (и в этой связи такой процесс называют еще сульфатным дыханием). Результат деятельности таких организмов хорошо виден в иловых отложениях. Слой ила (детрита), в который проникает кислород, обычно имеет коричневый цвет и не обладает неприятным запахом. Там, куда кислород не

проникает, ил имеет черный цвет (из-за сульфида железа II) и отвратительный запах. Это результат активности, например, вибрионов *Desulfovibrio*. В гидротермальных местообитаниях, где в восстановительной среде имеются запасы вулканической серы, обитают (при температурах 40–100° С) термофильные сероредуцирующие археи и бактерии.

В окислительной среде сероводород окисляется до серы и сульфатов. Это связано с деятельностью различных групп организмов. Анаэробные фототрофные бактерии проводят анаэробный фотосинтез, окисляя сероводород до серы и сульфатов. Эти бактерии окрашены и имеют коричневый, зеленый или пурпурный цвет. Нейтральная сера может накапливаться в теле таких бактерий (как пурпурные серные бактерии *Chromatium*) в виде отдельных гранул. Для литотрофных сероокисляющих бактерий и археобактерий источником энергии служит не свет, а именно окисление сероводорода. Представителями этой группы являются тионовые бактерии и экстремально термоацидофильные серозависимые археи. Замечательный пример активности тионовых бактерий дают «черные курильщики» — выходы сероводорода на дне океана, где тионовые бактерии существуют в эндосимбиозе с вестиментиферами и моллюсками. К этой же группе принадлежат нитевидные бесцветные серобактерии *Beggiatoa*, населяющие очистные сооружения. Наконец, к окислению сероводорода способны многие другие гетеротрофы, в частности, многие грибы.

Запасы серы и сульфатов являются как результатом активности живых организмов, так и имеют неорганическое происхождение. Цикл серы испытывает серьезное влияние со стороны человека. Сжигание содержащих серу веществ (например, бурого угля) приводит к выбросу в атмосферу оксида серы SO₂. Это соединение токсично само по себе и является одной из причин кислотных дождей.

2.9. Биогеохимический цикл фосфора

БГХ-цикл фосфора (рис. 2.9.1) значительно хуже зарегулирован, чем только что рассмотренные циклы углерода и азота, потому что у фосфора отсутствует обменный фонд в атмосфере. Фосфор — главный элемент, контролирующий

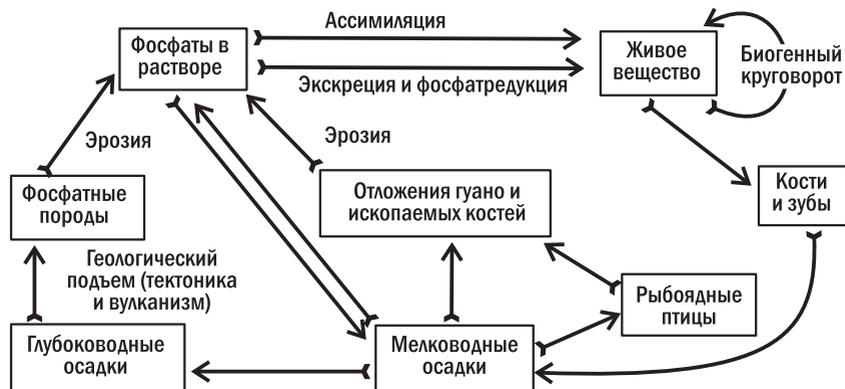


Рис. 2.9.1. Глобальный круговорот фосфора

продуктивность водных сообществ. На примере эксперимента с половинами пруда, где в одну его часть, отделенную пластмассовой перегородкой, вносили сахарозу и нитраты, а в другую — еще и фосфаты, показана роль фосфатов в этих сообществах. Вторая половина зацвела, первая нет. Снос фосфатов с полей в водоемы приводит к их эвтрофикации (повышению «кормности» в противоположность олиготрофности — «малокормности»), что может приводить к их заболачиванию. В естественно эвтрофных водоемах (в которых большая часть биогенов и органики автохтонные) сообщество эффективно утилизирует продукцию. При эвтрофикации в результате внешнего вмешательства (когда биогены и органика аллохтонны) может возникнуть избыток органики, разложение которой приведет к созданию анаэробных условий, выделению токсических продуктов распада (сероводорода, аммиака), разрушению сообщества и стремительному заболачиванию.

2.10. (дополнение) Эволюция Вселенной, Солнечной системы и Земли

Пока ты чувствуешь звезды как нечто «над тобою», ты еще не обладаешь взором познающего.
Фридрих Ницше

В описании возникновения и развития Вселенной наука проявила одновременно и силу, и слабость. Мы имеем детальные описания эволюции Вселенной, соответствующие разным теориям. В этих теориях используется сложнейший математический аппарат; события, которые в них описываются, совершенно противоречат здравому смыслу. Тем не менее, никакая из теорий не является общеубедительной; дальнейшее исследование нашей Вселенной приводят к новым, зачастую парадоксальным открытиям.

Возраст Вселенной составляет примерно 13,7 миллиарда лет (рис. 2.10.1). Она возникла в результате так называемого «Большого взрыва» — события, которое не укладывается в рамки здравого смысла. Результатами этого события стало не только возникновение Вселенной, но и появление пространства и времени (поэтому вопросы, что находится снаружи Вселенной, или что было до ее возникновения, логически противоречивы).

До сих пор открыт вопрос, что ожидает Вселенную в будущем. Впрочем, со временем (очень разным в разных моделях) Вселенная перестанет быть местом, пригодным для жизни. Она может «схлопнуться», деградировать в бесконечном расширении или переродиться — пока выбор отражает скорее вкусы и интуицию ученых, чем точные данные.



Рис. 2.10.1. Основные этапы эволюции жизни на Земле

По крайней мере, ясно одно — «соль» нынешнего этапа развития Вселенной заключается в существовании в ней звезд и галактик.

Вся известная нам история Вселенной — это история ее расширения. В ходе этого расширения в ней возникли элементарные частицы, атомы (водорода) и собранные силой гравитации звезды. В звездах вещество достигает такой степени сжатия и нагрева, что в них начинаются термоядерные реакции — слияние ядер легких элементов. Так, самая распространенная термоядерная реакция во Вселенной — образование ядер гелия в результате слияния ядер водорода (проходящего в несколько этапов). При слиянии ядер элементов первой половины таблицы Менделеева (до железа) происходит выделение энергии. Эта выделяющаяся энергия не дает звездам сжаться. Любая звезда (и наше Солнце) балансирует между двумя процессами — гравитационным сжатием и расширением из-за выделения термоядерной энергии.

Звезды, в которых «выгорает» весь водород, сжимаются сильнее, и в них могут начаться термоядерные реакции слияния ядер гелия.

Итак, элементы, стоящие в таблице Менделеева до железа, могут образовываться при термоядерных реакциях. А как возникают элементы второй половины этой таблицы? Иногда при сжатии звезды в ней начинают идти реакции, в результате которых количество выделяющейся энергии резко увеличивается. Такая звезда взрывается как термоядерная бомба, превращаясь в сверхновую. Вещество сверхновой с колоссальной энергией разбрасывается в космосе. Как получают тяжелые элементы в ускорителях? Разгоняют одни ядра и бомбардируют ими другие. При очень высокой скорости соударения ядра могут слиться в одно. То же самое происходит при взрывах сверхновых.

«Звезды — это механизм, средство эволюции, результатом которой являются тяжелые элементы» (В. Снытников, В. Пармон, 2004)

...Когда человечество получает энергию, проводя ядерную реакцию распада урана, оно извлекает энергию, накопленную при взрывах сверхновых.

Итак, чтобы во Вселенной появились разнообразные элементы, должен был пройти определенный срок, достаточный для рождения и гибели звезд. Солнечная система, Земля, и даже наши тела содержат элементы, прошедшие через погибшие звезды...

Возраст Земли (и Солнечной системы) — 4,6 миллиардов лет. Солнце и планеты образовались из газопылевого облака, результата разрушения предшествовавших звезд. Ядерные превращения в прежних звездах — причина разнообразия химических элементов на Земле, делающего возможным существование жизни.

Сейчас Солнце находится на середине срока своего существования. Примерно через 5 миллиардов лет оно вначале увеличится в размерах до орбиты Земли, а потом сожмется и, наконец, взорвется. Из получившегося вещества возникнут новые звезды.

На Земле недоступны горные породы, сохранившиеся с периода ее возникновения. Однако о ее возрасте можно судить по возрасту метеоритов. Это фрагменты «материала» Солнечной системы, которые не вошли в состав планет. Они до сих пор движутся в Солнечной системе и периодически падают на поверхность Земли. Самые распространенные метеориты — железокосмические. Очень упрощая, можно сказать, что они состоят из силикатов («камня») и металлов («железа»). Плотность «железа» выше. Земля образовалась как комок из такого материала. При соударениях он нагревался, и более плотное вещество («железо») перемещалось вглубь, к центру планеты. Легкие вещества («камень»), напротив, вытеснились на поверхность. От этого выделилось значительное количество энергии, и Земля сильно разогрелась. В результате планета приобрела структуру, похожую на современную: ядро окружено вязкой мантией, на поверхности

которой плавают кора. Началось движение литосферных плит — фрагментов коры. От их столкновения образовались горы. Результатом разрушения гор, а также переноса вещества водой и воздухом, стало образование осадочных пород.

Земная поверхность охладилась до температуры ниже 100 °С около 4 млрд. лет назад. С этим было связано возникновение океана. Еще около 800 млн. лет после этого океан был очень горячим — более 90 °С. Самые древние известные нам минералы на Земле имеют возраст 4,2 млрд. лет, но не являются осадочными. Древнейшие осадочные породы из формации Исуа в Гренландии имеют возраст 3,8 млрд. лет. В них уже есть следы жизни (углеродистые частицы биологического происхождения). Это означает, что жизнь появилась на Земле сразу, как сложились хоть сколько-то пригодные для нее условия. История земной жизни началась в кипятке!

2.11. (дополнение) Что такое жизнь?

Для представителей точных наук кажется невозможным, что в биологии ключевые понятия не имеют однозначных определений. К их числу относятся понятия «вид», «организм», «адаптация», «экологическая ниша», «эволюция» и другие, в том числе «жизнь». Вопрос о сущности жизни относится к числу вечных и не имеющих исчерпывающего ответа. Некоторые из определений жизни являются скорее афоризмами:

— **жизнью мы называем любое питание, рост и упадок тела, имеющие основание в самих себе** (Аристотель);

— **жизнь — это экспансия** (Андрей Дмитриевич Сахаров, советский физик, создатель водородной бомбы).

Распространенный подход к разработке определения жизни заключается в поиске наиболее характерных особенностей известных нам живых систем. Например, Фридрих Энгельс, классик научного коммунизма, в XIX веке сформулировал известное определение, вполне соответствующее уровню знаний того времени. **Жизнь есть способ существования белковых тел, существенным моментом которого является постоянный обмен веществ с внешней природой.**

Современным представлениям более соответствует такие определения:

— **живыми называются системы, имеющие в своем составе нуклеиновые кислоты и белки и способные сами синтезировать эти вещества;**

— **живыми называются системы, имеющие генотип, записанный в нуклеиновых кислотах.**

Первому из этих определений не соответствуют вирусы и вириды, а и первому, и второму — прионы, если считать их живыми системами. А вдруг возможна жизнь на иной химической основе, чем та, которая нам известна? Непонятно, пригодны ли эти определения для биологических систем на ранних этапах возникновения жизни и внеземных живых систем, организация которых нам неизвестна.

Можно дать еще немало иных определений жизни. Они будут лучше или хуже указывать на какую-то особенность биосистем, но при этом касаться ее частных, не главных качеств, и, кроме того, могут иметь немало исключений. Среди признаков живых систем нет ни одного, по которому можно было бы четко разграничить живую и неживую природу.

К примеру, смесь белков и нуклеиновых кислот не является живой. Осуществление в химическом реакторе любой из реакций, идущих в клетке (или даже всего их комплекса), не делает этот реактор живым. Процессы в обычной луже или пламени горячей свечи имеют много общего с обменом веществ в организме. Умерший организм обладает характерной структурой, является результатом онто- и филогенеза, даже осуществляет

определенный обмен веществ, но все же не является живым. К воспроизводству себе подобных способны не только живые организмы, но ядра кристаллизации соли в ее насыщенном растворе, а также компьютерные вирусы в операционной системе персонального компьютера.

То, что биологические вирусы (и тем более вириды и прионы) традиционно рассматриваются как часть живой природы, существенно затрудняет разграничение живого и неживого. В клетках других организмов вирусы проявляют многие свойства живого, но вне клеток они лишены этих свойств. Логичным было бы решение рассматривать вирусы, вириды и прионы как **молекулярно-генетические инфекционные системы** и не считать их живыми. Жизнь при этом оказалась бы связана с клетками — структурами, которые обладают целым комплексом общих черт. Однако этому решению противоречит не только научная традиция, но и наличие форм жизни, носящих переходный между вирусами и клетками характер (очень сложных вирусов и очень простых бактерий).

Самый общий подход к поиску определения жизни связан с термодинамическими свойствами живых систем. Прежде всего, это связано с тем, что живые организмы являются **диссипативными структурами** (лат. *dissipatio* — рассеивание), увеличивающими собственную упорядоченность за счет роста неупорядоченности окружающей среды.

Жизнь — это поддержание и воспроизводство характерных высокоупорядоченных структур, которое совершенствуется в ходе эволюции и осуществляется в соответствии с внутренней программой благодаря внешним источникам вещества и энергии.

В данном определении акцент сделан на особенностях структуры (но без их детализации: мы не знаем, с какими структурами может, а с какими не может быть связана жизнь), наличии внутренней программы (без конкретизации благодаря каким веществам и как именно она функционирует), способности к эволюции и использованию вещества и энергии. Приняв такое определение жизни, можно понять, почему к живым системам можно относить молекулярно-генетические инфекционные системы, для которых не характерна жизнь в тех ее проявлениях, которые нам известны на организменном уровне. Существенной особенностью этих систем является их способность к эволюции. Как ни прост вирус, он является результатом выработки адаптаций, зависящих от особенностей среды и результатов взаимодействия с ней этой молекулярно-генетической системы. Чтобы объяснить вирус, необходимо рассмотреть всю его предысторию, и все равно при этом его нельзя будет исчерпывающе, детерминировано предсказать.

В отличие от этого искусственная жизнь, когда она будет создана в лаборатории, окажется поддающейся детерминистскому описанию. Она будет обладать такими свойствами, какие в силу тех или иных закономерностей сочтут необходимым придать ей ее создатели.

2.12. (дополнение) Возникновение жизни. Предживые системы

Существует ли множество других миров, или есть только один мир? Это один из самых великих вопросов, побуждающих к изучению Природы. Альберт Великий. XIII в.

Мифологическое сознание рассматривало возникновение жизни как результат работы различных творцов. Различные религии развили эти представления, которые можно назвать **креационизмом** — учением о сотворении жизни Творцом. В то же время

в античности и средневековье казалось, что самозарождение живых организмов — обычное дело. С развитием биологии трудами Ф. Реди (середина XVII в.) и Л. Пастера (середина XIX в.) было показано, что живые организмы возникают только от себе подобных. Возникли представления, что неорганические и органические вещества разделяет пропасть, для преодоления которой необходимо действие «*vis vitalis*» — жизненной силы. Искусственный синтез мочевины, который осуществил в 1828 г. Ф. Велер, положил начало опровержению таких взглядов.

В XX веке развитие получили научные (отличающиеся от наивных, характерных для древности) представления о возможности возникновения органических веществ из неорганических. Они легли в основу различных теорий **абиогенеза**, рассматривающих возможные пути возникновения первых живых организмов из неживого вещества. К сожалению, среди широкой публики и даже среди специалистов в других отраслях биологии распространились неверные представления о том, что жизнь возникла благодаря невероятной случайности.

В возникновении жизни важна роль случайных событий, однако это не означает, что из неживой материи может случайно возникнуть живая. Вероятность такого события астрономически мала. Чтобы случайность могла привести к самоорганизации, нужен механизм отбора определенных случайных отклонений. Представим себе мяч (например, футбольный), который подпрыгивает на месте, используя энергию из какого-то источника. Его перемещения — аналог случайных изменений развивающихся систем. Можно ли в результате небольших прыжков в случайном направлении оказаться на крыше 16-ти этажного дома? Напрашивается ответ «нет», однако он не верен. В один прыжок взлететь на крышу невозможно. Однако если на крышу ведет лестница, состоящая из множества небольших ступенек, такой подъем становится возможным. Но, заскочив на одну ступеньку, мяч может спуститься с нее! Значит, нужен механизм, «фильтрующий» изменения, ведущие в определенном направлении. Такой фильтрующий механизм — естественный отбор.

С помощью рассмотренной аналогии можно сделать вывод, что для возникновения жизни достаточно трех условий. Это:

- возможность полного спектра переходов между неживыми и живыми системами;
- возможность переходить из одних состояний в другие, близкие, в силу случайных или закономерных причин;
- действие естественного отбора, преимущественно сохраняющего и воспроизводящего «более живые» системы.

Насколько можно судить на основании современных научных данных, все три эти условия выполняются. Разговор о случайном возникновении жизни относится к области научной мифологии; сейчас следует исследовать возможность перехода химической эволюции в биологическую.

Одна из важных с этой точки зрения проблем — выяснение механизма синтеза органических веществ. Не вдаваясь в излишние детали, укажем, что разнообразные органические молекулы появляются естественным путем в условиях, соответствующих ранней Земле и даже открытому космосу!

Земля — планета, обладающая активными и подвижными оболочками: литосферой, гидросферой и атмосферой. Совокупно с деятельностью живых организмов их активность поддерживает биогеохимические циклы в биосфере. Может показаться, что эти циклы — результат существования жизни, хотя на самом деле они являются ее причиной.

Температура открытого космоса на 4° выше абсолютного нуля, а поверхности такой звезды, как Солнце — 6 000°. Планеты находятся в потоке энергии, рассеиваемой цен-

тральным светилом. Из-за формы планет их поверхность нагревается неравномерно; если они вращаются, это приводит к циклическим изменениям количества энергии, падающего на их участки. Если на планете есть атмосфера или гидросфера, неравномерность нагрева приводит к их циркуляции. Если диапазон изменений температур таков, что при нем происходят агрегатные переходы распространенных веществ (как воды на Земле или метана на Титане, спутнике Юпитера), круговороты на поверхности такого небесного тела становятся особенно сложными. Движение атмосферы и гидросферы вовлекает в себя поверхность литосферы. На крупных планетах, имеющих горячее ядро, мантию и кору, процессы в литосфере усложняются благодаря тектонике плит.

Кроме перемещения веществ, на поверхности таких планет начинают идти разнообразные химические реакции. Их предпосылка — химическая сложность планетарной поверхности, наличие на ней органических соединений. Циклическая смена условий обеспечивает циклический характер химических реакций. Одни и те же превращения веществ могут обеспечиваться различными конкурирующими реакциями. Те из реакций, которые оказываются самыми эффективными и устойчивыми (например, благодаря автокаталитическому эффекту), преобразуют большую часть имеющихся ресурсов и вытесняют менее эффективные реакции. Так еще на уровне химических реакций включается механизм естественного отбора.

Благодаря естественному отбору на уровне автокаталитических химических реакций происходило их совершенствование, появление механизмов запаса энергии.

В ходе возникновения жизни на Земле или на другой планете должны были существовать системы, носящие промежуточный характер между живыми и неживыми. По мере появления более эффективных механизмов преобразования вещества и энергии и, в конце концов, современной жизни, такие системы должны были исчезать. Наши сегодняшние знания о них носят в большой мере гипотетический характер, но постоянно пополняются благодаря изучению способности неживых систем к самоорганизации.

Например, можно предположить, что современной биосфере предшествовал так называемый «Мир РНК». Как известно, белки (благодаря ферментативной активности) выполняют все основные биологические функции, за исключением кодирования наследственной информации — функции ДНК. В известных нам организмах эти два класса полимеров (ДНК и белки) неразрывно связаны друг с другом. Однако полимер, обеспечивающий их взаимодействие (РНК), способен выполнять обе функции. Каталитический центр рибосом, отвечающий за синтез белка, полностью построен из РНК. Сейчас известно немало молекул РНК, обладающих ферментативной активностью — рибозимов. В то же время в растворе, содержащем необходимые нуклеотиды, копии РНК могут образовываться и при отсутствии белков. Это дает основания предполагать, что одним из этапов возникновения жизни был «Мир РНК» — мир примитивных живых (или предживых) систем, основой которых была РНК. Если жизнь возникла на Земле, «Мир РНК» существовал на ней, а если занесена на Землю из космоса, — где-то в другом месте. По мере совершенствования предживых систем «Мира РНК» каталитические функции могли переходить к белкам, а функции хранения генетической информации — к ДНК, более устойчивому и менее химически активному полимеру.

2.13. (дополнение) Геохронологическая шкала

Для описания истории земной жизни необходимо иметь шкалу, позволяющую описывать соответствующие промежутки времени. Как изучают эту историю? По последовательности осадочных пород. Взаимная последовательность пород определяется по характеру

их залегающих и по составу содержащихся в них ископаемых. Многочисленные в прошлом группы организмов, которые оставляли хорошо сохраняющиеся остатки (раковины, зубы, чешуи и т.д.), приобретают большое значение для определения возраста пород и называются **руководящими ископаемыми**. Согласованная последовательность пород разного возраста и соответствующих ей промежутков истории Земли называется **геохронологической шкалой** (табл. 2.13.1).

Таблица 2.13.1

Геохронологическая шкала

Зоны	Эры	Периоды	Эпохи	Граница (млн. лет)	
Фанерозой	Кайнозой KZ	Антропоген Q (A)	Голоцен	0	
			Плейстоцен	0,01	
		Неоген N	Плиоцен	1,6	
			Миоцен	5,3	
			Оligоцен	23,7	
		Палеоген P	Эоцен	33,7	
			Палеоцен	57,8	
				66,4	
				97,5	
	Мезозой MZ	Мел K	Поздняя	144	
			Ранняя	163	
		Юра J	Поздняя	187	
			Средняя	208	
			Ранняя	230	
		Триас T	Поздняя	240	
			Средняя	245	
			Ранняя	258	
		Палеозой PZ	Пермь P	Поздняя	Допингская
	Ранняя			Гваделупская	286
				Предуральская	296
	Карбон C		Поздняя	Пенсильванская	320
			Средняя		360
			Ранняя	Миссисиппская	374
	Девон D		Поздняя		387
			Средняя		408
			Ранняя		420
	Силур S		Поздняя		438
			Ранняя		448
	Ордовик O		Поздняя		478
			Средняя		505
Ранняя				523	
Кембрий Є	Поздняя			540	
	Средняя		570		
	Ранняя		650		
Протерозой PR	Поздний (рифей)	Вендская V («Эдиакарская»)		1000	
		Поздняя		1350	
		Средняя		1650	
		Ранняя		2500	
Архей AR	Ранний (карелий)			3000	
	Поздний			3400	
	Средний			4000 (?)	
Катархей				4600	

Геохронологическая шкала — результат работы многих поколений геологов. В первую очередь она отражает последовательность промежутков времени — относительный возраст. В XX веке к относительным датировкам добавились также абсолютные, основанные на оценке скорости распада радиоактивных элементов в изучаемых породах.

Следует обратить внимание, что относительная шкала точнее и информативнее абсолютной. Например, и акантостега (самое древнее известное четвероногое) и пандерихт (очень похожая на четвероногих рыба, которая, в то же время, не могла быть их предком) обитали в верхнем девоне. Возраст пандерихта — 378 ± 10 млн. лет, а акантостеги — 360 ± 10 млн. лет. Этих данных недостаточно, чтобы уверенно утверждать, что акантостега жила позже. Но если известно, что она найдена в более поздних (лежащих выше) слоях, этого достаточно, чтобы уверенно утверждать о том, что она моложе, даже если абсолютный возраст пород вовсе неизвестен.

2.14. (дополнение) Некоторые этапы истории земной жизни

Первое появление жизни при создании биосферы должно было произойти не в виде появления одного какого-либо организма, а в виде их совокупности, отвечающей геохимическим функциям жизни.
В.И. Вернадский

Распространено мнение, что на каком-то этапе истории Земли возник «первый» организм, потомки которого съели все запасы органических веществ («первичный бульон») и дали начало всем формам жизни. Конечно, такие взгляды очень наивны. Для возникновения отдельного организма нужна была невероятная случайность. Жизнь возникла в результате постепенного усложнения геохимических циклов в результате отбора автокаталитических реакций, обеспечивавших их отдельные этапы. Еще до возникновения живых организмов в этих циклах происходило как образование, так и разрушение органических веществ. Это означало, что жизнь возникала не в форме отдельных организмов, а в форме обеспечивающих круговорот веществ экосистем.

Биохимические «новшества», возникшие на одном этапе геохимического круговорота, могли передаваться и на другие этапы. Так должны были распространиться способы запасаения энергии, матричного синтеза биополимеров и, наконец, клеточной организации живых систем.

В современных экосистемах происходит круговорот, основой которого является образование органических веществ автотрофами и их разрушение гетеротрофами. Отходы жизнедеятельности каждой из этих групп организмов являются ресурсами для другой группы. Их замечательное соответствие друг другу — следствие того, что такой круговорот старше самой жизни.

Самые древние остатки организмов, имеющие сложную структуру, найдены в Австралии, в формации Варравуна, имеющей возраст 3,5 млрд. лет, и в Южной Африке (формация Онфервахт, 3,4 млрд. лет; рис. 2.10.1). Это цианобактерии, весьма похожие на современные. Это сходство касалось даже биохимии. Так, в породах, образовавшихся 3,1 млрд. лет, найдены продукты распада хлорофилла и характерный исключительно для цианобактерий пигмент фикобилин.

Для протерозоя (а в некоторой степени и архея) характерны осадочные породы, которые называются **строматолитами** (буквально «каменными коврами»). Они имеют слоистую структуру и часто откладывались отдельными глыбами. Происхождение строматолитов долго оставалось неясным. Их образование прояснила находка современных строматолиитообразователей в Заливе Акул (Шарк-Бей) в Австралии. Это изолированная от океана лагуна с очень соленой водой. На мелководье расположены осадочные глыбы, поверхность которых покрыта **циано-бактериальным матом**. На его поверхности находятся цианобактерии, а под их слоем — очень разнообразные бактерии других групп, а также архебактерии. Чтобы показать эту двойственность, мат называют циано-бактериальным, показывая с помощью дефиса, что он состоит из цианобактерий и других бактерий.

Минеральные вещества, которые оседают на поверхность мата и образуются при его жизнедеятельности, откладываются слоями (примерно 0,3 мм в год) на ее основание.

Другой тип бактериальных экосистем известен на территории Украины. На Арабатской стрелке, косе в заливе Сиваш, расположены заливаемые водой и пересыхающие лиманы. На поверхности почвы в них расположен циано-бактериальный мат толщиной до нескольких сантиметров.

Живые организмы не только зависят от среды своего обитания, но и сами влияют на нее. Земля исходно имела атмосферу восстановительного характера, в которой были устойчивы окисленные газы (углекислый газ CO_2 , водяной пар H_2O , оксид серы SO_2) и газы-восстановители (угарный газ CO , водород H_2 , сероводород H_2S , аммиак NH_3 , метан CH_4 , циан HCN , хлороводород HCl и др.). В течение длительного периода истории Земли на ее поверхности могли образовываться легко окисляемые породы, такие, как графит (C), лазурит (Na_2S), пирит (FeS_2) и другие.

Первые организмы Земли, как автотрофы, так и гетеротрофы, были анаэробами (приспособленными к жизни в бескислородных условиях). В ходе фотосинтеза автотрофов выделялся свободный кислород (O_2), который был токсичным для анаэробных организмов. Первоначально он быстро окислялся восстановителями, которые в избытке находились в среде. После того как кислород окислил основной запас восстановителей в среде, сложились относительно нейтральные условия. В результате бактериальные экосистемы приспособились к существованию в условиях избытка кислорода, и распространение получили аэробы (организмы, живущие в кислородных условиях). Поскольку фотосинтез происходил в воде, кислород мог окислять растворенные в ней вещества, способствуя их осаждению. Важнее всего, что при этом происходило окисление двухвалентного (хорошо растворимого) железа до трехвалентного, выпадавшего в осадок. Так образовывались джеспилиты — полосчатые железные руды, являющиеся важнейшим источником этого металла для современного человечества. Они состоят в основном из гематита (Fe_2O_3) и магнетита ($\text{FeO} \cdot \text{Fe}_2\text{O}_3$).

С распространением фотосинтетиков-аэробов накопление кислорода в атмосфере продолжилось. Около 2 млрд. лет назад гравитационная дифференциация Земли привела к тому, что практически все не связанное в осадочных породах железо ушло в ядро нашей планеты. Прекращение поступления железа на поверхность Земли означало, что живые организмы могут окислить практически всю биосферу и накопить избыток кислорода в атмосфере. Этот перелом (происходивший 2,5–2 млрд. лет назад; рис. 2.10.1) называется **кислородной революцией**. Впрочем, не следует думать, что такая революция была одномоментным изменением. Она проходила через

длительное балансирование, когда в разных частях биосферы складывались кое-где окислительные, кое-где восстановительные условия.

Кислородная революция была важнейшим переломом в истории Земли. Поменялся не только состав атмосферы, но и состав пород, формирующихся на поверхности Земли. Следствием кислородной атмосферы стало образование озонового слоя в атмосфере — предпосылка для заселения суши.

И для прокариот, и для эукариот характерно образование сложных систем. У прокариот это бактериальные экосистемы из тесно связанных особей разных видов и даже царств (как эубактерий, так и архебактерий). Морфофункциональное различие клеток в них — следствие их независимой эволюции. У эукариот это многоклеточные организмы — клоны потомков одной клетки, различия между которыми обусловлены реализацией различных вариантов одной и той же наследственной программы. Для развития эукариотической многоклеточности требуется намного большая сложность управляющих клеточных систем.

В последние годы удалось убедительно доказать **симбиогенетическую теорию** происхождения эукариотической клетки. Каждая эукариотическая клетка содержит геномы различного происхождения: в клетках животных и грибов это геномы ядра и митохондрий, а в клетках растений — также и пластид. Небольшая кольцевая ДНК содержится (по многим данным) и в базальном тельце эукариотических жгутиков.

Метод молекулярных часов (учета нейтральных, с точки зрения естественного отбора, и ненаправленных изменений последовательностей ДНК) свидетельствует, что эукариоты возникли тогда же, когда и прокариоты. Несмотря на это, очевидно, что в течение значительной части истории Земли на ней доминировали прокариоты. Первые клетки, соответствующие по размерам эукариотическим (так называемые акритархи) имеют возраст 3 млрд. лет, но их природа остается неясной. Почти несомненные остатки эукариот имеют возраст около 2 млрд. лет. Лишь после кислородной революции на большей части поверхности нашей планеты сложились благоприятные для эукариот условия. Эпоха их господства началась около 1 млрд. лет назад.

Вероятно, «главным» предком эукариотических клеток стали архебактерии, которые перешли к питанию путем заглатывания пищевых частиц. Изменение формы клетки, необходимое для такого заглатывания, обеспечивал цитоскелет, состоящий из актина и миозина. Наследственный аппарат такой клетки переместился вглубь от ее изменчивой поверхности, сохранив при этом свою связь с мембраной. Это послужило причиной возникновения ядерной оболочки с ядерными порами (связанной благодаря эндоплазматической сети с наружной мембраной клетки).

Бактерии, поглощенные клеткой-хозяином, могли продолжить свое существование внутри нее. Так, предками митохондрий стала группа фотосинтезирующих бактерий, приспособленных к жизни в кислородных условиях — пурпурные альфапротеобактерии. Внутри клетки-хозяина они утратили способность к фотосинтезу и приняли на себя окисление органических веществ. Благодаря им эукариотические клетки стали аэробными. Симбиозы с другими фотосинтезирующими клетками стали причиной приобретения растительными клетками пластид. Вероятно, жгутики эукариотических клеток произошли в результате симбиоза клеток-хозяев с бактериями, которые, как современные спирохеты, были способны к извивающимся движениям.

Современная фауна дает множество примеров существования проглоченных органелл и клеток в цитоплазме клеток хищника. «Выращивают» в себе проглоченные водоросли некоторые инфузории, радиолярии, кишечнополостные, плоские черви,

моллюски и представители других групп. Обитающие в кишечнике термитов жгутиконосцы вступают в тесный симбиоз со спирохетами, которые прикрепляются к их поверхности. У некоторых из таких симбиогенных комплексов зарегистрировано даже сокращение генетического материала у симбионта и попадание его в зависимость от веществ, синтезируемых клеткой-хозяином. Похожие процессы происходили и при возникновении эукариотических клеток.

Первоначально наследственный аппарат эукариотических клеток был устроен примерно так же, как у прокариот (на этой стадии до сих пор находятся динофлагеллаты, группа одноклеточных жгутиковых водорослей). Позже, в связи с необходимостью управления более крупной и сложной клеткой, изменилась организация хромосом, а ДНК оказалась связана с белками-гистонами. Прокариотическая организация сохранилась у геномов внутриклеточных симбионтов, однако часть их функций (у жгутиков — почти все) оказалась передана ядерному геному.

Различные группы эукариотических организмов возникали в результате различных актов симбиогенеза. В результате симбиогенеза эукариотической клетки с цианобактериями возникли красные водоросли. Зеленые водоросли возникли в результате симбиоза с бактериями-прохлорофитами. Эта недавно обнаруженная группа включает всего несколько современных видов, но зато находится в близком родстве с хлоропластами зеленых водорослей и высших растений. Наконец, хлоропласты золотистых, диатомовых, бурых и криптонадовых водорослей возникли вследствие двух последовательных симбиозов, о чем говорит наличие у них 4 мембран. Эндосимбионтами их предков стали эукариоты, внутри которых находились симбиотические золотистые бактерии.

Развитие жизни привело к коренному преобразованию земной поверхности. Что мы увидим, оглядевшись вокруг себя за пределами человеческих поселений? Тот или иной ландшафт покрыт характерной для каждого региона растительностью. В подавляющем большинстве мест горные породы укутаны слоем почвы. Кое-где земную поверхность прорезают водотоки — ручьи и реки. Животные заметны гораздо менее растений, но, присмотревшись к растительности, мы почти наверняка увидим насекомых, а подняв глаза вверх, разглядим птиц на фоне голубого неба. Что в этой картине является следствием обитаемости нашей планеты? Все! Осваивая сушу, жизнь существенно изменила ее. Плащевой сток с континентов, при котором вода двигалась многими непостоянными руслами, был заменен русловым. Результатом действия живых организмов является почва. Она удерживает на поверхности суши воду и биогены в форме, оптимальной для их потребления организмами.

До заселения суши дождевая вода собиралась в потоки, которые размывали и выносили остатки горных пород. Рыхлые породы быстро сносились к океану, где ток воды резко замедлялся, и начиналось отложение осадков. В современном мире подобные условия возникают там, где реки, несущие воду с большим количеством частиц, впадают в море. Это приводит к формированию речных дельт — вдающихся в море участков «ни суши, ни моря». Примером таких ландшафтов может быть дельта Дуная. Сейчас такие участки покрывает буйная растительность, которая стабилизирует в них временные русла. До появления сосудистой растительности этого эффекта не было, и приливно-отливные волны должны были все время преобразовывать такую переходную среду, облегчившую выход из воды на сушу. Суша же представляла собой подвергающиеся интенсивному выветриванию остатки твердых пород. Массовый выход на сушу явился результатом мутуализма (неразрывного взаимовыгодного

сотрудничества) растений и грибов — микориза обнаружена еще у риниофитов. Пройдя через промежуточную среду, растительность заселила континенты. Остатки растительных тканей послужили основой для формирования почвы. Почвенный покров закрыл от выветривания горные породы, а растения защитили почву от размывания. Сток с поверхности континентов стал русловым. Почва задерживает дождевую воду, а листовая поверхность увеличивает площадь для ее испарения (примерно в два раза превышая площадь поверхности суши). Водный обмен на континентах оказывается изменен, причем в благоприятном для организмов направлении.

2.15. (дополнение) Венера, Земля, Марс

Венера дает нам пример всепланетной катастрофы.
Карл Саган

В ходе образования звездных систем та часть вещества, которая образует планеты, распределяется неравномерно. Ближе расположенные к звезде планеты состоят из более плотных веществ. По своему исходному составу и свойствам Земля близка к двум планетам-соседям — Венере и Марсу. В число планет земной группы входит и Меркурий, но эта небольшая планета расположена столь близко к Солнцу, что условия на ее поверхности не имеют ничего общего с земными.

Венера очень близка Земле по размеру, плотности и массе. Эта планета расположена ближе к Солнцу, чем Земля. Плотная углекислотная атмосфера обеспечивает сильнейший парниковый эффект. Температура на поверхности Венеры достигает 480 °С, а давление — 90 атмосфер! Может ли существовать жизнь на Венере? На поверхности планеты существование сложной жизни на знакомой нам химической основе невозможно. Разве что можно представить себе бактериальную жизнь, существующую в облаках из серной кислоты на высоте 45-60 км над поверхностью, — там условия хоть как-то приемлемы.

Что же сделало планету, названную в честь богини любви, столь суровой? Обилие углекислого газа, вызвавшее парниковый эффект!

Марс очень похож на Землю внешне. К счастью, мы можем наблюдать его поверхность. Условия на Марсе не столь суровы, и на его поверхности работают несколько земных станций. В то же время ясно, что Марсу (точнее, гипотетической марсианской жизни) тоже не повезло, хотя и не так сильно, как венерианской. Атмосферное давление на Марсе примерно в 100 раз слабее земного; атмосфера на 95,3% состоит из углекислоты, на 2,7% — из азота и на 1,6% — из аргона. Кислород присутствует только в виде следов. Диаметр Марса примерно вдвое меньше земного (0,53), а притяжение на нем меньше в 2,5 раза. Площадь поверхности Марса близка к площади поверхности земных континентов. Температура на этой планете колеблется в диапазоне примерно от +25 °С до -125 °С. С неба на поверхность Марса льется свет со значительной долей ультрафиолетового излучения, губительного для жизни. Продолжительность марсианских суток близка к земной: 24 ч. 39 мин. 35 с.

Многие поколения ученых искали следы жизни на Марсе. Рассматривание его поверхности в телескопы вызвало интересную оптическую иллюзию: отдельные пятна сливались в неверной оптике в полосы, и наблюдатели зарисовывали сеть каналов, которыми, якобы, был покрыт Марс. В конце XIX века многие верили, что трудолюбивые

вые марсиане построили всепланетную сеть каналов для передачи воды из влажных полярных районов в засушливые экваториальные. Одним из первых, кто понял ошибочность этих фантазий, был соавтор дарвиновской эволюционной теории Альфред Рассел Уоллес. Его расчеты показали, что температура на поверхности планеты столь низка, а давление столь мало, что никакой текучей воды на ней быть не может. В XX веке на Марсе искали уже микроскопическую, а не разумную жизнь.

В существенной степени поиски жизни свелись к поиску воды. По принятым представлениям, когда-то на Марсе было достаточно тепло и влажно. Увы, размер Марса меньше земного, и от Солнца эта планета находится дальше. Начиная с какого-то момента, Марс начал катастрофически остывать. Вода, которая образовывала его океаны, сейчас покоится в виде ледовых запасов, лежащих под поверхностью планеты и прикрытых слоем породы и пыли. Доказательств этих взглядов немало, от геологических свидетельств (горных пород, которые могли образоваться только в жидкой воде) или последствий просачивания воды из-под поверхности, до следов существования древних океанов.

На поверхности Марса давно были замечены полосы, напоминавшие береговые линии. Астрономы сомневались в таком объяснении их происхождения, так как эти линии проходили со сменой высоты, — получалось, что в разных местах берег и урез воды были то выше, то ниже. Однако в последнее время получены простые объяснения, следствием каких геологических процессов стало изменение высот прежнего берега. И так, на Марсе 2 миллиарда лет назад существовало два океана — Аравийский океан и Дейтеронилус. В это время в земных океанах существовали достаточно сложные экосистемы, образованные прокариотами. Сохранила ли марсианская геологическая («марсологическая») летопись следы жизни того времени? Для ответа на этот вопрос нужны более подробные исследования его поверхности.

Мы можем только порадоваться тому, что, располагаясь между «окаменевшим» Марсом и «горячей» Венерой, наша родная Земля предоставляет для жизни вполне подходящие условия.

2.16. (дополнение) Поиски жизни в Солнечной системе

Рассказывают, что много лет назад знаменитый газетный издатель послал телеграмму известному астроному: СРОЧНО ТЕЛЕГРАФИРУЙТЕ ПЯТЬСОТ СЛОВ ЕСТЬ ЛИ ЖИЗНЬ НА МАРСЕ. Астроном с сознанием выполненного долга ответил: НИКОМУ НЕИЗВЕСТНО, НИКОМУ НЕИЗВЕСТНО, НИКОМУ НЕИЗВЕСТНО... и так 250 раз.
Карл Саган

Главный кандидат в поиске внеземной жизни, конечно, Марс. В прошлом он очень напоминал Землю, и даже сейчас, вероятно, сохраняет условия, необходимые для существования простейших форм жизни. В метеорите, выбитом с поверхности Марса, нашли тельца, чрезвычайно напоминающие окаменевших бактерий. Некоторые изменения атмосферы Марса (например, регистрация в некоторых районах следовых количеств аммиака) можно трактовать как результат био«марсо»химической активности живых организмов.

В 1976 году американские посадочные станции «Викинг-1» и «Викинг-2» провели на поверхности Марса эксперименты, которые должны были зарегистрировать следы жизни. Например, в ходе этих экспериментов проба грунта смачивалась бульоном (водой с органическими соединениями) и нагревалась. Было зарегистрировано расщепление органических веществ бульона, но определить, были эти реакции проявлением активности микроорганизмов или абиотическим процессом, так и не удалось. Споры о жизни на Марсе продолжают до сих пор...

Привлекает к себе внимание Титан, самый крупный спутник Сатурна (размер этого спутника больше, чем размер Плутона и Меркурия). Как показали результаты работы американской станции «Кассини» и спускаемого зонда «Гюйгенс», на поверхности Титана расположены моря и текут реки. В его плотной атмосфере (давление — 1,5 земных) расположены облака, из которых идут дожди. Увы, Титан слишком холоден, чтобы вода находилась на нем в виде жидкости: реки на этом небесном теле образованы метаном и другими веществами, которые в земных условиях являются газами. Зато горная порода, в которой пробивают свой путь ручьи и реки Титана, — это водяной лед! Для оптимистов, которые мечтают о жизни на иной, чем водно-углеродная, основе, Титан дает богатую пищу для фантазии.

Очень интересна с точки зрения поиска жизни Европа, спутник Юпитера. Ее поверхность покрыта льдом, под которым, по всей видимости, находится океан жидкой воды! Это небесное тело немного меньше Луны и находится намного дальше от Солнца, но разогреву ее недр может способствовать воздействие находящегося рядом с ней гигантского Юпитера. Также может быть вода и на Энцеладе, одном из спутников Сатурна. Впрочем, вероятно, на этом небесном теле тепла для поддержания воды в жидком состоянии недостаточно.

Ио, еще один спутник Юпитера, представляет интерес с точки зрения своей геологии. Это небесное тело, будучи лишь ненамного крупнее Луны, имеет металлическое ядро и силикатную оболочку. Более того, на ее поверхности зарегистрированы следы геологических процессов, включая извержения вулканов! К сожалению, запасы воды на Ио не найдены.

Наконец, определенный интерес с точки зрения поиска жизни представляет Юпитер — газовый гигант, самое большое тело в Солнечной системе, не считая самого Солнца. Его атмосфера состоит из водорода и гелия с примесью метана, воды и аммиака. В его центре, скорее всего, находится относительно небольшое твердое ядро, над которым располагается огромная толща атмосферы. Вероятно, на одном из слоев юпитерианской атмосферы находятся водно-ледяные облака. Может быть, в них способна существовать жизнь?

Большинство современных усилий по поиску жизни основывается на представлении, что внеземная жизнь будет похожа на земную. Например, с точки зрения химической основы жизни мы легко можем представить ее существование на основе водных растворов и органических соединений и фактически не можем на любой другой основе. Существует даже такое понятие — «водно-углеродный шовинизм» — представление, что инопланетная жизнь должна иметь ту же основу, что и земная. Возможны ли иные варианты? Ответа пока нет.

А если химическая основа жизни будет соответствовать земной, ее развитие пойдет так же, как на нашей планете, или как-то иначе? У современной науки нет устоявшихся представлений о том, насколько закономерно в ходе эволюции жизни должны появляться именно такие живые организмы, которые мы наблюдаем на Земле. Если

верно предположение о том, что многие ключевые этапы эволюции земной жизни проходились несколькими эволюционными ветвями одновременно, это может быть доказательством весьма закономерного характера эволюции. Доказательство такого утверждения выходит далеко за рамки школьной биологии, а здесь лишь можно указать, что, весьма вероятно, позвоночные выходили на сушу несколько раз; несколько раз в ходе эволюции возникали оперенные существа, способные к полету, — птицы; несколько раз могли возникать зародышевые оболочки или цветок покрытосеменных растений... Общность путей эволюции земных организмов является следствием их сходного «устройства» и одинаковых задач приспособления, которые им приходится решать в ходе своей эволюции.

А как будет развиваться жизнь на иных планетах, с условиями, которые несравнимы с земными? Об этом можно только высказывать догадки. Здесь можно рассмотреть только один вариант инопланетной жизни, придуманный Карлом Саганом (известным ученым, исследовавшим инопланетную жизнь в NASA, американском космическом агентстве).

«На гигантской планете, вроде Юпитера, с атмосферой, богатой водородом, гелием, метаном, водяными парами и аммиаком, твердая поверхность недостижима, однако существуют довольно плотные облачные слои, в которые органические молекулы могут падать с неба, будто манна небесная, как это получалось с продуктами наших лабораторных экспериментов. Есть на такой планете и характерная помеха для жизни: атмосфера турбулентна и в нижних своих слоях разогрета до очень высоких температур. Организмы должны остерегаться того, чтобы их не унесло вниз и не поджарило.

Дабы показать, что жизнь вовсе не исключена на таких совершенно отличных от Земли планетах, мы с коллегой по Корнеллу Э.Э. Солпитером проделали некоторые вычисления. Конечно, мы не можем точно знать, на что будет похожа жизнь в подобном месте, однако нам хотелось рассмотреть, в рамках известных законов физики и химии, может ли мир такого типа в принципе быть обитаемым.

Один из способов сохранить жизнь в описанных условиях — произвести потомство, прежде чем изжариться, и надеяться, что конвекция вынесет некоторых твоих отпрысков в более высокие и холодные слои атмосферы. Такие организмы могут быть очень маленькими. Мы назвали их **синкерами** (от англ. *sinker* — грузило). Однако можно также стать и **флоатером** (от англ. *float* — плавать) — огромным водородным баллоном, который откачивает наружу гелий и другие более тяжелые газы, оставляя внутри себя только легчайший газ — водород; другой вариант — баллон с горячим воздухом, сохраняющий плавучесть за счет поддержания внутри себя высокой температуры, на что тратится энергия, получаемая с пищей. Как и в случае с привычными нам земными воздушными шарами, чем глубже погружается флоатер, тем больше становится подъемная сила, возвращающая его в верхние, более прохладные и безопасные области атмосферы. Флоатер может питаться образующимися в атмосфере органическими молекулами или вырабатывать их самостоятельно, используя солнечный свет и воздух, подобно тому как это делают растения на Земле. Надо заметить, что чем больше будут размеры флоатера, тем жизнеспособнее он окажется. Мы с Солпитером представляли себе флоатеров поперечником в несколько

километров — величиной с целый город, намного крупнее самых больших из когда-либо существовавших китов.

Флоатеры могут передвигаться в атмосфере, испуская струи воздуха, на манер реактивного самолета или ракеты. Мы воображали их скученными в огромные ленивые стада, которые простираются, насколько хватает глаз, с характерной защитной окраской, свидетельствующей, что они тоже сталкиваются с проблемами. Потому что в рассматриваемой среде существует по меньшей мере еще одна экологическая ниша — охота. **Хантеры** (от англ. *hunter* — охотник) — существа быстрые и подвижные. Они охотятся на флоатеров не только ради их органики, но и ради запасаемого ими чистого водорода. Пустотелье синкеры вполне могли эволюционировать в первых флоатеров, а самодвижущиеся флоатеры — в первых хантеров. Хантеров не может быть слишком много, поскольку в противном случае они поглотили бы всех флоатеров и погибли бы сами.

Физика и химия допускают существование таких форм жизни. Искусство наделяет их неким очарованием. Природа, конечно, не обязана следовать нашим умозрениям. Но если в Галактике существуют миллиарды обитаемых миров, то, возможно, среди них найдется несколько населенных синкерами, флоатерами и хантерами, которых мы выдумали, оставаясь в рамках законов физики и химии» (К. Саган, 2005).

2.17. (дополнение) Антропный парадокс

Изучая особенности отношений человечества со средой своего обитания, мы принимаем наше существование как состоявшийся факт. Могло ли быть иначе? Тем не менее, согласно современным взглядам, существование человечества, как и жизни на Земле вообще — результат соединения целого ряда благоприятных предрасположений. Это:

- большая масса Земли, достаточная для удержания около нее мощного слоя атмосферы, но не такая большая, чтобы эта атмосфера сгущалась, как на планетах-гигантах;
- сильное магнитное поле, отклоняющее космические частицы больших энергий;
- наличие большого количества воды в трех различных агрегатных состояниях, что стабилизирует климат;
- оптимально подобранная орбита (если бы была на 5% меньше или на 1% больше, жизнь была бы невозможна);
- активная литосфера, обеспечивающая протекание БГХ циклов;
- наличие исключительно крупного спутника — Луны, обеспечивающего приливы-отливы и т.д.

Соотношение диаметров Земли и Луны — 4/1, в то время, как диаметр Юпитера превосходит диаметр Каллисто в 20 раз, Сатурн больше Титана по диаметру в 30 раз, Марс больше Фобоса и Деймоса в 200 и 400 раз. Вероятнее всего, Луна произошла вследствие так называемого Большого удара. Выясняется, что для того, чтобы удар вырвал из Земли существенных размеров кусок, тело, наносящее этот удар, должно иметь строго определенные параметры и наносить удар под строго определенным углом.

Удивительная особенность системы Солнце–Земля–Луна заключается в том, что при взгляде с земной поверхности Солнце и Луна кажутся небесными телами, которые

имеют одинаковый размер. Это следствие случайного (а точно ли «случайного»?) соответствия их действительных размеров и расстояния от них до нашей планеты.

Функции Луны: обеспечение приливов-отливов, обеспечивающее возникновение приливных зон, необходимых для выхода жизни на сушу. Ее приливная тяга замедлила вращение Земли с 4 до 24 часов в сутки, причем вращение поверхности замедлилось в большей степени, чем вращение металлического расплавленного ядра. Это привело к тому, что Земля обладает мощным магнитным полем, защищающим живые организмы от космических лучей. Турбулентные процессы в ядре приводят к периодическому повороту магнитного поля на 180°, что, видимо, сыграло существенную роль в смене и развитии биоты (и возникновении, в конце концов, человека).

Наконец, огромное количество удивительных совпадений, как кажется, можно обнаружить в соотношениях основных физических констант, характеризующих нашу Вселенную.

Для целого ряда космических постоянных удивительно часто встречающимся числом оказывается величина 1×10^{40} . Например, во столько раз сила гравитации меньше силы электрического взаимодействия, время Хаббла больше времени Комптона, а время Комптона — времени Планка. Примерно столько протонов в области Хаббла (наблюдаемой части Вселенной), а число всех частиц в типичной звезде примерно равно этому числу в степени $3/2$. Важно, что изменение этих характеристик могло привести к существенному изменению Вселенной. Если бы гравитационная постоянная была чуть больше, Вселенная коллапсировала бы, а меньше — разлетелась. Если бы число протонов было бы не 10^{80} , а, к примеру, 10^{86} , Вселенную ожидал бы коллапс, а 10^{77} — произошло бы образования галактик. Удачно подобрано соотношение числа протонов к числу электронов — примерно 10^9 (эта величина может служить также мерой энтропии Вселенной), ведь существование Вселенной возможно только в промежутке значений от 10^3 до 10^{11} . Ограничение еще жестче — небольшие изменения энтропии Вселенной повлияли бы на имеющееся соотношение количества ядер водорода и гелия (и всех других ядер), что помешало бы созданию сложных систем, состоящих из разнородных атомов. Наблюдаемое соотношение протонов и электронов — результат соотношения между материей и антиматерией в момент образования Вселенной (электроны рассматриваются как следы аннигиляции протонов и антипротонов). Симметрии в образовании вещества и антивещества не было, вещества образовалось на миллионную долю больше, причем размер этого превышения был очень удачен с точки зрения создания мира с наблюдаемыми свойствами. Замечательно подобраны соотношения количества и веса нейтрино; важно, что разница масс протона и нейтрона близка к массе электрона. Удачное соотношение числа протонов и нейтронов рассматривается как результат «магии чисел» в соотношениях главных физических констант: постоянной Больцмана, скорости света и т.д. (изложено по П. Дэвису, 1985).

Вероятность случайного совпадения всех этих космологических параметров, обеспечивших существование пространства-времени, материи, атомов, галактик и звезд по современным представлениям вообще ничтожна (многие из таких обсуждаемых соответствий здесь не названы). Видимо, есть факторы, неучитываемые в обычных космогонических моделях. Не будут ли эти факторы проявлять себя и в

будущем, как-то влияя на потенциальную пригодность Земли для существования на ней человечества?

Изложенные парадоксы привели к формированию так называемого **антропного парадокса** (иные названия — принципа антропности, антропологического принципа), который известен в двух формах.

«Сильная» формулировка: **«Свойства Вселенной таковы, каковы они должны быть для того, чтобы обеспечить существование человека»**. Альтернативный вариант: «Вот человек. Какой должна быть Вселенная?»

«Слабые» формулировки: **«Мы являемся свидетелями процессов определенного типа потому, что другие процессы протекают без свидетелей»**; «То, что мы ожидаем наблюдать, должно быть ограничено условиями, необходимыми для нашего существования как наблюдателей». Этот подход основан на неявном предположении о существовании других Вселенных, в которых не существует наблюдателей. Снимает ли предположение о существовании иных Вселенных парадоксальность бытия нашей Вселенной?

По аналогии с этими формулировками можно предложить «очень сильную» формулировку антропного парадокса: **«Существование Вселенной, человечества и каждого человека — взаимосвязанные части одного процесса»**. На настоящем этапе доказать это утверждение невозможно. Оно вовсе не предусматривает (хотя и не исключает) апелляции к Богу. Как минимум, оно отражает тесную связь между собственным бытием и возможностью познания Вселенной, отраженной в психике каждого человека («*Cogito, ergo sum*», «Мыслью — значит существую» — Рене Декарт). Парадоксальность предложенной «очень сильной» формулировки не больше парадоксальности нашего бытия.

Глава 3. Биогеоценология и экология сообществ

3.1. Экосистемы и биогеоценозы

В рамках экологии изучаются разные уровни биосистем — от организменного (или даже более низких) до биосферного. Но самым характерным для биологической науки о взаимодействиях является, конечно, экосистемный уровень. Мы уже говорили, что земная жизнь должна была возникнуть в виде отдельных экосистем. Именно в экосистемах происходит круговорот веществ и трансформация поступающей на нашу планету энергии, именно экосистемы создают ту совокупность экологических ниш, к которой приспособляются организмы. Наконец, при всей своей необычности, биосфера — тоже экосистема, только очень большая, охватывающая все поверхностные слои нашей планеты.

Первое, что нужно сделать, начиная разговор об экосистемах, — разобратся в терминах. К сожалению, и в этом разделе экологии существует определенная терминологическая путаница, связанная с наличием двух сходных по своему значению терминов: «экосистема» и «биогеоценоз» (рис. 3.1.1). Первое из этих понятий старше, его ввел в 1935 году американский эколог Артур Тенсли.

Экосистема — это «совокупность комплексов организмов с комплексом физических факторов, которые их окружают, то есть факторов местообитания в широком смысле» (А. Тенсли).

Развивая подход Тенсли, мы можем сказать, что **экосистема — это совокупность живых организмов и среды их обитания, в рамках которой осуществляется круговорот веществ и преобразование потока энергии**. Экосистема состоит из сообщества (живых компонентов) и местообитания (или биотопа, неживой части).

Понятие «биогеоценоз» введено выдающимся советским ботаником, экологом и лесоведом Владимиром Николаевичем Сукачевым. Для создания нового термина у Сукачева были определенные основания. С одной стороны, представление о биогеоценозе вытекало из исследований растительных

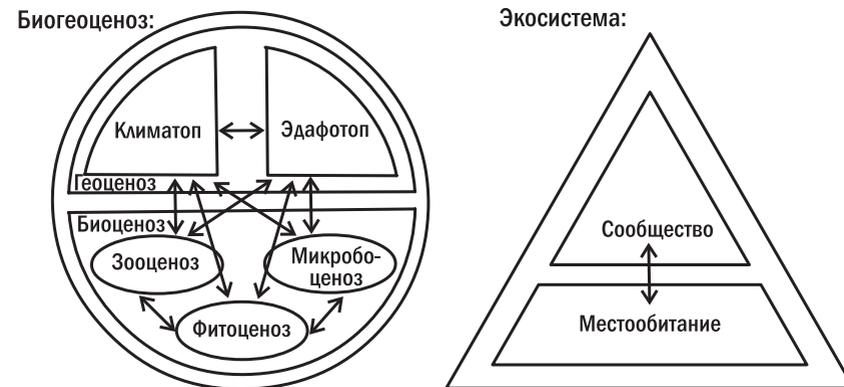


Рис. 3.1.1. Сравнение состава биогеоценоза и экосистемы

сообществ, обладающих определенной протяженностью и целостностью. С другой — в советской биологии шла борьба с «иностранщиной», в категорию каковой попадала и американская экология. Сукачев воспользовался термином «биоценоз», который был предложен для описания взаимосвязанных совокупностей живых организмов еще в XIX веке, и разработал концепцию биогеоценоза.

«Биогеоценоз — это совокупность на известном протяжении однородных природных явлений (атмосферы, горной породы, растительности, животного мира и мира микроорганизмов, почвы и гидрологических условий), имеющая свою особую специфику взаимодействия этих слагающих ее компонентов и определенный тип обмена веществами и энергией между собой и другими явлениями природы и представляющая собой внутренне противоречивое единство, находящееся в постоянном движении, развитии» (В.Н. Сукачев, 1964).

Анализируя определение Сукачева, можно увидеть в нем отражение господствовавшей во время его жизни идеологии — диалектического материализма, проявившееся в рассуждениях о «противоречивом единстве». Однако очевидно, что, в отличие от подхода Тенсли, Сукачев обращает особое внимание на взаимоотношенность и относительную однородность компонентов биогеоценоза.

Биогеоценоз состоит из биоценоза и геоценоза. Биоценоз, по Сукачеву, состоит из фитоценоза, зооценоза и микробиоценоза, а геоценоз — из эдафотоп (компонентов, связанных с почвой и подстилающими породами) и климатоп (компонентов, связанных с атмосферой и гидросферой).

Существует две точки зрения на соотношение понятий «экосистема» и «биогеоценоз». Иногда их считают идентичными или весьма подобными (рис. 3.1.1). Однако правильнее считать понятие экосистемы более общим, немасштабным, а биогеоценозом называть экосистемы определенного масштаба. Важная мысль, принадлежащая Сукачеву и его научной школе, состоит в том, что интегрирующим (соединяющим воедино) элементом биогеоценоза является его растительность — фитоценоз. Раз так, границы биогеоценозов следует проводить по границам фитоценозов.

«Биогеоценоз — это экосистема в границах фитоценоза» (Е.М. Лавренко, Н.В. Дылис, 1968).

Стоит ли столько внимания уделять обсуждению понятий? С нашей точки зрения, да. Чтобы изучать какой-то объект или явление, надо осознать его целостность, выделить его из хаоса случайных взаимосвязей. Удачный термин позволяет решить эту задачу.

Отрасль экологии, которая занимается изучением экосистем, лучше всего называть **биогеоценологией**, а тот ее раздел, который изучает собственно живые компоненты экосистем (биоценозы, сообщества), — **экологией сообществ**.

3.2. Компоненты экосистем

На какие компоненты можно разделить экосистему? С одной стороны, мы можем использовать те же подразделения, что и в составе биогеоценоза: биоценоз (фитоценоз + зооценоз + микробиоценоз) + геоценоз (эдафотоп +

климатоп). В такой классификации основное внимание обращено на происхождение отдельных компонентов. А если в большей степени интересоваться функционированием экосистемы, можно выделить в ее составе следующие компоненты:

- 1) используемые в биологическом кругообороте неорганические вещества (например, H_2O , CO_2 , NH_4^+ и т.д.);
- 2) органическое вещество (детрит);
- 3) среда (воздушная, водная, субстратная);
- 4) **продуценты** (организмы, синтезирующие органическое вещество из неорганического);
- 5) **консументы** (организмы, основная роль которых состоит в преобразовании органического вещества из одной формы в другую);
- 6) **редуценты** (организмы, основная роль которых состоит в разрушении органического вещества до неорганического).

Итак, живые организмы подразделены на три функциональные группы — продуценты, консументы и редуценты. Эти группы соответствуют трем типам процессов, которые могут происходить с органическим веществом: его созданию, преобразованию и разрушению.

Несмотря на то, что такое разделение представляется достаточно привычным, корректно разграничить эти группы не так и легко. Для этого необходимо рассмотреть экологические роли, которые могут выполнять различные организмы. Для характеристики способов питания организмов и их экологических ролей используется целый ряд терминов.

По способу питания все живые организмы делятся на автотрофов и гетеротрофов. **Автотрофы** (греч. *autos* — сам, *trophe* — пища, питание) способны сами синтезировать органические вещества из неорганических, используя внешние источники энергии. **Гетеротрофы** (греч. *heteros* — другой и *trophe*) питаются другими организмами или их остатками и получают энергию с «чужим» органическим веществом. В качестве отдельной группы иногда выделяют **миксотрофов** (греч. *mixis* — смешение и *trophe*) — организмы, соединяющие авто- и гетеротрофное питание. К ним относятся некоторые бактерии и водоросли. Впрочем, поскольку эти организмы все-таки способны синтезировать органику, миксотрофов можно рассматривать как подмножество автотрофов.

Два главных способа автотрофного питания — фотосинтез и хемосинтез. **Фотосинтез** (греч. *photos* — свет и *synthesis* — соединение) — образование органических веществ из неорганических благодаря энергии света. При фотосинтезе энергия света превращается в энергию химических связей глюкозы, синтезированной из неорганических веществ (CO_2 и H_2O). **Хемосинтез** (греч. *chemēia* — химия, *synthesis* — соединение) — образование органических веществ из CO_2 за счет энергии окисления неорганических веществ. Так, серобактерии окисляют сероводород с образованием серы или серной кислоты, нитрифицирующие бактерии окисляют аммиак и т.д. В качестве окислителя бактерии-хемосинтетики могут использовать кислород и некоторые другие неорганические вещества.

По характеру получения пищи организмы можно разделить на две группы. **Осммотрофы** (греч. *osmos* — давление и *trophe*) — организмы, впитывающие питательные вещества через поверхность своего тела. Так питаются раз-

Таблица 3.2.1

Основные жизненные формы многоклеточных эукариот и их представители

Тип питания	Автотрофы	Гетеротрофы
Осммотрофы	Растения	Грибы
Фаготрофы	—	Животные

нообразные бактерии, а также растения и грибы. **Фаготрофы** (греч. *phagos* — пожирающий и *trophe*) — организмы, поедающие пищу в виде частиц. Этот способ питания характерен для самой разнообразной группы организмов — животных.

Используя приведенные термины, легко увидеть разницу в способе питания, характерном для многоклеточных эукариотических организмов (табл. 3.2.1). Впрочем, когда речь идет об одноклеточных и колониальных эукариотах, их классификация на основании такого простого принципа оказывается невозможной.

Разобравшись со способами питания, перейдем к экологическим ролям организмов. Их три. **Продуценты** (лат. *producentis* — производящий) производят органическое вещество из неорганического. Естественно, что эту роль выполняют автотрофы — способные к фотосинтезу растения и цианобактерии, а также бактерии-хемосинтетики. Хотя эта группа организмов выделяется на основании способности ее представителей синтезировать органические вещества, не следует забывать, что любой организм этой группы также и преобразует органику (например, когда строит собственное тело) и разрушает ее (извлекая из нее энергию).

Основная роль **консументов** (лат. *consume* — потребляю) — преобразование органики. В отличие от них **редуценты** (лат. *reducere* — возвращать) выполняют функцию разрушения органических веществ до неорганических. Однако границу между консументами и редуцентами провести непросто. Каждый из гетеротрофов (и тигр, и опята на гниющем пне) и создает собственное органическое вещество, и «сжигает» часть органики, полученной с пищей. Может, между консументами и редуцентами нет принципиальной разницы? С точки зрения того, на что они тратят полученное органическое вещество, в общем-то нет. А с точки зрения его получения — есть. Одни организмы потребляют других, а другие — утилизируют запасы органики. Поэтому правильнее считать консументами фаготрофов (животных), а редуцентами — осмотрофов (грибы и гетеротрофные бактерии).

3.3. Примеры экосистем

Примерами экосистем могут быть пруд и луг (сравнение их однородных участков — в таблице 3.3.1), город и поле. Живые организмы и их среда как в пруду, так и на лугу неразделимы. Большая часть органики находится в почве или в твердой фазе.

В воде доминируют микропродуценты, а на суше — макропродуценты (большая часть организма состоит из транспортной и опорной тканей). Ор-

Таблица 3.3.1

Сравнение двух экосистем (Ю. Одум, 1986)

Экологические группы	Пруд		Луг	
	Состав	Вес, г/м ²	Состав	Вес, г/м ²
Продуценты	Фитопланктон	5	Травы	500
Консументы автотрофного яруса	Зоопланктон	0,5	Насекомые	1
Консументы гетеротрофного яруса	Бентос	4	Почвенные беспозвоночные	4
Пермеанты (крупные подвижные консументы)	Рыбы	15	Позвоночные	15
Редуценты	Бактерии и грибы	1-10	Бактерии и грибы	10-100

ганические остатки на суше труднее разрушаются, и поэтому накапливается большее количество детрита.

Особенностями экосистемы города являются очень интенсивный обмен энергии, большая потребность в поступлении разнородных веществ и энергии, мощный и разнородный поток отходов. Так, ежегодные энергетические затраты на поддержание в необходимом состоянии квадратного метра лужайки перед домом такие же, как и на поддержание квадратного метра кукурузного поля. Площадь обеспечения города питанием должна превосходить площадь самого города в 30–100 раз и более, а эксплуатируемые им водосборные бассейны должны быть еще большими.

Экосистема поля относится к агроэкосистемам, которые занимают существенную часть площади планеты (растениеводство — примерно 10%, пастбища — еще 20%). Они характеризуются крайне нестабильными состояниями, которые поддерживаются вложением мышечной энергии (40% полей) или энергии ископаемого топлива (60%). Основными отличиями агроэкосистем от естественных экосистем являются пониженное разнообразие, наличие искусственно созданных компонентов.

3.4. Классификация биомов

А какими бывают биогеоценозы? Всем известно, что биогеоценоз, продуценты в котором представлены в основном деревьями, называется лесом. Расположенные в засушливом климате биогеоценозы, в которых доминируют травы, в Евразии называют степью, в Северной Америке — прерией, в Южной Америке пампой, а в Южной Африке — вельдом. Для того, чтобы разобраться в разнообразии биогеоценозов, нужна определенная классификация. Таких классификаций довольно много, и здесь будет использована та, которая, вероятно, чаще других используется в международном научном сообществе. Единицей этой классификации является биом.

Биом — это крупный тип биогеоценозов, характеризующийся сходным характером растительности и занимающий определенные регионы планеты. Биомы

регулируются макроклиматом и, в первую очередь, — количеством осадков и температурой (рис. 3.4.1).

Биомы обладают определенной целостностью. Например, между зонами листопадных лесов и степей расположена лесостепная зона, где «встречаются» биомы леса и степи. При существующем климате на территории лесостепи могут быть устойчивыми оба типа биогеоценозов. Лес требует большего количества воды, чем степь, но лесная почва эффективнее удерживает ее, чем степная. Там, где уже существует лес, в почве задерживается достаточно влаги для существования для леса. Там где располагается степь, — для развития леса воды оказывается недостаточно. При изменении влажности или температуры климата происходит постепенное изменение границы леса и степи. Засушливый лес сменяется степью, увлажненная степь порастает лесом. Тем не менее, остается широкая полоса, где мозаично чередуются два типа экосистем. Околоводные участки, балки, низменности оказываются облесенными, а участки с песчаной почвой, хорошо прогреваемые склоны — остепненными. Характерный тип растительности зависит от почвы и климата и влияет на них, а также определяет практически весь состав развивающегося в том или ином месте сообщества.

Как отразить взаимоотношения разных типов сообществ друг относительно друга? Два основных метода — ординация (т.е. расположение в каком-то

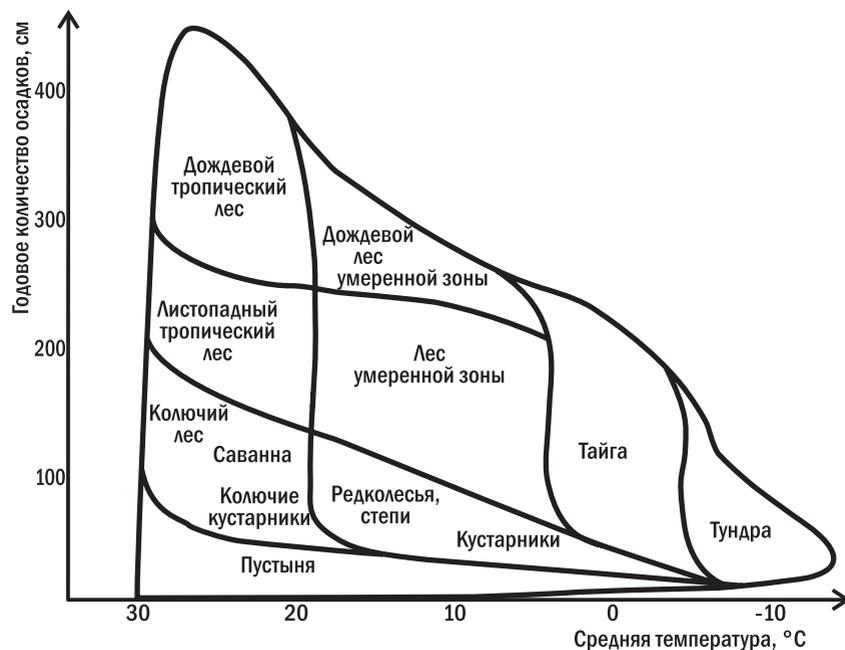


Рис. 3.4.1. Распределение некоторых наземных биомов в зависимости от количества осадков и температуры

пространстве в определенном порядке) и классификация (т.е. распределение по отделенным друг от друга группам — классам или таксонам). Ординация подчеркивает континуальность изменений свойств, классификация — дискретность разрывов. Возможна многоуровневая иерархическая классификация сообществ.

Основные биомы на Земле таковы.

Наземные биомы

Тундра. Биом холодного влажного климата, который характеризуется отрицательными среднегодовыми температурами, количеством осадков около 200-300 мм в год и, чаще всего, наличием слоя вечной мерзлоты. Выделяют арктическую, расположенную в высоких широтах, и альпийскую, расположенную в высокогорьях. Растительность — низкорослые многолетники: лишайники, мхи, травы и кустарники.

Тайга. Лесной биом холодного климата с долгой многоснежной зимой и количеством осадков, превышающим испарение. Основные лесообразующие породы — хвойные, видовое разнообразие деревьев невелико (1-2 доминирующих вида).

Листопадный лес. Лес умеренного пояса. Развивается в регионах с умеренно теплым летом и относительно мягкой зимой с морозами. Характерно равномерное распределение осадков, отсутствие засух, превышение осадков над испарением. Осенью по мере сокращения длины светового дня происходит листопад. Листопадные леса относительно богаты видами, характеризуются сложной вертикальной структурой (наличием нескольких ярусов).

Степь. Территория травянистой растительности в полусухой зоне умеренного климата. Самые многочисленные травы — злаки и осоки, многие из которых образуют плотную дерновину. Потенциальное испарение превышает количество осадков. Характерны богатые органическим веществом почвы — степные черноземы. Синонимы — прерия, пампа, вельд.

Саванна. Тропические злаково-древесные сообщества, развивающиеся в областях с устойчивым чередованием сухого и влажного сезонов. Отдельные деревья или массивы кустарников разбросаны между открытыми травянистыми участками.

Пустыня. Достаточно разнообразная группа биомов, расположенная в областях с крайне засушливым климатом или, в случае арктической или альпийской пустыни, крайне низких температур. Известны песчаные, каменистые, глинистые, солончаковые и другие пустыни. Типично или среднегодовое количество осадков менее 25 мм, или условия, обеспечивающие очень быстрое испарение влаги.

Чапараль. Жестколистные кустарниковые заросли в средиземноморском климате с мягкой дождливой зимой и засушливым летом. Характеризуется значительным накоплением сухой древесины, приводящим к периодическим пожарам.

Сезонный тропический лес. Распространен в областях с жарким климатом и обилием осадков, в которых осадки распределены в течение года неравномерно, с наличием сухого сезона. Чрезвычайно богат видами.

Вечнозеленый дождевой лес. Самый богатый биом, расположенный в регионах с большим количеством осадков (>2000) и почти постоянной тем-

пературой (около 26 °С). В этих лесах сосредоточено 4/5 всех видов растений Земли, преобладает древесная растительность.

Пресноводные биомы

Лентические (стоячие) воды. Луи, старицы, естественные и искусственные пруды, озера и водохранилища. Условия жизни определяются в первую очередь глубиной (и освещенностью) и количеством биогенов. Обмен биогенами и газами между поверхностью и глубиной часто затруднен.

Лотические (текущие) воды. Ручьи, потоки и реки. Условия очень зависят от скорости течения. Способны перемещать значительные количества воды и других неорганических и органических веществ, тесно связаны с окружающими наземными системами.

Болота. Водоемы с большим количеством органики, разрушение которой замедляется из-за недостатка в воде кислорода; в основном характерны для умеренного и умеренно холодного климата.

Морские биомы

Пелагиаль. Открытый океан и морские глубины вдали от побережий. Продуценты (в первую очередь, фитопланктон) сосредоточены в относительно тонком приповерхностном слое воды, куда проникает свет. Характерно непрерывное опускание биогенов от поверхности в глубину.

Континентальный шельф. Прибрежная зона морей и океанов, доходящая примерно до глубины 200 м. Богатые видами и разнообразными морские сообщества. Самые разнообразные водные экосистемы характерны для коралловых рифов, также относящихся к континентальному шельфу. «Горячие пятна» биоразнообразия характерны и для больших глубин — например, для мест выхода в морскую воду вулканических газов («черные курильщики» и другие феномены).

Зоны апвеллинга. Относительно небольшие по площади зоны океана, где происходит подъем на поверхность глубинных вод, обогащенных биогенами. Оказывают исключительное влияние на продуктивность всего океана в целом.

Эстуарии. Зоны смешения речных и морских вод, образующиеся в морях напротив устьев больших рек. Характеризуются значительным количеством органики, которую выносят в море реки, и постоянными колебаниями солености.

3.5. Экологический баланс

И возникновение жизни на Земле, и ее поддержание — результат преобразования небольшой части солнечной энергии. Живые организмы могут существовать только используя текущий через них поток энергии. Какие процессы обеспечивают этот поток?

Главной группой организмов Земли можно считать фототрофов — бактерий и растений, способных к фотосинтезу. Они черпают необходимую им энергию напрямую из излучения Солнца и переводят в форму, доступную для других организмов. Для гетеротрофов (многих бактерий, грибов и животных) такой формой являются разнообразные органические соединения. Наша доля потока энергии, поступающей от Солнца, течет через нас с нашей пищей.

Сложнее механизмы, которыми обеспечивается существование хемотрофов. Рассмотрим, например, биоценоз «черного курильщика» — места выхода из недр горячей воды, содержащей сероводород, на дне океана. Там, где содержащая сероводород вода из недр смешивается с океанской водой, содержащей кислород, обитают бактерии-хемотрофы, которые получают энергию благодаря окислению сероводорода. Они живут не только в воде, а и населяют тела крупных двухстворчатых моллюсков и червеобразных животных из типа Погонофоры — рифтий. Этими и другими животными питаются ракообразные и даже рыбы. Можно ли прийти к выводу, что такая экосистема существует независимо от потока солнечной энергии?

Конечно, нет. Экосистема «черного курильщика» использует растворенный в воде кислород, который является результатом фотосинтеза. Используя солнечную энергию, фототрофы создали разность окислительно-восстановительных потенциалов между кислородной атмосферой и недрами, которые несут восстановительный характер. Именно из этой разности химических потенциалов черпают энергию хемотрофы. Получается, что каким-то образом фототрофы «кормят» хемотрофов!

Сколь ни удивительна такая взаимосвязь между двумя группами организмов, самые привычные взаимосвязи могут показаться еще удивительнее. Наша планета населена двумя группами живых существ, для каждой из которых ресурсами являются отходы или продукты жизнедеятельности другой группы. Речь идет об автотрофах в целом (включая фототрофов) и гетеротрофах, которые соответствуют друг другу, как две половинки разбитой тарелки. Естественно, такое соответствие не может быть случайным: оно отражает важную закономерность в функционировании биосферы.

Поскольку автотрофы и гетеротрофы неразрывно связаны, важнейшей характеристикой биосферы является соотношение между их основными функциями: созданием и разрушением органики (рис. 3.5.1). Это соотношение называется **экологическим балансом** (табл. 3.5.1). Конечно, показанные на рисунке отношения упрощены. Органические вещества создаются также в ходе хемосинтеза, а разрушаются при гликолизе (бескислородном расщеплении углеводов в тканях; это от его последствий болят мышцы после тяжелой нагрузки), брожении и горении. Кислород не выделяется, а иногда даже и по-

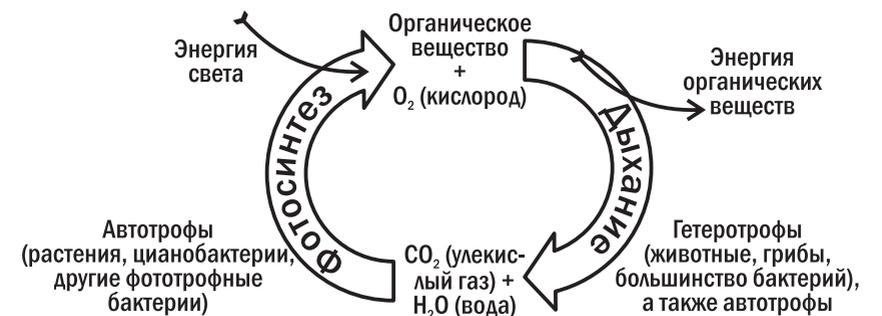


Рис. 3.5.1. Экологический баланс в биосфере основан на равновесии между фотосинтезом и дыханием

Таблица 3.5.1

Составляющие экологического баланса

Приход органики			Расход органики	
Фотосинтез	C ₃			Аэробное дыхание (с использованием кислорода)
	C ₄	Анаэробное дыхание (с использованием других окислителей)		
	CAM	Брожение (перестройка молекулы субстрата)		
	Бактериальный	Горение — неорганический процесс		
Хемосинтез				

глощается при некоторых бактериальных типах хемосинтеза. При аэробном (кислородном) дыхании скорость разложения органики намного выше; два других пути расщепления органических веществ предусматривают работу целого комплекса функционально различных организмов-преобразователей.

Несмотря на упомянутые процессы, экологический баланс в биосфере с достаточной точностью можно передать через баланс двух самых мощных процессов, изменяющих количество органики — фотосинтеза и дыхания. Значит, в определенной мере этот баланс может быть выражен и через равновесие между кислородом и углекислотой в атмосфере.

Фундаментальное свойство биосферы — положительный итог баланса. Кислородная (то есть окислительная), а не восстановительная атмосфера на Земле — результат сдвига баланса в пользу преобладания фотосинтеза. Часть выделяющегося в ходе этого процесса кислорода тратится на окисление поступающих из недр Земли веществ-восстановителей, а также рассеивается в космическом пространстве. А что происходит с эквивалентной этому кислороду органикой? Она накапливается в экосистеме в виде **детрита** (от лат. *deterere* — раздроблять) — органического вещества в процессе разложения. Компонентом детрита является **гумус** — один из продуктов распада органики. Гуминовые кислоты характеризуются переменным составом; в них входят ароматические кольца, азотсодержащие группы, углеводные остатки.

Судьба образованного детрита может быть различной. Часть его поглощают организмы-детритофаги, которые окислят его в ходе своего дыхания. Другая же часть детрита может попасть в условия, где он станет недоступным для дышащих кислородом организмов. Со временем такой детрит превратится в горючие ископаемые: торф, сланцы, уголь, и даже газ и нефть.

Благодаря тому, что в экологическом балансе фотосинтез преобладает над дыханием, в коре накопилось значительное количество органики, имеющей биогенное происхождение, а в атмосферу поступило соответствующее количество кислорода. Эквивалентный накопленной органике кислород расходовался на окисление разнообразных восстановителей, имевшихся на земной поверхности, а также рассеялся в космосе. Сказанное, кстати, означает, что человечество принципиально не может сжечь все запасы органических веществ, накопленные в земной коре — ему попросту не хватит для этого кислорода в атмосфере.

Условия для захоронения органики в разные периоды истории Земли были различными. К примеру, в карбоне (каменноугольном периоде) на

значительной части планеты располагались болота, на которых росли крупные плауны и хвощи. Падая в болотную жижу, деревья попадали в бескислородные условия и со временем превращались в уголь (один из ресурсов, за счет которых существует наша цивилизация). Случайно ли, что в это время существовали самые крупные наземные членистоногие — полуметровые в размахе крыльев стрекозы меганевры, а также достигавшие двух метров в длину многоножки артроплеуры?

Размеры тела наземных членистоногих ограничиваются, кроме прочего, их органами дыхания — трахеями (у паукообразных — еще и легочными мешками). Чем крупнее членистоногое, тем сложнее ему подвести воздух по трахеям к каждой клетке. В условиях высокой концентрации кислорода в атмосфере решение этой задачи облегчалось, и членистоногие становились крупнее.

3.6. Продуктивность экосистем и ее измерение

Человек — один из многих видов консументов, населяющих Землю. Для его существования необходимо произведенное растениями органическое вещество. По мере своего роста человечество раз за разом сталкивалось с недостатком пищи. Теперь, когда оно стало всепланетной силой, возникает закономерный вопрос: а сколько всего органического вещества, потенциально пригодного для употребления человеком, образуется на нашей планете?

В 1964–1974 гг. во всем мире проводился согласованный сбор данных о продуктивности экосистем и влияющих на нее факторах, проходивший в рамках Международной биологической программы ООН. До сих пор эти результаты являются основой наших знаний о тех природных богатствах, которыми располагает Земля. Вначале нужно определить основные понятия, используемые для изучения продуктивности экосистем.

Биомасса — суммарная масса всех организмов всего сообщества или отдельной популяции, измеряемая в единицах сырой или сухой массы на единицу площади или объема среды. В состав биомассы входят тела организмов целиком, даже если некоторые их части мертвые, как например, древесина. Совокупность мертвых частей живых организмов составляет некромассу, мертвую массу (обратите внимание на этимологический парадокс: некромасса является частью биомассы!). Доля некромассы особенно велика в лесу.

Продукция — количество воспроизведенной биомассы на единицу площади (или объема) в единицу времени. Выделяют **первичную продукцию** — количество органического вещества, произведенного автотрофами (продуцентами), а также **вторичную продукцию** — продукцию гетеротрофов (консументов и редуцентов).

Разработаны разнообразные способы измерения продуктивности экосистем. Поскольку образование и разрушение органического вещества тесно связано с газообменом (при образовании органического вещества в ходе наиболее распространенных форм фотосинтеза происходит поглощение углекислоты и выделение кислорода), измеряя содержание этих газов, можно оценить продукцию! Содержание какого газа лучше измерять: кислорода или углекислоты? Для водных и наземных экосистем ответ будет разным. Дело в том, что точнее можно измерить изменения количества того газа, какого в данных условиях меньше. В воздухе относительно много кислорода и немного

углекислоты, поэтому продукцию наземных экосистем принято оценивать по CO_2 . В воде ситуация обратная: углекислый газ в ней растворяется очень хорошо, а кислорода зачастую недостает. Поэтому продуктивность водных экосистем определяют, измеряя изменения концентрации кислорода. Как это делают? Вы лучше поймете основной принцип, если попробуете догадаться о сути одного из самых простых методов — метода темных и светлых бутылей.

С борта лодки в светлое время суток на определенную глубину опускают груз, к которому прикреплены пара бутылей: одна прозрачная, а другая темная, непрозрачная. С помощью особого устройства из этих бутылей на определенной глубине выдергиваются пробки. Бутыли заполняются водой, характерной для этой глубины, вместе с содержащимися в этой воде фитопланктонными и зоопланктонными организмами. Кроме того, пробу этой воды поднимают на поверхность и определяют в ней содержание кислорода. Обозначим его начальную концентрацию как C_0 . Заполненные водой темную и светлую бутылку на какое-то время (например, на 1 час) оставляют на глубине, а потом поднимают на поверхность и тут же определяют в них концентрацию кислорода. Так получают еще две величины: C_b — концентрацию кислорода в темной бутылке после выдерживания на глубине в течение стандартного времени и C_w — концентрацию кислорода в светлой бутылке после такого же выдерживания.

Задача. Укажите, как, зная C_0 , C_b и C_w , определить интенсивность дыхания и продукции планктонного сообщества. Чтобы вам легче было найти ответ на этот вопрос, задумайтесь, почему разница в содержании кислорода между темной и светлой бутылками появляется только в светлое время суток.

Описанный здесь метод определения продуктивности экосистем далеко не единственный. Многие методы измерения продуктивности основываются на использовании «меченых» атомов (радиоактивных изотопов распространенных биогенов).

Хлорофилловый метод основан на том, что на одну молекулу хлорофилла приходится примерно постоянное количество первичной продукции. С определенной территории собирают всю биомассу, из нее извлекают хлорофилл и измеряют его количество. Можно оценить продуктивность той или иной территории, даже измерив со спутника спектральный состав упавшего на нее и отраженного ею света! Дело в том, что хлорофилл характеризуется хорошо известным спектром поглощения, и по разности пришедшего в экосистему и ушедшего из нее света можно измерить, какая часть излучения была поглощена хлорофиллом.

3.7. Продуктивность различных биомов

Для того, чтобы оценить продуктивность Земли, пришлось разделить ее поверхность на различные типы естественных и искусственных экосистем, изучить продуктивность каждого из этих типов, а потом получить глобальную оценку продуктивности. Наиболее характерные (хотя далеко не все) результаты этой работы представлены в табл. 3.7.1. Обратите внимание: в ней представлены данные не о чистой продукции всего сообщества (о которой мы говорили в предыдущем параграфе), а о чистой первичной продукции — продукции растений. Подавляющая часть этой продукции потребляется гетеротрофами.

Равновесие в климаксных наземных сообществах оказывается возможным только благодаря тому, что вся первичная продукция потребляется гетеротрофами (или выносятся за их пределы, например, с потоками воды).

Итак, чистая первичная продукция суши за год — 110–120 млрд. тонн сухой органики, а океана — 50–60 млрд. тонн. Приблизительно можно сказать, что океан дает около 1/3 продукции нашей планеты, занимая при этом примерно 2/3 ее площади. Обратите внимание, как продуктивность разных типов биомов связана с их биомассой. Самые продуктивные биомы, как для суши, так и для океана, — те, которые имеют максимальную биомассу. Впрочем, биомасса наземных экосистем намного выше, чем морских. Это связано с тем, что на суше преобладают крупные растения со значительным количеством опорных и проводящих тканей.

На большей территории суши продуктивность ограничивается недостатком воды, в океане — недостатком биогенных элементов. В арктических районах продуктивность суши низка из-за краткости периода фотосинтеза и холода, а продуктивность океана относительно высока. В тропическом поясе большая часть суши занята пустынями, а открытый океан малопродуктивен, но есть и особо продуктивные уголья — рифы, мангровые заросли, эстуарии, болота, дождевой лес.

Зарегистрированная в ходе исследований максимальная продукция (7000 г/м² в год) наблюдалась в двух местообитаниях: на тропических морских

Таблица 3.7.1

Данные о биомассе и чистой первичной продуктивности основных биомов (в пересчете на сухое органическое вещество)

Биомы	Площадь	Биомасса, г/м ²	Продукция, г/м ² в год	Всего, млрд.т/год
Дождевой тропический лес	11.4 %	45 000	2 200	37.4
Сезонный тропический лес	5.0 %	35 000	1 600	12.0
Листопадный лес	4.7 %	30 000	1 200	8.4
Степь	6.0 %	1 600	600	5.4
Пустыни	16.1 %	20	3	0.07
Озера и реки	1.3 %	20	250	0.5
Возделываемые земли	9.3 %	1 000	650	9.1
Суммарно для суши (29.2 % планеты)		12 300	773	115
Открытый океан (пелагиаль)	92.1 %	3	125	41.5
Континентальный шельф	7.4 %	10	360	9.6
Заросли водорослей и рифы	0.15%	2 000	2 500	1.6
Зоны апвеллинга	0.1 %	20	500	0.2
Эстуарии	0.35%	1 000	1 500	2.1
Суммарно для океана (70.8 % планеты)		10	152	55
Суммарно для земного шара		333	170	170

мелководьях, заросших растительностью, и в интенсивной культуре сахарного тростника на Гавайских островах. Отличие этих данных от отраженных в табл. 3.7.1 связано с тем, что в таблице приведены усредненные, а не максимальные продуктивности для тех или иных биомов.

Продуктивность наземных экосистем падает от тропиков к умеренным широтам и далее к полюсам. Для морских местообитаний зависимость продуктивности от географического положения сложнее, так как на продуктивность существенно влияют течения и пути перемещения биогенов. Часто приполярные области моря оказываются весьма продуктивными благодаря хорошей растворимости газов в холодной воде.

Кстати, теперь можно дать ответ на приведенную в предыдущем пункте задачу. В темной бутылки фотосинтез не идет (нет света), а идет только дыхание. Уменьшение количества кислорода в темной бутылки является мерой дыхания: $C_o - C_b \sim R$, где R (*respiration*) — дыхание. В светлой бутылки идет не только дыхание, но и фотосинтез. К примеру, если в светлой бутылки количество кислорода выросло, это означает, что фотосинтез произвел достаточно кислорода, чтобы обеспечить дыхание, и еще сколько-то сверх того. Значит, мерой фотосинтеза планктонного сообщества является сумма прибавки кислорода в светлой бутылки и его уменьшения в темной: $(C_w - C_o) + (C_o - C_b) \sim P$, где P (*production*) — продукция.

3.8. Сукцессии. Основные понятия

Приходилось ли вам оказываться на заброшенном поле или в покинутом саду? Вы, наверное, догадываетесь, что по их внешнему виду можно установить, когда за ними прекратили уход. Благодаря чему это становится возможным? Предоставленная сама себе экосистема (в данных примерах — искусственная сельскохозяйственная экосистема — агросистема) начинает изменяться. Зная скорость таких изменений, можно оценить, в течение какого времени оно происходило.

А теперь представьте себе реку, текущую по широкой долине. Русло такой реки образует петли — меандр. Там, где русло делает поворот, текущая вода подмывает берег, в который она упирается, и формирует береговой обрыв. А на противоположном крае такого берега разрастается песчаный пляж. У самой воды песок голый, чуть дальше — порос травой, еще дальше — трава образует плотную дерновину, и, наконец, на каком-то расстоянии от берега растут кустарники. Легко понять, что этот переход от одного сообщества к другому (*экоклина*) отражает динамику изменений каждого отдельного участка берега во времени. Там, где сейчас растет кустарник, когда-то только намывался пляж, образующий новый участок берега... Петли реки растут и со временем соединяются друг с другом. Русло прокладывает себе более короткую дорогу, а его прежние участки образуют старицы. Со временем старицы превращаются в пойменные озера, наполняются осадками и становятся частями пойменного луга. Приведенные нами примеры показывают способность экосистем к изменениям во времени — сукцессиям (от лат. *successio* — преемственность, наследование).

Сукцессия — это последовательная смена сообществ в одном местообитании. Это направленный, контролируемый сообществом процесс, ведущий к опреде-

ленной кульминации. Сукцессия в биогеоценозах является более длительным процессом, чем сезонные изменения, но и не столь длительным, как эволюция экосистем. Это направленный процесс, контролируемый сообществом и ведущий к определенному состоянию. Экоклина, таким образом, является сукцессией, наблюдаемой в пространстве.

Обычно в ходе сукцессии можно выделить преходящие стадии, которые называются **серийными сообществами** (или попросту сериями), и окончательное устойчивое состояние — **климаксное сообщество** (климакс). Учение о сукцессиях разработано в 20-е годы XX века Фредериком Клементсом, американским экологом, который рассматривал сукцессию как некий аналог онтогенеза экосистемы.

Причиной сукцессий является не только изменение местообитаний какими-то внешними факторами (например, текущей водой, как в описанном случае с меандром реки), но и вся совокупность взаимодействий между компонентами сообществ, а иногда — и воздействия со стороны человека.

«Характерна динамика сообществ, описанная для конца XIX — начала XX веков в вересковых торфяниках Шотландии. Хозяин этих земель использовал их для охоты на многочисленных здесь шотландских куропаток — граусов. В 1892–1893 гг. на верещатнике поселилось несколько пар чаек. Взятые хозяином под охрану, они в начале нашего столетия уже образовали большую колонию, насчитывавшую 1.5–2 тыс. пар. Птицы обильно удобряли почву, гигроскопичный материал их гнезд накапливал влагу. В результате началось постепенное заболачивание, которое привело к постепенному исчезновению вереска и замене его жесткими злаками. Угодья стали использоваться как сенокосные. Однако в дальнейшем злаки были вытеснены ситником, позднее — конским щавелем и другими сорняками. Паралельно шло уменьшение численности грауса; на заболоченных участках появились утки — вид, менее ценный в качестве охотничьего трофея. Все это привело к отмене охраны чаек; более того, их гнезда стали намеренно разорять. К 1917 г. осталось около 30 пар, постепенно восстанавливался верещатник, исчезли утки, вновь появились граусы. Однако и к этому времени восстановление исходного сообщества было неполным: на вересковой пустоши сохранились злаки и некоторые сорняки — «след» сукцессионной серии» (И.А. Шилов, 1998).

Основная причина сукцессий — отсутствие равновесия между продукцией и дыханием в экосистеме, то есть неравновесность экологического баланса. Это приводит к изменению запаса органики в экосистеме и, в конечном счете, к изменению сообщества. Расположив разнообразные экосистемы на плоскости «продукция-дыхание» (рис. 3.8.1), мы можем убедиться, что устойчивыми из них оказываются только те, в которых продукция и дыхание уравниваются друг друга.

Если в каком-то сообществе продукция превышает дыхание (например, в исходной культуре водорослей — растворе минеральных солей, в который заселены фитопланктонные организмы), в нем начинается **автотрофная сукцессия**. Избыток органики накапливается в такой экосистеме, меняя ее свойства и создавая среду для размножения гетеротрофов. Продукция в сообществе снижается, дыхание увеличивается, и, в конце концов, эти две величины достигают равенства.

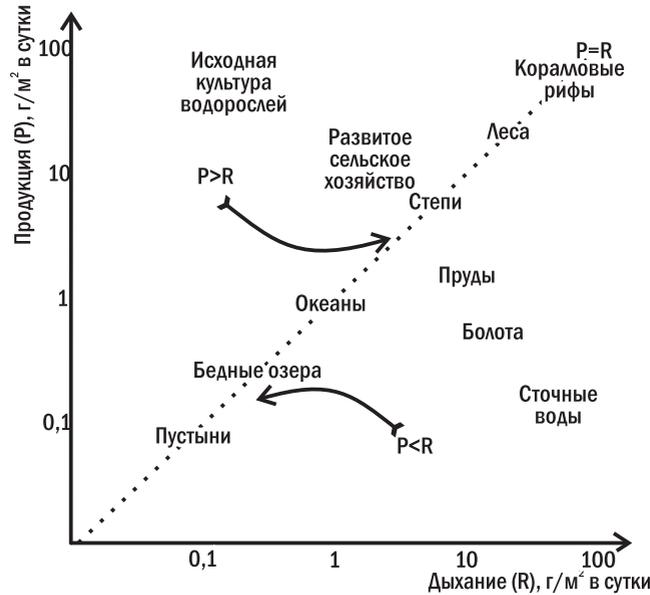


Рис. 3.8.1. Ординация (расположение) различных типов экосистем на плоскости «продукция — дыхание»



Рис. 3.8.2. Пример гетеротрофной сукцессии: динамика численности различных простейших в сенном настое

Гетеротрофная сукцессия (рис. 3.8.2) начинается с состояния, в котором дыхание сообщества превышает продукцию. Постепенно гетеротрофы разрушают избыток органики, и в системе достигается равновесие между дыханием и продукцией.

Характерным случаем автотрофной сукцессии можно считать заселение организмами территории, на которой не запасов органического вещества. Рассмотрим следующий пример. На голый скальной породе поселяются лишайники, постепенно разъедающие камень с помощью выделяемых ими кислот. В трещинах горных пород появляется почва. На скале начинают расти мхи, а потом и травы. Формируя дерновину из переплетенных отмерших стеблей и корневищ, травы удерживают детрит

и даже собирают пыль. Через очень длительное время на месте прежних скал появляются кустарники, а потом и лес. Это была **первичная сукцессия** — сукцессия, которая шла там, где не было запасов органического вещества от прежних сообществ (рис. 3.8.3).

Через какое-то время лес, выросший в ходе первичной сукцессии, уничтожается пожаром. Образуется гари. На гари сохраняются остатки лесной почвы (обильно присыпанной пеплом) и даже семена многих видов растений. Уже на следующий год гари зарастет травами (например, в таких условиях очень характерен иван-чай). Через несколько лет на месте гари появятся кустарники и молодые деревья, а уже через несколько десятилетий или через век здесь разовьется лес, напоминающий тот, который рос здесь до пожара. **Вторичная сукцессия** проходит в местообитаниях, где сохранились остатки органического вещества от предыдущих этапов развития данной экосистемы (рис. 3.8.4).

Гетеротрофная сукцессия требует для своего протекания запаса органики. Большинство примеров гетеротрофной сукцессии, которые мы можем наблюдать, разворачиваются не в масштабах биогеоценозов, а в пределах относительно небольших экосистем. Например, к их числу принадлежат тела умерших животных или стволы упавших растений. Протекающие в таких временных экосистемах сукцессии называются **деструктивными** — они не ведут к климаксу, а попросту уничтожают то местообитание, в котором происходят. Иногда можно наблюдать экоклина и в гетеротрофных сукцессиях. Раскапайте опавшую хвою и верхний слой почвы в хвойном лесу. Сверху хвоинки почти не повреждены, а чем

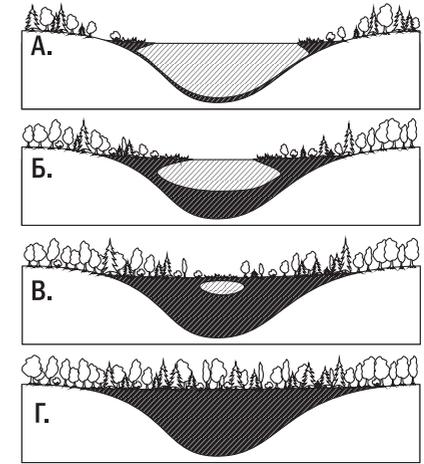


Рис. 3.8.3. Пример первичной сукцессии: заиление озера

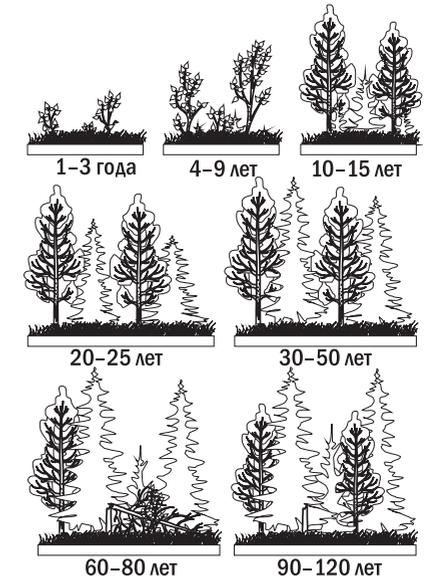


Рис. 3.8.4. Пример вторичной сукцессии: зарастание пожарища смешанным лесом

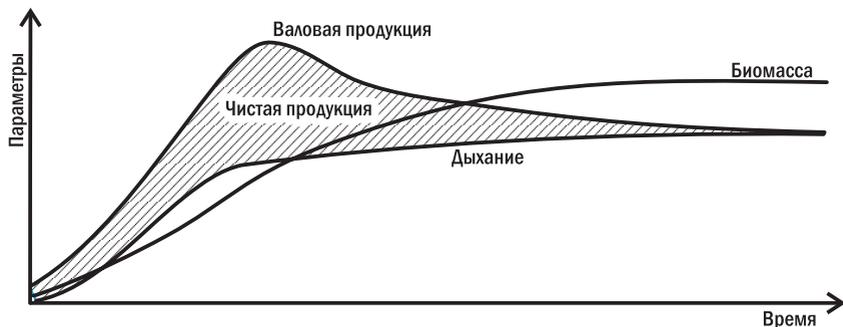


Рис. 3.9.1. Изменение продуктивности в ходе автотрофной сукцессии

глубже — тем более они оказываются преобразованными бактериями, грибами и животными-детритофагами. Каждая опавшая иголка проходит этот путь разрушения, соответствующий последовательности слоев хвойного опада.

Клементс был сторонником концепции моноклимакса. Сейчас восторжествовала концепция поликлимакса, согласно которой для каждого региона существует определенный климатический или зональный климакс, и, кроме того, в нем могут быть устойчивы определенные эдафические (т.е. обусловленные особенностями почв) или локальные климаксы. Описан также феномен, называемый циклический климаксом, при котором экосистема проходит через совокупность определенных сменяющих друг друга состояний. Иногда эти изменения определяются катастрофическими событиями, закономерно происходящими на определенном этапе развития экосистем. Так, ельник, по достижении определенной зрелости может закономерно уничтожиться вредителями; чапарраль может регулярно выгорать при пожарах.

Можно рассматривать как общие, так и частные сукцессии. Так, в плодовом саду на молодых деревьях питаются многоядные насекомые-фитофаги: хрущи, чернотелки, пяденицы, шелкопряды, листовертки. Когда деревья начинают плодоносить, появляются питающиеся цветками и плодами плодожерки, цветоеды, долгоносики. По мере старения сада его населяют стволовые вредители (короеды, древоточцы, стеклянницы).

3.9. Тенденции в сукцессиях

В типичном случае в ходе сукцессии (например, в искусственной системе — микрокосме, или при заселении нового местообитания в ходе первичной автотрофной сукцессии) наблюдаются процессы, показанные на рис. 3.9.1. Вначале быстро растет продукция, дыхание отстает и это приводит к накоплению биомассы. После достижения климакса дыхание догоняет продукцию и все параметры системы стабилизируются.

Видовое разнообразие (или, к примеру, просто количество видов) в ходе первичной автотрофной сукцессии обычно растет, достигает максимума в тот момент, когда климаксное сообщество уже появилось, а последнее серийное сообщество еще не исчезло, а потом несколько снижается (рис. 3.9.2).

Некоторые из тенденций, наблюдаемых в сукцессиях, сведены в табл. 3.9.1, относящуюся к «типичному» случаю первичной автотрофной сукцессии. Описываемые в таблице ранние серии (населяющие относительно благоприятную среду) отличаются от малопродуктивных пионерных сообществ, поселяющихся в ходе первичных сукцессий на негостеприимном неорганическом субстрате.

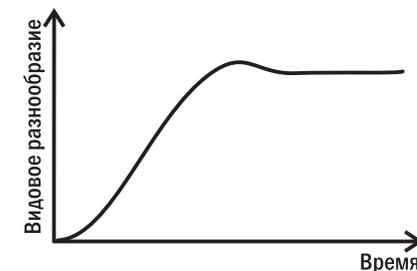


Рис. 3.9.2. Динамика видового разнообразия в ходе сукцессии

Таблица 3.9.1

Типичные тенденции в автотрофной первичной сукцессии (Ю. Одум, 1975)

Характеристики	Ранние серии	Климакс
P/R (отношение валовой продукции к дыханию)	Отличается от 1	Примерно 1
P/B (валовая продукция/урожай на корню)	Высокое	Низкое
B/E (биомасса/поток энергии)	Низкое	Высокое
Урожай	Высокий	Низкий
Пищевые цепи	Линейные, в основном пастбищные	Ветвящиеся, много детритных
Накопленное органическое вещество	Мало	Много
Неорганические биогенные вещества	Свободны	Связаны
Видовое многообразие	Мало	Велико
Биохимическое разнообразие	Мало	Велико
Структурированность среды	Слабая	Сложная
Размер экологических ниш	Широкие	Узкие
Размеры организмов	Небольшие	Крупные
Жизненные циклы	Короткие, простые	Сложные, длинные
Минеральные круговороты	Открытые	Замкнутые
Скорость обмена веществ	Высокая	Низкая
Роль детрита в регенерации биогенов	Незначительная	Значительная
Характер отбора	r-	K-
Главное свойство продукции	Количество	Качество
Внутренний симбиоз	Не развит	Развит
Стабильность (устойчивость к воздействиям)	Низкая	Высокая
Энтропия	Высокая	Низкая

3.10. Природа и характеристики сообществ

Естественно, что самой яркой и интересной частью экосистем являются сообщества — совокупности их живых компонентов. Взаимодействия между популяциями, которые мы рассматривали в предыдущей главе, происходят как раз внутри сообществ. Некоторые из этих связей образуют довольно замысловатые цепочки. Приведем здесь только один пример, давно ставший классическим.

«Дарвин обнаружил, что шмели с их длинным хоботком — единственные насекомые, которые способны опылять глубокие трубчатые цветки красного клевера. Из этого он сделал вывод, что распространение красного клевера в Англии объясняется обилием шмелей. При этом, ссылаясь на одну из энтомологических работ, он указывает, что чаще всего гнезда шмелей встречаются вблизи городов и деревень, где их меньше разоряют полевки, поедающие личинок и куколок. Почему же в окрестностях городов и деревень мало полевков? Да потому, что там много кошек, которые сильно снижают численность популяций полевков. Один немецкий ученый продолжил это рассуждение следующим образом: если доказано, говорил он, что кошки ответственны за распространенность в Англии клевера — основного корма крупного рогатого скота, а клевер экологически связан с британским морским флотом, поскольку говядина — основная пища моряков, то, следовательно, кошкам принадлежит главная заслуга в том, что Британия является великой морской державой. Следующий шаг сделал Томас Гексли: он утверждал — отчасти в шутку, — что поскольку кошек в Англии держат в основном старые девы, то британское могущество может быть логически — и экологически — выведено из «кошколюбия» многочисленных английских старушек» (П. Фарб, 1971).

В результате совместной эволюции разные части сообщества приспосабливаются друг к другу. В результате этого многие типы сообществ имеют характерный видовой состав и вполне определенное соотношение организмов, принадлежащих к разным экологическим группам.

Являются ли сообщества четко отличающимися отдельными объектами? Изредка — да, чаще — нет. В начале XX века разгорелась дискуссия о природе сообществ между американскими экологами. Ф. Клементс и другие сторонники организмической концепции экосистем рассматривали сообщества как сверхорганизмы. Напротив, Х. Глизон и другие сторонники индивидуалистической концепции рассматривали сообщества как конгломераты видов со сходными запросами к среде.

Спор не закончен до сих пор. С одной стороны, градиентный анализ (т.е. изучение распространения видов вдоль градиентов изменения каких-то значимых, в первую очередь климатических, факторов) показал, что границы распространения отдельных видов не обязательно совпадают с границами сообществ (рис. 3.10.1 и 3.10.2). Чем круче градиенты условий, тем четче границы распространения видов. Границы распространения видов-доминантов характернее границ распределения случайных видов. С другой — поскольку сообщества обладают способностью к саморегуляции, их границы расположены достаточно сложно и не вполне надежно могут быть определены с помощью градиентного анализа.

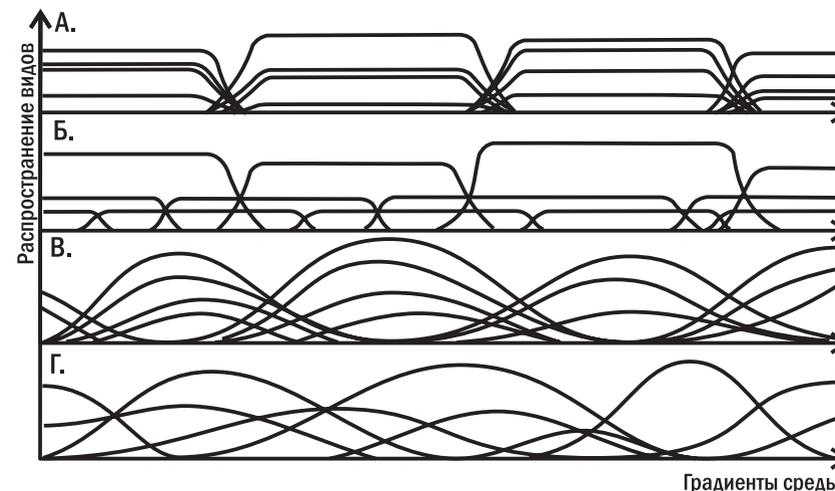


Рис. 3.10.1. Теоретические кривые, показывающие возможные варианты изменения встречаемости видов вдоль градиента (плавного изменения) какого-то существенного фактора

«На гнездовой территории пары больших пестрых дятлов (*Dendrocopos major* L.) в пригородном дубовом лесу произрастают сотни стволов деревьев нескольких видов, тысячи, если не десятки тысяч стеблей травянистых растений десятков видов (строго говоря, на этой территории могут быть выделены одна или несколько растительных ассоциаций); каждый ствол является местообитанием для десятков и сотен особей нескольких видов насекомых-ксилофагов и тысяч особей насекомых-фитофагов, питающихся зеленой массой, цветами и

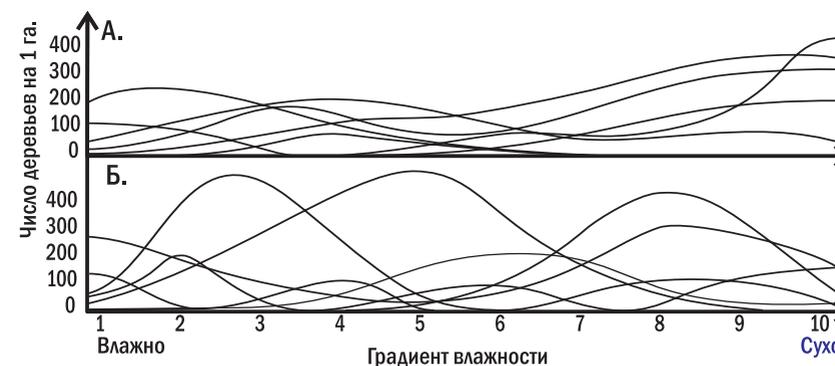


Рис. 3.10.2. Действительные кривые встречаемости различных видов деревьев в зависимости от градиента влажности. Зарегистрированные кривые не соответствуют ни одному из теоретических вариантов, показанных на рис. 3.10.1

плодами; травянистые растения формируют местообитания для десятков тысяч насекомых-фитофагов и тысяч особей их хищников; в лесной подстилке и верхних горизонтах почвы обитают тысячи и десятки тысяч особей десятков видов насекомых (хищников, сапрофагов, копрофагов), многоножек, паукообразных, сухопутных ракообразных, червей, а численность сотен видов микроорганизмов (бактерии, грибы, простейшие), обитающих в почве, исчисляется десятками, если не сотнями миллионов. Кроме того, помимо пары дятлов, на данной территории могут гнездиться одна-две пары поползней (*Sitta europaea* L.), по несколько пар больших синиц (*Parus major* L.), мухоловок-белошеек (*Ficedula albicollis* Temm.), зарянок (*Erithacus rubecula* L.), зябликов (*Fringilla coelebs* L.), пеночек-трещоток (*Phylloscopus sibilatrix* Viell.), а для такого хищника, как ястреб-тетеревятник (*Accipiter gentilis* L.), эта территория может составлять лишь малую часть (от 1/25 до 1/10) его гнездовой и охотничьей территории. Здесь же размещены территории десятка особей землероек (*Soricidae*) и мышевидных грызунов (*Muridae*), может прокормиться одна белка (*Sciurus vulgaris* L.), а для горностая (*Mustella erminea* L.) или ласки (*M. nivalis* L.) так же, как и для ястреба, эта территория составляет примерно 1/10–1/5 их кормопоисковой территории, не говоря уже о крупных копытных млекопитающих (лось (*Alces alces* L.), косуля (*Capreolus capreolus* L.), кабан (*Sus scrofa* L.)), для каждой особи которых необходима территория в сотни раз больше и которые могут также быть обнаружены на данной территории, если площадь лесного массива достаточно велика или он связан с соседними массивами» (Ю.И. Вергелес, 2000).

Вероятно, сообщество все-таки представляет собой реальную экологическую единицу. Функционирование сообщества складывается из деятельности составляющих его особей, но представляет из себя нечто большее, чем его сумму. Эффективность сообщества и его стабильность возрастают пропорционально тому, насколько слажены, эволюционно «притерты» составляющие его популяции. Пример значения «притертости» видов в сообществе друг к другу — реакции сообществ на интродуцентов (вселенцев). Чаше всего интродуценты не могут войти в состав целостных сообществ и вымирают, но иногда дают взрывы численности, меняя функционирование сообществ.

Сообщества могут быть полночленными (включающими продуцентов, консументов и редуцентов) и неполночленными.

Сообщества можно характеризовать по ряду признаков, рассматривая их эмергентные свойства, отсутствующие на уровне частей целостной системы. Некоторые из них таковы.

Состав сообщества (видовая структура) — виды, из представителей которых состоит сообщество. Зачастую облик сообщества определяется каким-либо основным (или несколькими основными) видами. Такие виды называются **эдификаторами**. Обычно вокруг отдельных особей видов-эдификаторов развивается комплекс из тесно связанных с ним видов — **консорция**. Консорции являются структурными единицами сообществ.

Обилие — число особей на единицу площади или объема.

Частота видов — доля особей определенного вида к общей численности особей.

Разнообразие — видовое богатство. Оно тем выше, чем больше количество видов, и тем ниже, чем больше особей каждого вида попадает в отдельной выборке.

Пространственная структура — особенности расположения особей друг относительно друга. Различают вертикальную структуру, или **ярусность**, и горизонтальную — **мозаичность**. Ярусность характерна для фитоценозов, состоящих из различающихся по высоте растений. Пример ярусности в лесу: I — деревья первой величины (ель, сосна, дуб, береза, осина); II — деревья второй величины (рябина, черемуха); III — подлесок из кустарников (лещина, бересклет, черемуха); IV — подлесок из высоких кустарничков и крупных трав (багульник, голубика, вереск, аконит, иван-чай); V — низкие кустарнички и мелкие травы (водяника, клюква, кисличка); VI — мхи, надпочвенные лишайники, печеночники.

Экологическая структура — соотношение основных экологических групп организмов, а также различных жизненных форм.

Периодичность — суточная, сезонная, многолетняя, вековая.

3.11. Трофические связи и уровни

Передача вещества и преобразование энергии в экосистемах происходит благодаря питанию организмов. Глобальные процессы, обеспечивающие жизнедеятельность биосферы и создающие возможность существования человечества, связаны с питанием множества отдельных живых существ.

Автотрофы получают биогены и необходимую энергию из среды и создают органические вещества. Органические вещества автотрофов потребляют одни гетеротрофы, этих гетеротрофов — иные, и так до тех пор, пока синтезированное автотрофами органическое вещество не разрушится почти без остатка. Эти отношения, основанные на питании, называются трофическими (пищевыми) связями.

Трофическая цепь — путь переноса органического вещества и содержащейся в нем энергии от его первых получателей (автотрофов) через ряд поедающих друг друга организмов. Выделяют два типа трофических цепей. **Пастбищные** цепи ведут от зеленых растений к растительноядным животным и далее к хищникам. **Детритные** цепи — от мертвого органического вещества (детрита) к микроорганизмам, детритофагам и их хищникам (рис. 3.11.1).

Рассматривая, где и как располагаются элементы пастбищных и детритных цепей, мы увидим, что большинство биогеоценозов разделено на два яруса: **автотрофный**, хорошо освещенный, в котором преобладает продукция, и **гетеротрофный**, лишенный света, в котором преобладает дыхание. Для наземных биогеоценозов автотрофный ярус расположен над почвой, а гетеротрофный — под ее поверхностью. В водных экосистемах автотрофный



Рис. 3.11.1. Пастбищные и детритные трофические цепи взаимосвязаны

ярус — это освещенная солнечным светом толща воды, а гетеротрофный — темная глубина и донные осадки. Пастбищные цепи тянутся в автотрофном ярусе экосистем, а детритные — в гетеротрофном. Однако эти цепи не являются независимыми. Некоторые животные могут получать энергию из разных цепей. Жаба, вышедшая вечером на прогулку, может съесть жука-листоеда, который только что питался каким-то огородным растением (и относится к одной из пастбищных цепей), а может добыть и жужелицу — плотоядного жука, питавшегося подземными беспозвоночными из детритных пищевых цепей. Раз так, мы можем сказать, что все трофические цепи, проходящие в рамках той или иной экосистемы, образуют ее **трофическую сеть**.

Нам осталось ввести еще одно понятие, связанное с трофической структурой сообществ, но именно это понятие мы будем чаще всего использовать в дальнейшем. **Трофический уровень — это совокупность организмов сообщества, получающих энергию солнца после одинакового количества преобразований.** Естественно, что первым трофическим уровнем является уровень продуцентов. Продуцентов поедают консументы I уровня, тех — консументы II уровня и так далее.

Некоторые виды могут в своих разных проявлениях находиться на разных уровнях, значит, понятие трофического уровня характеризует не вид как таковой, а особенности его образа жизни в конкретной экологической ситуации. Человек может есть картошку, может свинину, а может и закусить деликатесной лягушкой. В этих ситуациях он выступает то как консумент I уровня, то — как II, то даже как консумент III или IV уровня. Тем не менее, отбрасывая экзотическую и деликатесную пищу, мы можем установить, что человек относится к I-II уровню консументов, то есть получает солнечную энергию, переработанную один раз (растениями) или два раза (растениями и растительноядными животными).

Через каждый трофический уровень идет поток энергии, причем выход из одного уровня является входом в другой.

Энергия течет по этажам трофической сети с разной скоростью. Полезной характеристикой является **время переноса** (оборот) = биомасса/чистая продуктивность. Для водорослей время переноса — около нескольких дней, для степи — 3 года, для леса — 25 лет.

В подстилке время переноса от 3 месяцев во влажном тропическом лесу до 100 лет в хвойном лесу в горах. Эксперименты с внесением в экосистему радиоактивных индикаторов, передачу которых по трофическим сетям можно отследить, позволяют увидеть картину перемещения вещества по экосистеме во времени.

Круговорот веществ в отдельной экосистеме связан с круговоротом веществ в биосфере в целом. Иногда говорят о малом и большом кругах обмена веществ.

3.12. Экологические эффективности

Замечательной схемой, позволяющей описывать поток энергии через трофический уровень, является «квадрат Одум» (рис. 3.12.1). Юджин Одум предложил наглядную схему, показывающую поток энергии, текущей через от-

дельный организм, популяцию или трофический уровень. На этой схеме видно, на какие «рукава» растекается поток энергии, протекая через биосистемы.

Как видно по схеме, можно выделить две различные меры продукции: **валовую** (без учета затрат на дыхание) и **чистую**.

«Квадрат Одум» позволяет легко убедиться, что $A=R+P$; $P=G+S+E$ и т.д.

Можно выделить такие меры эффективности потребления и переработки энергии:

эффективность эксплуатации $E_1 = I_{\text{эксплуатора}} / P_{\text{жертвы}}$;

эффективность ассимиляции $E_2 = A/I$;

эффективность чистой продукции $E_3 = P/A$;

эффективность общей продукции $E_4 = P/I = E_2 \times E_3$;

экологическая эффективность $E_5 = P_{\text{эксплуатора}} / P_{\text{жертвы}} = E_1 \times E_2 \times E_3$.

А как в действительности делятся потоки энергии, показанные на схеме? По-разному у различных организмов. Образно говоря, чем более простую задачу преобразования энергии выполняют организмы, тем меньшие потери они несут. Так, плотоядные животные решают сравнительно несложную задачу: они получают энергию в высококачественной пище, которую относительно «нетрудно» переработать и построить из нее собственное тело. А сложнее всего — задача, которую решают фотосинтетические организмы, использующие в качестве источника энергии свет.

Например, значительная часть света, которая падает на растения, отражается от них или поглощается почвой. Большая часть поглощенной растениями энергии так и остается неиспользованной. В благоприятных условиях растения способны ассимилировать (потребить) около 1% от падающей солнечной энергии, в чистую продукцию переходит всего около 0,5% (т.е. $A = 1\%$, $P = 0,5\%$). В среднем для биосферы эти показатели еще плачевнее: потребляется расте-

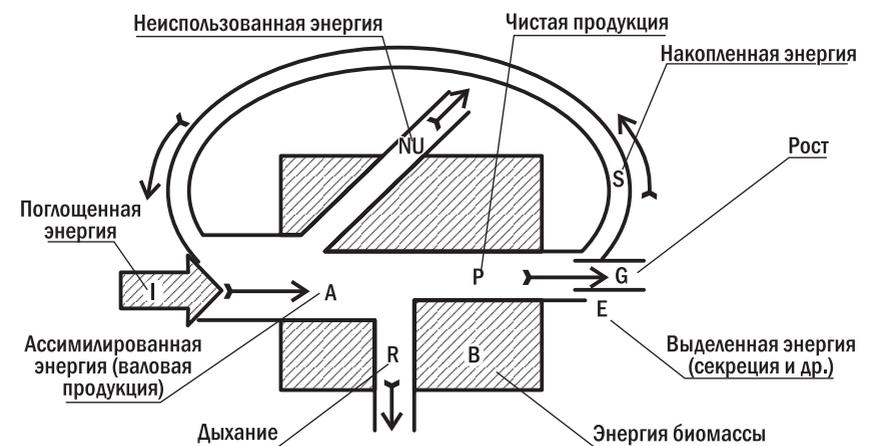


Рис. 3.12.1. Распределение потоков энергии, текущих через организм, популяцию или трофический уровень

ниями около 0,2% солнечной энергии, а в чистую продукцию переходит всего около 0,1%. Впрочем, и эти количества энергии являются очень большими по человеческим масштабам ($A = 0,2\%$, $P = 0,1\%$).

Эффективность питания животных сильно зависит от характера их пищи. Эффективность ассимиляции (отношение A к I) у плотоядных животных изменяется от 60% (у насекомоядных) до 90% (у мясо- и рыбоядных). У растительноядных животных эффективность ассимиляции составляет 80% у семеноядных; 60% — у поедающих молодую листву; 30-40% — у питающихся старой листвой; 10-20% и даже менее — у поедателей древесины.

Дальнейшие потери энергии очень зависят от интенсивности обмена веществ. Например, мелкие птицы тратят с дыханием более 99% ассимилированной энергии, и в чистую продукцию у них переходит менее 1% той энергии, которую они смогли потребить! У мелких млекопитающих этот показатель составляет 6%, у домашнего рогатого скота — 11%, у свиней — 20%, а у некоторых пойкилотермных животных, особенно крупных рыб и рептилий, достигает 75%!

Сравните: синица, склевав 1 кг насекомых, прибавит в весе менее 6 г, а удав, который съел килограммовую морскую свинку, прибавит более 660 г собственного веса! Для того, чтобы провести эти вычисления, мы приравняли количество энергии, приходящейся на единицу веса насекомых, синиц, морских свинок и удавов (это допустимое приближение). В обоих случаях нам потребовалось оценить, какие потери связаны с ассимиляцией и чистой продукцией. В первом случае мы использовали приведенное выше значение эффективности ассимиляции, характерное для насекомоядных животных, а также значение эффективности чистой продукции для мелких птиц ($1000 \times 0,6 \times 0,01 = 6$), а во втором — соответствующие показатели для мясоедов и крупных рептилий ($1000 \times 0,9 \times 0,75 = 675$). Кроме прочего, такова цена гомойотермности...

При продвижении энергии по трофическим цепям уменьшается ее количество и повышается ее качество (рабочий потенциал). Показатель качества — количество единиц солнечной энергии, которое должно быть рассеяно, чтобы получить единицу энергии в новой форме, доступной для передачи на более высокие трофические уровни (табл. 3.12.1).

Еще одно следствие передачи вещества и энергии с уровня на уровень — биологическое накопление, повышение концентрации многих веществ.

Таблица 3.12.1

Изменения количества и качества энергии в ходе ее преобразования

	Солнце	Растения	Консументы I	Консументы II
Количество энергии	1000000	10000	1000	100
Качество энергии	1	100	1000	10000
	Солнце	Древесина	Уголь	Электричество
Количество энергии	1000000	1000	500	125
Качество энергии	1	1000	2000	800

Мерой концентрации в трофической цепи (= биологического накопления) является **коэффициент накопления** (содержание вещества в тканях/содержание вещества в среде). Коэффициент накопления радиоактивного фосфора в гусиных тканях — 2 000 000. Биогены и их заменители накапливаются в силу избирательного выделения из среды (радиоактивный йод после Чернобыля, стронций вместо кальция, цезий вместо калия). Ксенобиотики накапливаются из-за отсутствия механизмов выведения (хлороформ в мембранах, ДДТ и продукты его распада в жировом теле). Иногда накопление начинается еще на абиогенном уровне (ДДТ, ионы тяжелых металлов избирательно накапливаются на частицах детрита). Фильтраторы взвешенного детрита являются мощнейшими накопителями токсинов.

3.13. Экологические пирамиды

Чарльз Эльтон предложил способ графического выражения отношений между трофическими уровнями, который стал едва ли не символом экологии как науки. Речь идет об **экологических пирамидах**. При построении экологических пирамид меры обилия представителей разных трофических уровней показывают в виде лежащих друг на друге прямоугольников. Обычно этот метод используют для описания пастбищных трофических цепей. Выделяют пирамиды численностей, биомасс и продуктивностей.

Построим несколько экологических пирамид и мы. Наши примеры будут достаточно условными: мы предположим, что трофические цепи, которые мы будем описывать с помощью пирамид, не имеют «разветвлений». Например, моделируя цепь клевер — овцы — волки, мы примем, что овцы питаются только клевером, а волки — только овцами, при этом нас будет интересовать отношения между этими трофическими уровнями в пределах какой-то экосистемы, где соотношение численностей рассматриваемых уровней достигло равновесного состояния. Естественно, экологические пирамиды можно использовать и для описания естественных экосистем, а принятые нами упрощения нужны лишь для большей наглядности наших рассуждений.

Возвратимся к цепи клевер — овцы — волки. Оценив численности популяций животных в этой цепи, мы увидим, что отдельных растений клевера намного больше, чем овец, а овец — больше, чем волков. Такая пирамида (с основанием шире вершины) называется правильной. Однако не для всех пастбищных цепей пирамиды численностей будут правильными. Примером может быть цепь дубы — дубовые шелкопряды. На небольшом количестве крупных деревьев может обитать множество гусениц. **Пирамида численностей** будет для этой цепи перевернутой (рис. 3.13.1).

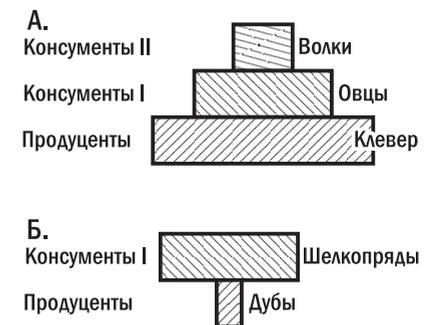


Рис. 3.13.1. Пирамиды численностей. А. прямая. Б. Перевернутая. Перевернутый характер второй пирамиды связан с отличиями особей по размерам

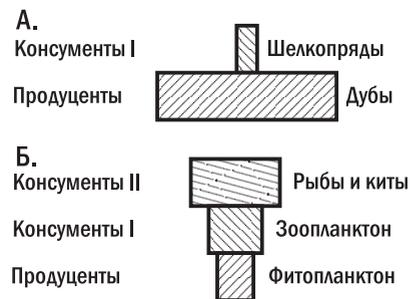


Рис. 3.13.2. Пирамиды биомасс. А. прямая. Б. Перевернутая. Перевернутый характер второй пирамиды связан с различиями особей в «скорости жизни» — разной интенсивности протекания энергии через их биомассу

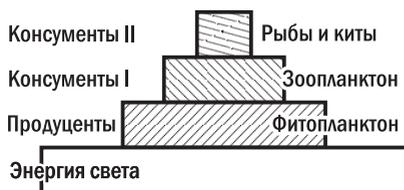


Рис. 3.13.3. Пирамиды продуктивности всегда являются прямыми

воды энергия течет через разные трофические уровни с разной скоростью. Время смены биомассы фитопланктона измеряется часами, зоопланктона — днями, рыб и китов — неделями и месяцами. Чтобы учесть это различие, нам надо отразить в экологических пирамидах интенсивность потока энергии через каждый уровень. На основании данных о биомассе звеньев трофической цепи и о скорости ее смены мы можем построить **пирамиду продуктивностей** (или потоков энергии; рис. 3.13.3).

Такая пирамида всегда будет прямой. Первое начало термодинамики (закон сохранения энергии) «запрещает» такой пирамиде быть перевернутой, а второе — иметь «этажи» одинаковой ширины, ведь при каждом преобразовании энергии часть ее должна рассеиваться в виде тепла. Кстати, именно поэтому реальные трофические цепи не бывают очень длинными, а экологические пирамиды — высокими. В любой действительной экосистеме до консумента X уровня дошло бы столь мало энергии (после десяти последовательных преобразований!), что с территории, доступной для одной особи, не удалось бы собрать необходимое для нее количество энергии.

Несложно понять, что перевернутость второй пирамиды связана с отличиями особей продуцентов и консументов по их размерам. На основании данных о том, сколько весит средний дуб и средний шелкопряд, а также пирамиды их численностей, мы можем построить **пирамиду биомасс**. Естественно, она будет прямой (рис. 3.13.2).

Могут ли пирамиды биомасс быть перевернутыми? Достаточно редко, но могут. Рассмотрим пастбищные трофические цепи толщи воды в океане. Как ни удивительно, биомасса продуцентов (планктонных водорослей) в таких цепях зачастую оказывается меньше биомассы консументов. Означает ли это, что консументы в таких цепях существуют не за счет продуцентов? Нет.

Понять сказанное поможет простая аналогия. Большой пруд может существовать благодаря впадающему в него маленькому ручью, хотя в любой момент времени масса воды в пруду намного больше, чем в ручье. Понятно, что это становится возможным потому, что вода в ручье сменяется намного быстрее, чем в пруду. Так и в сообществах толщи

Таблица 3.13.1
Пример экологических пирамид для условной трофической цепи

	Численность	Биомасса	Продуктивность
Мальчик	1	48 кг	$8,3 \times 10^3$
Телята	4,5	1 035 кг	$1,2 \times 10^6$
Люцерна	2×10^7	8 211 кг	$1,5 \times 10^7$
Использованное излучение	—	—	$6,3 \times 10^9$

Теперь, познакомившись с логикой, по которой строятся экологические пирамиды, рассмотрим два более конкретных примера. Юджин Одум рассчитал параметры условной пищевой цепи, в которой двенадцатилетний мальчик питался исключительно телятиной (учтите: есть только мясо протвиоестественно!), а телята — только люцерной (это уже более физиологично, не считая того, что и мальчику, и телятам надо начинать жизнь, питаясь молоком своих матерей). Характеристики такой пирамиды приведены в табл. 3.13.1.

А следующий пример (рис. 3.13.4) касается реальных данных о биомассе нескольких видов млекопитающих в североамериканском листопадном лесу. Как вы можете увидеть, наивысшую биомассу имеют растительноядные млекопитающие, а наименьшую — плотоядные, что и следовало ожидать, исходя из изложенных здесь соображений.

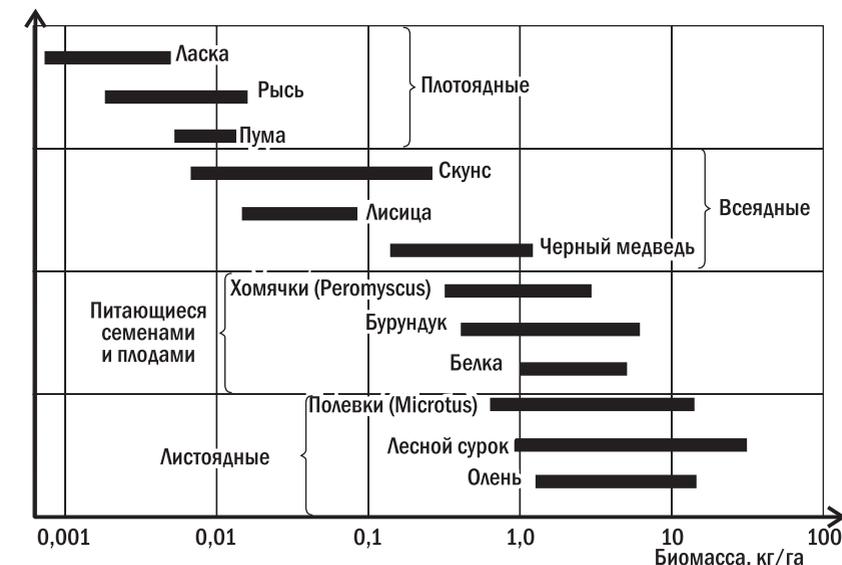


Рис. 3.13.4. Биомасса нескольких видов млекопитающих североамериканского листопадного леса

Таблица 3.13.2
Среднее число трофических уровней в разных биомах (Р. Риклефс, 1977)

Биом	Средняя экологическая эффективность (отношение продуктивности хищника к продуктивности жертвы)	Среднее количество трофических уровней
Открытый океан	25 %	7,1
Морское побережье	20 %	5,1
Степь	10 %	4,3
Тропический лес	5 %	3,2

Как вы поняли, экологические пирамиды не могут быть очень высокими, потому что при переходе с уровня на уровень часть энергии теряется. Однако разные организмы теряют разное количество энергии. В разных сообществах средний уровень экологической эффективности отличается и тесно связан с количеством трофических уровней, как это показано в табл. 3.13.2.

Конечно, экологическая эффективность на разных трофических уровнях сильно отличается, и особенно она низка у основания экологических пирамид. Питание растительной пищей — более сложная биохимическая и физиологическая «задача», чем питание животной пищей. В большинстве наземных экосистем регистрируется избыток растительной пищи. Зато количество растительноядных животных (консументов I уровня) обычно хорошо контролируется плотоядными животными. Избыток организмов на этом уровне будет эффективно «выедаться» организмами следующего уровня.

Согласно гипотезе естественного равновесия, главным регулятором соотношения трофических уровней является вершинный хищник — консумент самого высокого уровня. Значит, в системе с четным числом трофических уровней эффективнее контролируются консументами нечетные уровни (1-й, 3-й, 5-й...), а с нечетным числом уровней — четные. Поскольку в наземных экосистемах труднее всего контролировать именно первый уровень, уровень продуцентов, можно ожидать, что в наземных системах чаще должно наблюдаться нечетное число трофических уровней. Наблюдения подтверждают это предположение.

3.14. (дополнение) Фауна и флора

Описывая живой мир определенных территорий, часто используют понятия «фауна», «флора» и ряд аналогичных им.

Флора — совокупность видов растений, приуроченных к определенному географическому пространству. Состав флоры определяется как современными условиями, так и геологическим прошлым. **Растительность** — совокупность всех растительных сообществ на определенной территории. **Растительный мир** — совокупность всех растительных организмов. В состав флоры часто включают и совокупность видов грибов, однако на современном этапе лучше говорить о **микобиоте**.

Когда речь идет о разнообразии животных, понятию «флора» соответствует понятие «**фауна**» (которое отражает качественный аспект), растительному миру — **животный мир**, а растительности — **животное население** (количественный аспект).

Флора, растительность, фауна и животное население могут быть охарактеризованы по таксономической, хронологической, биоморфологической, экологической и ценоценологической структурам.

Для всякого вида или таксона можно выделить **ареал** — область земной поверхности, в которой проходят все этапы жизненного цикла. Выделяют первичные (автохтонные) и вторичные ареалы, а также современные и потенциальные ареалы. По их конфигурации различают сплошные, дизъюнктивные, прерывистые и пятнистые ареалы. По особенностям использования ареалов в течение жизненного цикла выделяют репродукционные, трофические, зимовочные и летовочные ареалы. По динамике выделяют расширяющиеся, сокращающиеся и пульсирующие ареалы.

3.15. (дополнение) Учение о консорциях

В постсоветской экологии зачастую существенное значение придается **консорциям** — функционально-структурным единицам биогеоценоза (сообщества). Понятие независимо предложено в 1951 году В.Н. Беклемишевым и в 1952 году Л.Г. Раменским.

Раменский: консорции — это «сочетания разнородных организмов, тесно связанных друг с другом в их жизнедеятельности известной общностью их судьбы» (Л.И. Номоконов, 1989).

Беклемишев ввел термин «консорций», рассматривая его как совокупность организмов, связанных с одной особью вида-эдификатора. В.В. Мазинг предложил выделять в составе консорции концентры. Особи первого концентри связаны с эдификатором прямо, второго — опосредованно через членов первого концентри и т.д. Наиболее характерны связи эдификатора с членами первого концентри; для лесобразующих пород деревьев число видов первого концентри может быть порядка 1000.

Дальнейшее развитие учения о консорциях привело к разделению консорций, развивающихся на живых и на неживых организмах, на автотрофы и на гетеротрофы. Консорции, в центре которых находятся автотрофы, можно считать полночленными, прочие — неполночленными. Обычно рассматриваются популяционные консорции (совокупности связанных популяций), но могут рассматриваться и индивидуальные консорции.

Н.В. Дылис: «С биогеоценоценологической точки зрения, консорции есть функциональные структуры биоты, отражающие в своей совокупности разнообразие путей перемещения и трансформации веществ и энергии от первичных продуцентов биогеоценоза ко всем в нем участвующим консументам и деструкторам» (Л.И. Номоконов, 1989).

3.16. (дополнение) КПД экосистем и энергетические субсидии

Важным показателем, отражающим совершенство разнообразных технических устройств, является их КПД — коэффициент полезного действия, показывающий отношение преобразованной энергии к затраченной. В силу первого начала термодинамики КПД не может превышать 100%, а в силу второго — даже достигнуть уровня 100% (у природы нельзя выиграть; с ней даже нельзя сыграть вничью).

Мы привыкли думать, что естественные системы совершеннее искусственных. Однако если мы оценим КПД экосистемы, он покажется нам ужасающе малым. Мы говорили, что в чистую первичную продукцию растений преобразуется около 0,1% падающего на поверхность Земли солнечного излучения. Значит ли это, что КПД экосистем составляет

около одной десятой процента и технические устройства оказываются намного более эффективными?

Конечно, нет: когда речь идет о технике, при расчете КПД не принимаются во внимание ни затраты на поддержание устройства в рабочем состоянии, ни, тем более, затраты на его производство. Высчитывая КПД двигателя, мы считаем само самым разумным то, что где-то существует техник, который поддерживает этот двигатель в рабочем состоянии, и когда-то существовал слесарь, который этот двигатель сделал. Затраты на техника и слесаря мы попросту не включаем в расчет. Технические системы сохраняются за счет мышечной и топливной энергии. В отличие от технических устройств, природные биосистемы сами себя воспроизводят и поддерживают.

Впрочем, и экосистемам можно помочь затратами энергии «со стороны». Чтобы сорняки не забили пшеницу на пшеничном поле, человек прилагает дополнительные затраты энергии. В примитивном сельском хозяйстве эта энергия может быть мышечной (например, затраты на прополку), а в современной потребности в энергии обеспечиваются в основном благодаря использованию ископаемого топлива. Это за счет ископаемого топлива производятся удобрения и пестициды, движутся по полю трактора и комбайны, подается вода... Речь идет об **энергетических субсидиях** — энергии, полученной из дополнительного источника, которая уменьшает затраты на самоподдержание экосистемы и увеличивает долю энергии, переходящую в продукцию. Чаще всего мы можем столкнуться с энергетическими субсидиями в искусственных экосистемах: например, на полях. Впрочем, существуют и естественные субсидируемые экосистемы, например, поросшие густой растительностью мелководий в тропиках (такие мелководья называют маршами). Высокая продуктивность этих систем связана, кроме всего прочего, с тем, что энергия приливов и отливов перемешивает в них среду, подносит биогены и обеспечивает нормальный газообмен.

В соответствии со сказанным, можно выделить 4 различных типа экосистем. Несубсидируемые природные, субсидируемые природные и субсидируемые искусственные в основном или исключительно благодаря энергии Солнца, а промышленно-городские существуют за счет энергии ископаемого топлива.

Сорта, к которым переходит интенсивное сельское хозяйство, требуют больших энергетических субсидий. Охота за семенным материалом, используемым в интенсивной культуре передовых стран для использования на собственных приусадебных участках, субсидируемых мышечной энергией, — бессмыслица. Любая субсидия при превышении определенного предела становится стрессовым воздействием.

3.17. (дополнение) Биомы и человеческая культура

Особенности природной среды определяют характерные отношения с ним человеческого общества, а значит, и характерные особенности социума.

Человек сформировался как вид с чрезвычайно пластичным поведением, способный занимать разнообразные экологические ниши (т.е. находится в разных отношениях со средой, выполнять разные роли). Эти роли требуют адекватной социальной организации.

Для примера можно рассмотреть историю Левобережной Лесостепи Украины, хотя бы потому, что в ней расположен Харьков и Харьковский университет, на основе курса экологии в котором написана эта книга. При существующем климате на территории лесостепи могут быть устойчивыми два типа экосистем. Лес требует большего количества воды, чем степь, но лесная почва эффективнее удерживает ее, чем степная. Там, где лес, воды достаточно для леса. Там где степь — для леса воды недостаточно, может быть только степь.

При изменении влажности или температуры климата происходит постепенное изменение границы леса и степи. Засушливый лес сменяется степью, увлажненная степь порастает лесом. Тем не менее, остается широкая полоса, где мозаично чередуются два типа экосистем. Околоводные участки, балки, низменности оказываются облесенными, а участки с песчаной почвой, хорошо прогреваемые склоны — остепненными.

И лес, и степь формируют характерные культуры и типы социума. В лесостепи они встречаются друг с другом.

В степи хорошие почвы, но часты засухи, и растениеводы будут сталкиваться с неустойчивостью урожая. Но степь — почти сплошное пастбище, где оптимально животноводство. Характерный способ жизни — кочевать по широкой степи со стадами. Жилища кочевников — раскладные шатры из шкур. Основа социума — семья с общей собственностью на скот. Семья кочует, взаимодействует с другими семьями и входит в большие племена, имеющие сложную структуру.

В лесу кочевать со стадами негде, но устойчивее урожай. Надо только поле расчистить. Вырубается лес, выжигаются остатки и в течение определенного времени поле сторицей вознаграждает усилия земледельца. Потом плодородие земли падает и нужно расчищать новый участок. Для такой культуры характерны основательные селения с постоянными жилищами из дерева. В окрестностях поселка расчищаются поля. Поддерживать поле может только община, крепко спаянная внутри, но слабо связанная с другими общинами. Единица нижнего уровня структуры может быть даже более крупной, чем у степняков, но ее связь с аналогичными единицами — слабее.

Разный образ жизни порождает массу различий, в частности, разный характер взаимодействия между людьми. Даже связанные общностью происхождения кочевники и земледельцы приобретут серьезные отличия и будут относиться друг к другу негативно. Отличия в морали приводят к острому осуждению противоположной стороны и к конфликту. Мораль каждого общества не распространяется на чужих.

Степняки мобильны. Их форма войны — набег. Собрались группой, быстро появились, ограбили и отступили. Оседлые жители не успеют собраться, и каждая община будет обороняться сама по себе. Почему любимое животное украинцев — свинья? Степняки исповедовали ислам, не ели свинину и не забирали свиней. Естественно, что степняки били лесных жителей и удерживали их внутри лесных массивов. Лесостепь была ничейной зоной, подверженной набегам кочевников. Для лесных жителей характерная форма войны — поход. При объявлении войны каждая община выставляла и обеспечивала сколько-то бойцов, которые отправлялись на ратное дело. Зачастую, пока рать шла к кочевникам, войско тех снималось с места и уходило. Великим подвигом являлось образование такого ополчения земледельцев, которое дошло бы до центра страны степняков и разгромило бы их столицу. В поселениях формировались группы ополчения (позже его назвали казаками), которое охраняло рубежи и собиралось по тревоге. Чтобы защитить основную часть своего народа от набегов, создавались форпосты — выстроенные в защитную линию укрепленные города.

А ведь когда-то лесостепь заселялась быстрее других зон — тут особо благоприятные условия. Первые высокоразвитые земледельческие культуры появились тут несколько тысяч лет назад. Трипольская культура (возрастом 6-7 тысяч лет) в значительной степени существовала в лесостепи. До того, во время ледникового периода, здесь была мамонтовая степь, в которой жили племена охотников на крупных животных. В 3-м веке на западе Харьковской области существовали крупные поселения готов (немецких племен), рабами у которых были славяне. К 12-му веку славяне в большой мере переняли образ жизни готов, но оказались легко поработаны степняками — татаромонголами.

Тем не менее, оседлая культура оказалась более преемственной в цивилизационном плане. Разные народы и племена кочевников вели друг с другом жесткую войну и временами лидер менялся. Почему со временем оседлые культуры победили кочевников, которым раньше проигрывали? Потому что одна и та же площадь может прокормить больше растениеводоов (по преимуществу консументов первого порядка), чем кочевников (консументов второго порядка). Продукцию растениеводства проще запастись, население более устойчиво. Эпидемии лучше распространяются среди мобильных и контактных степняков. Сила славян увеличивалась, и они начали осваивать лесостепь. Одна из важных границ проходила по Северскому Донцу. Чугуев, Змиев, Волчанск — опорные пункты на границе леса и степи. После устойчивого оттеснения кочевников к югу Слободская (потому что вначале — ничейная) Украина начинает заселяться выходцами из разных регионов. Власть особо поощряет заселение южных районов казаками — это ограничивает возможности исторического противника. Окончательная победа над старым противником происходит в 18-м веке, даже в начале 19-го века. Последний форпостом культуры и государственности кочевников был Крым — он хорошо изолирован и защищен. Полный разгром его остатков произошел в середине XX века, во время сталинского выселения крымских татар из Крыма.

Конфликты между принципиально различными культурами продолжаются до сего дня. Так, Россия продолжает вести кровавые столкновения с горцами Кавказа. Это еще один тип культуры, которому нелегко навязывать чуждые для него ценности. В горах очень мало пригодных для жизни мест, население разбито на небольшие группы. Расселяться некуда, каждый род жестко обороняет свою собственность. Наступательная война в горах затруднена, оборона имеет существенное преимущество. Даже небольшой род на своей земле может оказать очень сильное сопротивление.

Условия очень тяжелы, выжить можно только при сильной поддержке. Единица — род, сильно изолированный от любого другого. Связь с родом очень сильна. Смертность очень велика, идет жесткий индивидуальный отбор мужчин. Дожившие до старости пользуются большим уважением, олицетворяя род. Характер войны: затяжные конфликты с обороной своих территорий и героическими вылазками на территорию противника. Конфликты приобретают личную окраску и в случае смерти одной из сторон могут быть продолжены с родом — возникает кровная месть.

Равнинная Чечня была достаточно быстро замирена, а в ее горной части надолго сохранился очаг сопротивления. «Бандформирования», которые поддерживают сопротивление, опираются на традиции социума и поэтому все время имеют поддержку значительной части населения. Действуя преступным образом с точки зрения одной системы ценностей, они находятся в русле традиций с точки зрения другой системы. Сложно ожидать, что для Тамбовской области и горной Чечни будут адекватны одинаковые меры социальной структуры и способы управления. Одна из причин специфического характера власти в Чечне даже в советское время — проникновение родовой (в Чечне — тейповой) структуры во власть.

Итак, у кочевников открытых пространств основная единица — племя, лесных растениеводоов — община, горцев — род. Можно ли говорить, что такая-то культура — хорошая, а такая-то — плохая? Нет. Характер культуры определяется теми факторами, которые лежат до морального выбора. Можно говорить о морали, когда есть выбор, где можно действовать по-разному (ударить или не ударить, украсть или не украсть). Если выбора нет или он предопределен историей, критерии «хорошо» — «плохо» не работают. Можно только говорить, что такие-то элементы данной культуры лучше (или хуже) соответствуют такой-то тенденции; что та или иная культура эффективнее способны развивать ту или иную сторону общественной жизни.

Глава 4. Популяционная экология

4.1. Популяции и их свойства

Как было сказано ранее (табл. 1.5.1), важнейшее свойство, возникающее на уровне популяций, — это их потенциальное бессмертие. Мы, люди, как и все населяющие вместе с нами Землю существа, принадлежим к популяциям, история которых тянется через всю историю жизни на нашей планете. Эти популяции изменялись, приспосабливаясь к меняющимся условиям, разделялись на части и иногда соединялись заново. Огромное количество таких ветвей отмерло, освобождая дорогу сохранившимся. Движение вспять по этому пути, от настоящего к прошлому, показало бы, как эволюционировавшие популяции становятся все более подобными и объединяются воедино, восходя к организмам, населявшим первые экосистемы на Земле.

Понятие «**популяция**» — одно из важнейших в биологии. Как это бывает с ключевыми терминами, оно часто используется в различных смыслах.

К определению понятия «популяция», по Трояну, возможны формальный, конкретный и теоретический подходы.

Формальный: «популяция — группа живых особей, выделяемых в рамках пространства и времени» (Р. Перл, 1937).

Конкретный — примерно то же самое, но в приложении к полю исследования.

Теоретический (генетически-эволюционный). Популяция, как репродуктивная общность. Совокупность особей одного вида, воспроизводящих себя на протяжении ряда поколений, занимающих определенное местообитание и относительно изолированная от других аналогичных совокупностей.

Говоря о популяциях, можно упомянуть также концепцию менделевской популяции — изолированной панмиктической (свободно скрещивающейся) группы.

Популяция — «минимальная самовоспроизводящаяся группа особей одного вида, на протяжении эволюционно длительного времени населяющая определенное пространство, образующая самостоятельную генетическую систему и формирующая собственное экологическое пространство» (А.В. Яблоков).

С точки зрения теории систем, основанием для выделения системы того или иного уровня должно служить наличие у нее свойств, отсутствующих на уровне ее разрозненных частей — эмергентных свойств. С этой точки зрения можно считать наиболее удачным для определения популяции подход, приведенный (но не разделяемый) А.В. Яблоковым: **популяция — «пространственно единая группа особей одного вида, как целое реагирующая на действие различных факторов, форма существования вида в конкретных условиях»**. Следствием этого свойства популяции является сходство приспособлений составляющих ее особей. Среди объединяющих популяцию критериев можно назвать совместное существование индивидов, единообразие их приспособлений к среде, единство сезонных циклов и динамики численности, функциональное единство и генетическое своеобразие. Еще одна интересная особенность популяции как уровня организации биосистем — то, что она обладает собственной эволюционной судьбой.

«Несколько лет назад, весной, автор этих строк оказался во время нереста остромордых лягушек возле небольшого нерестового водоема — пруда среди

заросших дубами холмов. Это были сумерки — «час меж волком и собакой». На мелководье собралось несколько тысяч самцов лягушек. В это время они преображаются благодаря ярко-голубой брачной окраске. Песня самца остромордой лягушки похожа на клочкотание кипящей крупными пузырями воды. Многоголосый хор нескольких тысяч самцов сливался в невероятный гул. Этот объединенный голос тысяч особей разносился по окрестным холмам, созывая неторопливых, разбухших от икры самок...

Подходя к нерестовому котлу, самка находит себе самца и вместе с ним отметывает свою порцию икры. Те самки, которые прибывают позже других, вынуждены нереститься на сплошном поле из кладок. Часть их икринок оказывается оплодотворена молоками (спермой) не «своего» самца, а других — тех, что были отцами соседних кладок икры. Пройдет немного времени — и из икринок выйдут головастики, ферменты вылупления которых превратят в жидкость слизистые икранные оболочки. Даже если за время их развития уровень воды в весеннем пруду упадет, разжиженная икра стечет под уклон к отступившей воде. Ну и пусть десятки тысяч особей (а и головастик, и икринка — это особи!) обсохнут на окраинах пруда — сотни тысяч попадут в воду, где продолжат развиваться. По мере роста они будут обмениваться разнообразными химическими и физическими сигналами. При необходимости те из головастиков, которые опережат прочих, притормозят рост отстающих, чтобы снизить конкуренцию за недостающие ресурсы. В иных случаях, наоборот, рост разновозрастных и неродственных личинок окажется синхронизирован — популяция сама выберет стратегию своего оптимального развития.

Так вот, сумерки, пение лягушек и усталость сместили восприятие подошедшего к нерестовому котлу человека. Он почувствовал, что стоит не перед определенным числом организмов, а перед сущностью более высокого порядка — популяцией. Потенциально бессмертный живой объект находился на одном из ключевых этапов своего годового цикла. Производство новых особей оправдывает потери существующих, ведь только через их поток и смену и осуществляется бытие популяции. Казалось бы, человек не может быть замечен этой сущностью — он ведь находится на более низком уровне бытия, чем она. Тем не менее, когда замороженный человек подошел к одному из нерестовых котлов, поющие лягушки испугались, замолчали и торопливо попрятались на дне. Голос популяции изменился: она заметила чужака и отреагировала на его присутствие...

Вы скажете, такой опыт переживания контакта с сущностью более высокого порядка относится к сфере интересов психиатра, а не биолога? Вы, конечно, правы. Но, поверьте ли, такой опыт очень помогает представить себе популяцию единым целым, а не совокупностью отдельных особей...» (Д.А. Шабанов, 2007).

Рассматривая, как особи определенного вида населяют какую-то территорию, зачастую можно увидеть, что существует целая иерархия уровней популяций, причем популяции более низкого уровня являются частями более крупных популяций. Например, в реки Дальнего Востока России заходят на нерест лососевые рыбы. Исследование их биохимических особенностей позволяет определить определенные маркеры, присущие нерестовым стадам, характерным для безымянных притоков горных речушек, где они мечут икру. Малек, выведшийся в этом месте, если ему повезет, вернется со временем на нерест именно сюда. Локальное нерестовое стадо является популяцией низкого уровня. Кроме того, можно убедиться, что особи, принадлежащие ко всем нерестовым стадам, размножающимся в какой-то реке, находятся в

более близком родстве друг с другом, чем рыбы из разных рек. Лососевые рыбы данного вида из бассейна одной реки образуют популяцию более высокого уровня.

Некоторые виды тихоокеанских лососей нерестятся и в азиатских реках, на территории России, и в американских, на территории Канады и США. Азиатские и американские стада таких рыб тоже являются популяциями. Наконец, популяцией самого высокого уровня является вид — вернитесь к генетико-эволюционному определению популяции, которое мы дали в начале данного параграфа, и убедитесь, что вид вполне ему соответствует.

Итак, в иерархии биосистем популяционному уровню организации может соответствовать несколько «этажей». Их количество зависит от особенностей популяционной биологии данных видов: характера их размножения, миграции и образования пар.

Для многих организмов, населяющих фрагментированную среду, характерно образование метапопуляций. **Метапопуляция** — длительно существующая совокупность **субпопуляций**, каждая из которых может существовать лишь недолгое время. Единство метапопуляций поддерживается обменом особями-мигрантами между субпопуляциями. Представьте себе долину, в которой возникают и исчезают временные водоемы. В каждом из таких водоемов в течение какого-то времени существует субпопуляция лягушек. С исчезновением водоема обитавшие в нем особи переходят в состав других групп. Хотя каждая из локальных групп существует лишь недолгий срок, объединяющая их метапопуляция способна существовать в течение неограниченного времени.

Если рассматриваемая популяционная система населяет определенный биогеоценоз (т.е. «экосистему в границах фитоценоза»), для ее обозначения можно использовать термин «**ценопопуляция**», особенно часто применяемый при изучении распространения растений. Если популяция состоит из групп особей, занимающих разные ниши (например, наземных взрослых особей и водных личинок и т.п.), к ее частям применимо введенное В.Н. Беклемишевым понятие «**гемипопуляции**».

4.2. Характеристики популяций

Популяции состоят из множества особей. Особенности их состава изучает **демография** (буквально — народописание), наука, методы которой развивались в первую очередь при описании динамики численности и состава поселений человека. Демографические характеристики популяций можно разделить на две группы: статические и динамические. **Статические характеристики популяций** могут быть определены для конкретного момента времени; примером такой характеристики может быть численность популяции. Как бы быстро ни изменялась эта величина, в любой момент мы могли бы установить, сколько особей входит в состав той или иной популяции. К этой категории, кроме численности популяций, относится ее состав (соотношение в ней особей разного возраста и пола), плотность (отношение численности популяции к занимаемой ею площади или объему), характерное распределение особей в пространстве и некоторые другие параметры.

Численность популяции может определяться различными способами. Для определения поголовья крупных, хорошо заметных организмов, образующих

скопления на относительно небольших территориях, используют прямой подсчет. Так можно подсчитать колониально гнездящихся птиц (грачей, уток), копытных (северных оленей). В некоторых случаях эффективен способ мечения. При этом животных метят и выпускают туда же, где они были пойманы. Через некоторое время производят новый отлов в том же месте, и по доле меченых особей от общего числа отловленных особей определяют численность популяции. Так определяют численность земноводных, мелких птиц, мышевидных грызунов и многих других животных.

Но зачастую невозможно определить общую численность организмов прямым подсчетом особей. При этом приходится довольствоваться отбором проб и подсчетом количества особей в них. При этом речь идет о **плотности** — числе особей, приходящихся на единицу пространства. Плотность наземных организмов выражают на единицу площади, а популяций планктонных организмов — на единицу объема водной толщи. Иногда плотность оценивают как число встреч на маршруте. Так оценивают птиц по пению в весенний период, млекопитающих по следам в зимний период.

Другой статической характеристикой является **пространственное распределение** особей и их групп. Выделяют три основных типа пространственных распределений: случайное, регулярное и групповое. При **случайном распределении** нахождение каждой особи никак не зависит от расположения других особей. В природе оно встречается довольно редко.

Регулярное распределение наблюдается в том случае, когда между особями действуют силы отталкивания (например, для них характерна защита индивидуальной территории). В густом ельнике стволы отдельных деревьев удалены друг от друга на расстояние максимум двух крон, а одиноко стоящее дерево затеняет пространство вокруг ствола, предотвращая рост проростков и, соответственно, появление новых особей этого вида. Такое размещение часто встречается и в искусственно созданных экосистемах (парках, агро-системах).

При **групповом** (пятнистом, агрегированном) **распределении** вероятность нахождения пустых участков и участков с несколькими особями намного выше, чем при случайном распределении. Ярким его примером является расположение травянистых растений на болоте, когда они занимают возвышенные участки, образуя «пятнистые» скопления. Как и расположение отдельных особей, распределение групп может также быть случайным, регулярным или пятнистым.

Приведенным выше перечнем статические характеристики популяций не исчерпываются. Например, видам, для которых характерна внутривидовая иерархия (порядок подчинения), важна иерархическая структура популяций — отражение статуса отдельных особей и их отношений друг с другом. А какие процессы приводят к изменению статических (т.е. вовсе не неизменяемых!) характеристик популяции? Рождаемость, смертность, миграции — **динамические характеристики**. Природа этих параметров такова, что они могут быть измерены только для определенного промежутка времени. Важнейшие динамические характеристики популяции могут быть объединены в следующую простую формулу:

Изменение численности = (рождаемость + иммиграция) — (смертность + эмиграция)

При рассмотрении изменения численности необходимо также учитывать продолжительность жизни особей рассматриваемой популяции. Для организмов каждого вида существует некая максимальная продолжительность жизни особей. Она чаще всего необходима как крайняя точка при построении кривых выживания и демографических таблиц. Так у бактерий она может составлять десятки минут, а у древесных растений — десятки столетий.

4.3. Демографические таблицы, пирамиды и кривые выживания

Как мы сказали, важнейшими статическими характеристиками популяции являются ее половой состав (соотношение особей разного пола) и возрастной состав (соотношение особей разного возраста). Эти параметры принято описывать с помощью **демографических таблиц**. Первая такая таблица была построена основателем демографии Джоном Грантом в XVII веке на основании данных о смертности жителей Лондона, которые церковные приходы собирали, чтобы вовремя обнаруживать начало эпидемий чумы.

Демографические таблицы удобны для наблюдения за динамикой рождаемости и смертности в разных возрастных и (или) половых группах. Одним из способов их построения (табл. 4.3.1) является наблюдение за судьбой определенной группы особей (когорты), рожденных за короткий промежуток времени, и регистрация возраста наступления смерти всех членов когорты.

Но чаще в демографии пользуются иным методом: определением смертности в разных возрастных группах в течение какого-то периода наблюдений (табл. 4.3.2). Зная численность отдельных групп, можно рассчитать смертность

Таблица 4.3.1

Демографическая таблица популяции морского желудя (*Balanus glandula*) — представителя усонгих ракообразных (Connell, 1970 по Гилярову, 1987)

Возраст, годы	Число живых особей в момент учета	Доля особей, доживших до начала возрастного интервала	Число особей, погибших в течение интервала	Смертность в интервале	Ожидаемая продолжительность жизни доживших особей, лет
0	142	1000	80	0,563	1,58
1	62	0,437	28	0,452	1,97
2	34	0,239	14	0,412	2,18
3	20	0,141	4,5	0,225	2,35
4	15,5*	0,109	4,5	0,290	1,89
5	11	0,077	4,5	0,409	1,45
6	6,5*	0,046	4,5	0,692	1,12
7	2	0,014	0	0,000	1,50
8	2	0,014	2	1,000	0,50
9	0	0,0	-	-	-

* В эти годы учет не проводился. Эти данные в таблице представляют средние значения оценок предыдущих и последующих годов.

для каждого возраста. Этот метод позволяет оценить смертность и выживаемость у видов с большой продолжительностью жизни, даже используя только статистические данные, относящиеся к небольшому промежутку времени.

На основании демографических таблиц строят **демографические пирамиды**. На вертикальной шкале откладывают возрастные интервалы, по левой стороне, в виде столбчатой диаграммы, — численность самцов, по правой — самок. При этом наглядным становится различие смертности в разных возрастных категориях и у разных полов.

Демографические пирамиды помогают зримо представить историю популяции. Рассмотрите такую пирамиду для населения России (рис. 4.3.1). Вы можете увидеть, например, как на ней отражается снижение рождаемости во время Великой Отечественной войны. «Эхо» этих событий проявилось даже через поколение и, в меньшей степени, через два. Количество людей, которые по своему возрасту являются детьми и внуками тех, кто появлялся

Таблица 4.3.2
Демографическая таблица женского населения Канады в 1980 г.
(Krebs, 1985, по Гилярову, 1987)

Возрастная группа	Количество человек в каждой возрастной группе	Количество умерших в каждой возрастной группе	Смертность в расчете на 1000 человек
0-1	173 400	1 651	9,52
1-4	685 900	340	0,5
5-9	876 600	218	0,25
10-14	980 300	234	0,24
15-19	1 164 100	568	0,49
20-24	1 136 100	619	0,54
25-29	1 029 300	578	0,56
30-34	933 000	662	0,71
35-39	739 200	818	1,11
40-44	627 000	1 039	1,66
45-49	622 400	1 664	2,67
50-54	615 100	2 574	4,18
55-59	596 000	3 878	6,51
60-64	481 200	4 853	10,09
65-69	413 400	6 803	16,07
70-74	325 600	8 421	25,86
75-79	235 100	10 029	42,66
80-84	149 300	10 824	72,5
85 и более	119 200	18 085	151,7

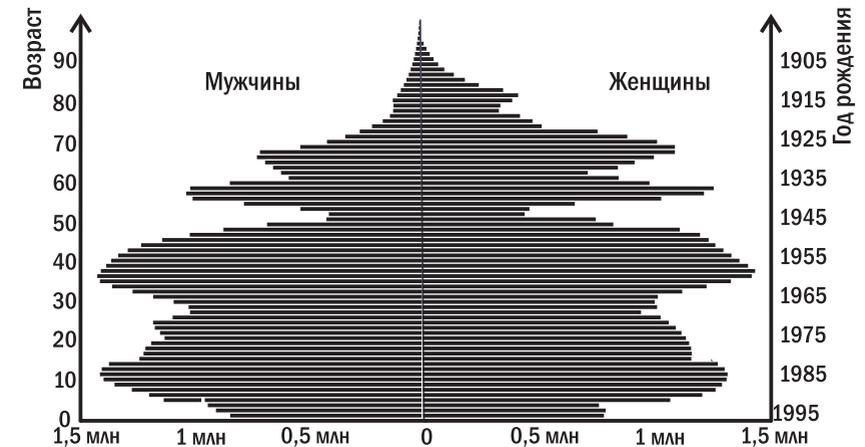


Рис. 4.3.1. Демографическая пирамида населения России состоянием на 1996 год

на свет во время войны, оказывается меньше численности близких к ним возрастных групп.

Демографические таблицы дают материал для построения **кривых выживания**. Такой способ графического представления зависимости доли сохранившихся в живых особей от их возраста в 20-х годах прошлого века предложил Роберт Перль. Он выделил три основных типа кривых выживания (рис. 4.3.2).

Кривая I типа (типа дрозофилы) имеет выпуклую форму. Она описывает ситуацию, когда высокая смертность наблюдается в зрелом возрасте. Это характерно для дрозофил, поденок и других насекомых, которые вскоре после выхода из куколки оставляют потомство и погибают. К кривой I типа приближаются кривые выживания крупных млекопитающих.

Кривая II типа (типа гидры) характерна для организмов с равномерной смертностью в любом возрасте. На графике этому соответствует прямая линия. Такие типы кривых характерны для рыб, пресмыкающихся, птиц, травянистых многолетних растений и т.д., с единственной оговоркой, что отсчет ведется от организмов, уже прошедших наиболее уязвимые стадии своего развития.

Кривая III типа (типа устрицы) имеет вогнутую форму. Она характерна для организмов, которые в основном гибнут на начальных этапах своей жизни. Устрицы ведут прикрепленный образ жизни во взрослом состоянии, а личинка у них планктонная. Именно в этот период

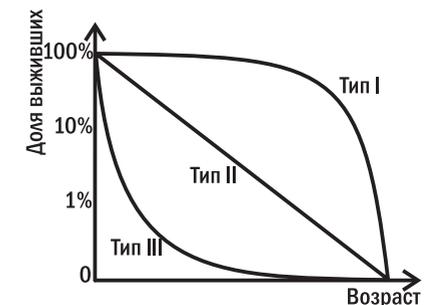


Рис. 4.3.2. Три типа «идеальных» кривых смертности по Перлю

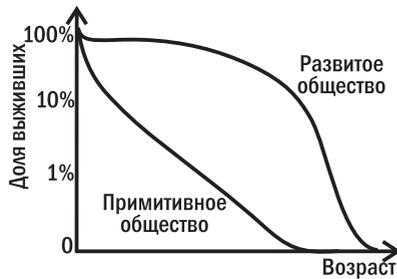


Рис. 4.3.3. Типы кривых выживания в примитивном и развитом обществе

они наиболее уязвимы. У особей, удачно прошедших личиночную стадию, шанс выжить сильно повышается. Такой тип кривых выживания характерен для многих животных с высокой плодовитостью и отсутствием заботы о потомстве.

Реальные кривые выживания являются сочетанием этих типов. Кривая человека выпукла, относительно приближаясь к первому типу, однако в разных случаях может иметь разную форму (рис. 4.3.3).

4.4. Экспоненциальный и логистический рост численности популяции

В 1536 г. испанский аделантадо Педро де Мендоза, закладывая город Буэнос-Айрес, привез в аргентинские пампы 20 коров и 72 лошади. Спустя три года поселение было сожжено дотла индейцами, и испанцы его покинули. Лошади и коровы оказались предоставлены сами себе. Они размножились в пампах, и к 1700 г. численность популяции коров и популяции лошадей достигли миллиона голов каждая. Испанские мореплаватели XVI и XVII вв. систематически завозили на океанические острова коз, чтобы обеспечить себе пропитание на случай кораблекрушения. Один такой путешественник, Хуан Фернандес, завез пару коз на острова Тихого океана вблизи побережья Чили, — острова, которые затем были названы его именем. В 1704 г., когда Александр Селкирк (послуживший Даниэлю Дефо прототипом Робинзона Крузо) был оставлен на этих островах капитаном его корабля, численность стада коз, которым дала начало эта пара, превышала 10 000, и стадо существует до сих пор (О. Солбриг, Д. Солбриг, 1982).

Прирост популяции пропорционален ее численности, и поэтому, если рост популяции не ограничивают никакие внешние факторы, популяция растет ускоренно. Опишем этот рост математически.

Прирост популяции пропорционален численности особей в ней, то есть $\Delta N \sim N$, где N — численность популяции, а ΔN — ее изменение за определенный период времени. Если этот период бесконечно мал, можно написать, что $dN/dt = rN$, где dN/dt — изменение численности популяции (прирост), а r — **репродуктивный потенциал**, переменная, характеризующая способность популяции увеличивать свою численность. Приведенное уравнение называется **экспоненциальной моделью** роста численности популяции. (рис. 4.4.1).

Величину r называют иногда мальтузианским параметром. Английский священник Томас Мальтус был первым, кто обратил внимание на то, что численность населения растет в геометрической прогрессии. Именно знакомство с его работой подтолкнуло и Чарльза Дарвина, и Альфреда Уоллеса к догадке о том, что потомство любых организмов должно «прореживаться» естественным отбором.

Как легко понять, с ростом времени численность популяции растет все быстрее, и достаточно скоро устремляется к бесконечности. Естественно, никакое местообитание не выдержит существования популяции с бесконечной численностью. Тем не менее, существует целый ряд процессов популяционного роста, который в определенном временном промежутке может быть описан с помощью экспоненциальной модели. Речь идет о случаях нелимитированного роста, когда какая-то популяция заселяет среду с избытком свободного ресурса: коровы и лошади заселяют пампу, мучные хрущаки — элеватор с зерном, дрожжи — бутылку виноградного сока и т.д.

Естественно, экспоненциальный рост популяции не может быть вечным. Рано или поздно ресурс исчерпывается, и рост популяции затормозится. Каким будет это торможение? Практическая экология знает самые разные варианты: и резкий взлет численности с последующим вымиранием популяции, исчерпавшей свои ресурсы, и постепенное торможение прироста по мере приближения к определенному уровню. Проще всего описать медленное торможение. Простейшая описывающая такую динамику модель называется **логистической** и предложена (для описания роста численности популяции человека) французским математиком Ферхюльстом еще в 1845 году. В 1925 году аналогичная закономерность была заново открыта американским экологом Р. Перлем, который предположил, что она носит всеобщий характер.

В логистической модели вводится переменная K — **емкость среды**, равновесная численность популяции, при которой она потребляет все имеющиеся ресурсы. Прирост в логистической модели описывается уравнением $dN/dt = rN \times (K - N)/K$ (рис. 4.4.2).

Пока N невелико, на прирост популяции основное влияние оказывает сомножитель rN и рост популяции ускоряется. Когда становится достаточно высоким, на численность популяции начинает оказывать основное влияние сомножитель $(K - N)/K$ и рост популяции начинает замедляться. Когда $N = K$, $(K - N)/K = 0$ и рост численности популяции прекращается.

При всей своей простоте логистическое уравнение удовлетворительно описывает много наблюдаемых в природе случаев и до сих пор с успехом используется в математической экологии.

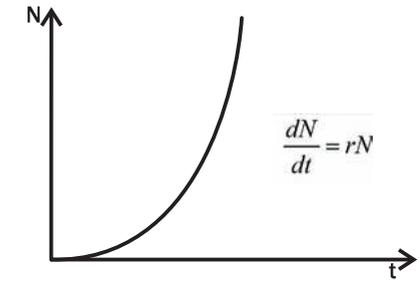


Рис. 4.4.1. Экспоненциальный рост

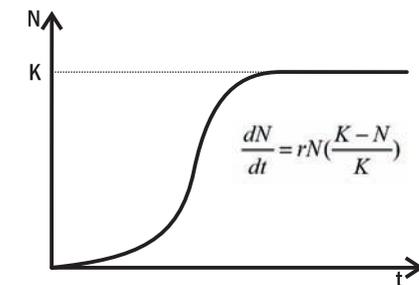


Рис. 4.4.2. Логистический рост

4.5. Модель Лотки-Вольтерра

В 1925 году известный итальянский математик Вито Вольтерра, беседуя за обедом со своим будущим зятем, ихтиологом по специальности, заинтересовался популяционной динамикой рыб. Например, он узнал, что снижение вылова рыбы во время первой мировой войны привело к увеличению доли хищной рыбы в уловах. Результатом осмысления таких фактов стали предложенные им модели для описания внутривидового взаимодействия.

«Системы, изученные Вольтерра, состоят из нескольких биологических видов и запаса пищи, который используют некоторые из рассматриваемых видов. О компонентах системы формулируются следующие допущения.

1. Пища либо имеется в неограниченном количестве, либо ее поступление с течением времени жестко регламентировано.

2. Особи каждого вида умирают так, что в единицу времени погибает постоянная доля существующих особей.

3. Хищные виды поедают жертвы, причем в единицу времени количество съеденных жертв всегда пропорционально вероятности встречи особей этих двух видов, т.е. произведению количества хищников на количество жертв.

4. Если имеются пища в неограниченном количестве и несколько видов, которые способны ее потреблять, то доля пищи, потребляемая каждым видом в единицу времени, пропорциональна количеству особей этого вида, взятого с некоторым коэффициентом, зависящим от вида (модели межвидовой конкуренции).

5. Если вид питается пищей, имеющейся в неограниченном количестве, прирост численности вида за единицу времени пропорционален численности вида.

6. Если вид питается пищей, имеющейся в ограниченном количестве, то его размножение регулируется скоростью потребления пищи, т.е. за единицу времени прирост пропорционален количеству съеденной пищи.

Перечисленные гипотезы позволяют описывать сложные живые системы при помощи систем обыкновенных дифференциальных уравнений» (Г.Ю. Ризниченко, 1999).

По своей сути модели Вольтерра оказались близки к модели, которую Лотка предложил в 1925 году для описания кинетики цепных химических реакций (где продукт одной реакции служит субстратом для следующей).

В нашем учебнике мы изложим модель Лотки-Вольтерра в той ее форме, в которой она развивает логистическую модель. Рассмотрим, например, два вида, А и В, которые являются конкурентами и используют один и тот же ресурс. Опишем динамику этих видов с помощью логистических уравнений, но учтем в них как ограничения емкости среды, связанные с изъятием ресурсов особями своего вида, так и аналогичное воздействие со стороны особей чужого вида.

Что показывает сомножитель в правой части логистического уравнения: $(K-N)/K$? Что по мере роста численности (N) для популяции остается доступной все меньшая часть емкости среды (K). Но если доступные ресурсы отнимают не только особи одного вида, но и особи вида-конкурента, этот эффект тоже можно учесть в модели, введя в уравнение для вида А элементы, описывающие влияние вида В. Но вид В находится в аналогичном положении — часть его ресурсов забирают особи вида А!

Поскольку виды отличаются друг от друга, количество ресурсов, изымаемых их особями, будет различным. Введем коэффициент β , показывающий,

сколько особей вида В потребляет то же количество ресурсов, что и одна особь вида А. Аналогично введем коэффициент α , который покажет, сколько особей вида А потребляет такое же количество ресурсов, как и одна особь вида В. Тогда, обозначая подстрочными символами А и В значения соответствующих величин для двух видов, можно написать систему из двух взаимосвязанных уравнений.

$$\begin{cases} \frac{dN_A}{dt} = r_A N_A \frac{K_A - N_A - \beta N_B}{K_A} \\ \frac{dN_B}{dt} = r_B N_B \frac{K_B - N_B - \alpha N_A}{K_B} \end{cases}$$

Модель Лотки-Вольтерра сыграла исключительную роль в развитии математической экологии. Как легко понять, на ее основе можно построить множество иных, более сложных моделей. Например, они могут описывать взаимосвязь не двух, а большего количества ресурсов. Параметр K для каждого из видов может быть неизменным, а может и меняться по какому-то закону (например, в зависимости от изменения погоды или смены времен года). Реакция одного вида на изменение численности другого может происходить с большей или меньшей задержкой и т.д. Приведенные здесь несложные уравнения — достаточно мощный инструмент для исследования естественных процессов!

4.6. Классификация отношений между популяциями

Хищничество, паразитизм, конкуренция... Отношения между биосистемами какого уровня описывают эти понятия? Обычно мы подразумеваем под ними взаимоотношения между организмами, хотя правильнее рассматривать их как взаимодействия между популяциями. Именно популяция — это потенциально бессмертная биосистема, способная к эволюции. «Мышьющая» лисица поймала и съела полевку. Что это, случайность или проявление закономерного процесса? Если лисы постоянно едят полевок, такое взаимодействие представляет интерес для экологии. Единичное взаимодействие можно описать и на уровне организмов (хотя после того, как полевка была съедена, она перестала существовать как организм). Постоянную взаимосвязь можно представить как отношение между двумя популяциями. А может, это взаимодействие правильнее описывать на уровне видов? Скорее всего, нет — хотя бы потому, что на значительной части ареала лис нет тех или иных видов полевок; с ними взаимодействует не вид Лисица обыкновенная, а отдельные популяции этого вида.

Классифицировать отношения между популяциями непросто, они очень разнообразны и связаны массой переходов. Различные авторы используют разные классификации.

Классифицировать отношения между видами по влиянию, которое они оказывают друг на друга, предлагал, например, известный американский эколог Юджин Одум. Он выделял три типа отношений популяций друг с другом:

положительное влияние (+), отрицательное влияние (-) и отсутствие влияния (0). Однако корректно определить, что такое «положительное» или «отрицательное» влияние нелегко. Например, влияние популяции хищника на популяцию жертвы в каком-то смысле отрицательное, а в каком-то — положительное.

К примеру, одним из немногих видов животных, численность которых не контролируется хищниками, являются африканские слоны. Хотя зарегистрированы случаи убийства и поедания слонов львами, взрослый слон — настолько крупная добыча, что становится недоступной практически для любого хищника. Однако так было не всегда. В недавнем геологическом прошлом (когда в Африке обитало большее количество крупных растительноядных млекопитающих, в том числе, относящихся к отряду Хоботные) численность слонов регулировалась саблезубыми кошками. Позже эту роль взяли на себя коренные африканские племена охотников на слонов. Еще позже эту же функцию выполняли вооруженные огнестрельным оружием браконьеры. А в конце XX века слонов, наконец, взяли под охрану. Созданы крупные национальные парки, где слоны могут чувствовать себя в безопасности. Как ни удивительно, выяснилось, что работники таких национальных парков должны проводить периодические отстрелы слонов! Дело в том, что слоны так влияют на окружающую среду, что, размножившись выше определенного предела, способны уничтожать всю древесную растительность в саванне и редколесье, подрывая тем самым ресурсную базу собственного существования! Ограничивая численность слонов, хищники могли бы тем самым повысить устойчивость существования этого вида.

Так как ответить: положительное или отрицательное влияние в данном случае оказывает истребление хищниками (или отстрел)? В краткосрочной перспективе — отрицательное (гибель слонов), в долгосрочной — положительное (стабилизация их динамики). Именно для того, чтобы не запутаться в таких подходах, можно использовать формальный, но надежный способ разделения типов взаимодействия между популяциями, основанный на модели Лотки-Вольтерра: по тому, как изменится численность одной популяции в ответ на изменение численности другой.

Как вы помните, в приведенной в предыдущем пункте форме записи модели Лотки-Вольтерра коэффициенты α и β описывают влияние особей одного вида на особей другого. В рассмотренном выше случае конкуренции мы вычитали из емкости среды для одного вида численность другого вида, умноженную на соответствующий коэффициент. Можно поставить перед коэффициентами знак «+», но считать, что они имеют положительный знак, когда возрастание численности одного вида приводит к возрастанию численности другого, и отрицательный, если за возрастанием численности одного вида следует снижение численности другого.

$$\begin{cases} \frac{dN_A}{dt} = r_A N_A \frac{K_A - N_A + \beta N_B}{K_A} \\ \frac{dN_B}{dt} = r_B N_B \frac{K_B - N_B + \alpha N_A}{K_B} \end{cases}$$

Их смысл таков: как изменится (в ближайшей перспективе) численность одного вида в ответ на изменение численности другого. Положительный знак означает, что на возрастание численности одного вида второй вид ответит увеличением численности, а отрицательный — что ответит снижением. Нежелательно характеризовать эти отношения как «положительные» и «отрицательные» вообще, в долгосрочной перспективе. Например, на возрастание численности хищника жертва отвечает снижением своей численности. Тем не менее, в эволюционной перспективе жертва «заинтересована» в том, чтобы ее численность регулировали хищники, а не, предположим, недостаток ресурсов или паразиты.

На описанных основаниях можно выделить 6 основных форм взаимодействия между видами. Кроме того, некоторые из этих форм можно разделить на дополнительные, как это показано в табл. 4.6.1. Значение приведенных в этой таблице терминов будет подробнее разъяснено позже.

Несколько слов следует сказать о термине «симбиоз», который по своей этимологии означает «совместную жизнь». Разные авторы используют его в разных смыслах. Иногда им обозначают любое сожительство, иногда — только взаимовыгодное, иногда — лишь нерасторжимое. В данном курсе этот термин используется в соответствии со смыслом, показанным в табл. 4.6.1. Поскольку смысл этого термина может быть расплывчатым, возможно, лучшее решение состоит в том, чтобы вообще отказаться от его использования в его общей форме. Тем не менее, для взаимовыгодных отношений между организмами, один из которых является средой обитания для других, общепринятым является использование термина «эндосимбиоз».

Поскольку взаимодействия между особями и популяциями в естественных экосистемах бесконечно разнообразны, для их классифицирования можно

Таблица 4.6.1
Классификация отношений между популяциями и видами

Знак		Тип взаимодействия	Подтип
α	β		
-	-	Конкуренция	эксплуатационная (без затрат энергии на взаимодействия)
			интерференционная (с затратой энергии)
+	-	Эксплуатация	голофагия или истинное хищничество
			мерофагия или пастбищное хищничество (питание частями)
			паразитоидность
			паразитизм
+	+	Симбиоз	протокооперация (факультативное, необязательное взаимодействие)
			мутуализм (облигатное, неразрывное взаимодействие)
-	0	Аменсализм	
+	0	Комменсализм	
0	0	Нейтрализм	

использовать и иные подходы, каждый из которых обращает внимание на какой-то один аспект таких взаимодействий.

Прежде всего, взаимодействия следует разделить на прямые и опосредованные. Когда мышкующая лиса ловит полевок, взаимодействие популяций осуществляется благодаря взаимодействию особей. Это **прямое** взаимодействие между популяциями. Когда жуки-скарабеи выкармливают личинок навозом копытных, прямого взаимодействия особей не происходит, но на жуков влияет производимый копытными ресурс. Это **опосредованное через абиотическую среду** взаимодействие между популяциями. Наконец, в результате размножения полевок охотничья активность лис может переключиться на них, что снизит уровень эксплуатации популяции зайцев. Это пример **опосредованных через другие популяции** (или косвенных) взаимодействий.

Мы не в состоянии учесть все последствия того или иного события и активности той или иной популяции. Как круги по воде, вызванные ее активностью, изменения будут распространяться по всей экосистеме. Но, как и круги на воде, в большинстве случаев эти последствия будут становиться все менее и менее выраженными. Именно поэтому в курсах экологии чаще всего рассматриваются прямые и опосредованные через абиотическую среду взаимодействия. Для того, чтобы учитывать взаимодействия, опосредованные другими популяциями или цепочками таких популяций, адекватнее всего использовать математические модели.

Оригинальная классификация отношений между видами предложена российским зоологом В.М. Беклемишевым. Им выделялись **топические связи** (выражающиеся в изменении среды обитания; сфагнум закисляет почву и делает ее благоприятной для росянки), **трофические связи** (питание особей одного вида особями другого, а также их остатками и продуктами жизнедеятельности); **фабрические связи** (связанные с предоставлением среды или убежища; дятел делает дупла в сосне, а блохи живут в шерсти у собаки) и **форические связи** (перенос особями одних видов особей других).

4.7. Мутуализм

Исходя из определения мутуализма как взаимовыгодных отношений между популяциями, при которых они встречаются в естественных условиях только вместе, можно подумать, что речь идет о каком-то экзотическом явлении. Это далеко не так: например, развитая наземная жизнь существует лишь благодаря мутуалистическим отношениям. Само заселение высшими растениями суши происходило благодаря их тесному взаимодействию с грибами. На остатках девонских растений найдены следы **микоризы** (этимология этого слова означает что-то наподобие «грибокорня»). Минеральное питание наземных растений — сложный процесс, и во многих случаях оно невозможно без грибов. При микоризе гифы грибов охватывают чехлом корни растений, проникают внутрь этих корней или даже внутрь отдельных клеток. Грибы обладают значительно более эффективным механизмом получения минеральных веществ, но ограничены недостатком органики. Растения передают часть синтезированной ими органики гифам гриба, получая от них необходимые соли.

В минеральном питании принимают участие и эндосимбиотические азотфиксаторы, наподобие бактерий *Rhizobium*. На корнях ряда растений (бобовых, ольхи и т.д.) формируются специальные губчатые разрастания, которые населяются бактериями, способными связывать атмосферный азот. Такой процесс приносит пользу не только самому растению, развивающему азотфиксирующие клубеньки, но и другим растениям, так как приводит к обогащению почвы азотом.

Итак, развитый наземный растительный покров — результат мутуализма растений с грибами и бактериями. Но и потребление растительной биомассы в существенной степени связано с процессами из этой категории. Все растительноядные млекопитающие в той или иной степени используют эндосимбиотическую микрофлору своих кишечника. В некоторых случаях бактерии, способные расщеплять целлюлозу и синтезировать незаменимые аминокислоты, селятся в заднем отделе кишечника. Чтобы пользоваться результатами их биохимической активности, таким млекопитающим, как например, грызунам и зайцеобразным, приходится поедать собственные экскременты. Однако наивысшего развития эндосимбиотические комплексы достигают у жвачных парнокопытных. Желудок этих животных состоит из нескольких отделов, один из которых — рубец — является, по сути, микробиологическим ферментером — емкостью для выращивания микроорганизмов.

Микрофлора и микрофауна рубца жвачных весьма сложна и до конца не изучена. Ее существенными компонентами являются как простейшие (например, жгутиконосцы и инфузории), так и бактерии. Результатом работы этого многовидового комплекса является глубокая переработка целлюлозы.

Важным компонентом тропических лесов, обеспечивающим быстрое разрушение отмершей древесины и возвращение входивших в ее состав веществ обратно в круговорот, являются термиты. В кишечнике термитов также обитает сложный комплекс из бактерий и простейших, причем для его эффективной работы необходимо неоднократное поедание термитами экскрементов друг друга.

Естественно, мутуализм распространен не только на суше. Для водных экосистем чрезвычайно характерен мутуализм животных с различными эндосимбиотическими водорослями. Например, благодаря эндосимбионтам существуют и рифообразующие кораллы, и крупнейшие из моллюсков — тридакны.

Наконец, классическим примером мутуализма являются лишайники — лишенообразующие грибы. Эти организмы могут существовать только при условии тесного контакта грибных гиф с клетками цианобактерий или водорослей. Лишенообразующие грибы прошли путь эволюции от паразитирования на фотосинтетических организмах до настоящего мутуализма.

Какие организмы могут стать мутуалистическими? Обязательно существенно различающиеся. Если экологические ниши двух популяций сходны, то есть этим популяциям необходимы одинаковые ресурсы, между ними возникнет конкуренция. Условие, при котором может развиваться мутуализм и протокооперация, — различие ниш. Оптимальной является ситуация, при которой ресурсом для одних организмов являются отходы других, и наоборот.

Чаще мутуализм развивается тогда, когда каждый член мутуалистической пары отдает напарнику менее ценный для себя ресурс, а получает более ценный.

4.8. Протокооперация

Как следует из приведенного выше (см. пункт 4.6) определения, протокооперация — это необязательные взаимовыгодные отношения между двумя популяциями. Связанные этими отношениями виды могут встречаться как вместе, так и порознь.

Вероятно, протокооперация распространена значительно шире, чем об этом принято думать. Эти отношения не заканчиваются классическим школьным примером «симбиоза» — раками-отшельниками, усаживающими на свои раковины актиний.

Зачастую грань между протокооперацией и мутуализмом провести весьма нелегко. К какой категории относится опыление насекомыми цветковых растений? Если наблюдается глубокая специализация между определенными видами, такие отношения надо классифицировать как мутуалистические. Если же одни и те же растения могут опыляться разными насекомыми, а те питаются пыльцой и нектаром разных видов цветковых и могут использовать иную пищу, следует говорить о протокооперации. Иногда наблюдаются промежуточные между этими двумя категориями отношения, когда один из видов может встречаться и без второго, а второй в своем распространении всецело зависит от первого.

Когда фитосоциолог (специалист по растительным сообществам) или зоогеограф изучают характерный видовой состав тех или иных экосистем, они регистрируют следствия протокооперации между многими видами, не регистрируя их непосредственные причины. То, что два вида чаще встречаются совместно, а не порознь, может быть следствием их сходных запросов к среде, а может отражать существование между ними протокооперации.

Рассматриваемое нами отношение может быть связано непрерывным переходом не только с мутуализмом, но и с комменсализмом. В случае взаимовыгодных отношений, выгода, получаемая двумя видами, далеко не всегда является одинаковой. Если для одного из видов отношения становятся практически безразличными, их следует классифицировать как проявление комменсализма.

4.9. Комменсализм

Комменсализмом называются прямые или опосредованные через среду отношения между двумя популяциями, от которых одна — популяция комменсала — получает выгоду (увеличивает свою численность в ответ на увеличение численности партнера), а другая — популяция хозяина — индифферентна к этим отношениям и не зависит от численности комменсала. Из этого определения следует, что выгода, которую получает комменсал, не связана с какими-то специальными затратами со стороны хозяина, а является следствием его нормальной активности или жизнедеятельности. Зачастую комменсализм связан почти непрерывными переходами с протокооперацией (если хозяин

начинает получать выгоду от своего партнера) или с паразитизмом (если хозяин испытывает вред).

Рассмотрим примеры комменсализма, классифицировав их по четырем категориям.

Пища. Комменсал может питаться отмершими хозяевами или их частями, а также отходами их жизнедеятельности. Так, копрофаги питаются пометом более крупных животных, а некрофаги — их трупами. Отшелушивающиеся чешуйки кожи людей являются пищей для разнообразных клещей, живущих в домашней пыли. Песцы питаются объедками белых медведей, а рыбы-лоцманы — объедками акул.

Тщательное исследование отношений между комменсалом и хозяином часто показывает, что активность комменсала может иметь какое-то значение для хозяев. Копытные «заинтересованы» в том, чтобы поверхность почвы была покрыта не их экскрементами, а растениями, а клещи домашней пыли могут вызывать у людей аллергические реакции. Тем не менее, с определенной долей условности такие отношения считают комменсалистскими.

Убежище и защита. В норах сурков живут разнообразные жуки чернотелки, бабочки, жабы, мокрицы и многие другие животные. Воробьи вьют свои гнезда рядом с гнездами орлов и других крупных хищных птиц — те не подпустят к своим (а заодно и к воробьиным) кладкам ворон, которые разоряют гнезда. Рыбы морские утки прячутся между иглами морских ежей. В примерах из этой весьма многочисленной категории комменсал получает от хозяина именно безопасное убежище.

Перемещение. Перемещаясь, животные способны переносить на себе самые разнообразные более мелкие организмы. К примеру, караси могут заселять изолированные водоемы благодаря тому, что их липкая икра способна прилипнуть к ногам и оперению уток и выдерживает обсыхание при перелете утки из водоема в водоем. Ложноскорпионы (мелкие представители замечательной группы паукообразных, некоторые из которых обитают, кроме прочего, в наших жилищах) используют для перемещения мух. Ложноскорпион подкрадывается к мухе, хватая ее за ногу своей клешней и вместе с ней перелетает в новое местообитание. Домовые мухи и прусаки, питающиеся нашей пищей, переносят на своих телах целый комплекс бактерий и грибов.

К этой же категории следует относить явление лоцманирования — сопровождения мелкими активноплавающими животными более крупных. Дело в том, что возле крупного тела, плывущего под водой, возникают турбулентности, облегчающее плавание более мелких тел. И рыбы (в том числе рыбы-лоцманы, давшие название этому явлению), сопровождающие акулу, и дельфины, плывущие рядом с быстроходным кораблем, используют этот эффект.

Широко известен феномен **зоохории** — переноса животными семян растений.

Иногда растения «заинтересовывают» животных, снабжая плоды мясистыми частями, съедобными для потенциальных переносчиков, а иногда просто используют животных, формируя цепкие или клейкие плоды и семена.

Зачастую индифферентность комменсалов для переносящих их хозяев условна, так как связана с некоторыми избыточными затратами на перемещение или очистку поверхности своего тела.

Измененное местообитание. Чаще всего отношения между видами, меняющими среду своего обитания, и теми, кто «пользуется» этими изменениями, не рассматривают в качестве примеров комменсализма, хотя могут быть отнесены к этой категории. К примеру, все специализированные компоненты флоры и фауны коралловых рифов, за исключением тех, которые связаны с кораллами отношениями эксплуатации или конкуренции, являются комменсалами кораллов, а множество характерных видов дубрав — комменсалами дубов.

4.10. Разнообразие форм эксплуатации

...Лодейников прислушался. Над садом
Шел смутный шорох тысячи смертей.
Природа, обернувшись адом,
Свои дела вершила без затей.
Жук ел траву, жука клевала птица,
Хорек пил мозг из птичьей головы,
И страхом перекошенные лица
Ночных существ смотрели из травы.
Природы вековечная давяльня
Соединяла смерть и бытие
В один клубок, но мысль была бессильна
Соединить два таинства ее...
Н.А. Заболоцкий

Понятие «хищник» кажется всем хорошо знакомым. Обыденное сознание считает «хищниками» представителей отряда Хищные из млекопитающих, отряда Соколообразные (или, иначе, Дневные хищные птицы) класса птиц да еще, наверное, акул и крокодилов. Тем страннее осознать, что с экологической точки зрения хищниками являются и охотящаяся на тлей божья коровка, и отфильтровывающая из воды водоросли дафния, и даже росянка, постепенно переваривающая севшего на ее лист комара. Для всех названных организмов характерно то, что они потребляют иные живые организмы и условием потребления этих организмов является лишение их жизни. Естественно, убийство зебры львом куда более драматичное и кровавое событие, чем «убийство» одноклеточных водорослей дафнией, но принципиальной грани между этими событиями нет.

Не отвергая иные классификации, в нашем курсе мы рассмотрим хищничество как часть более широкой категории отношений — **эксплуатации** — и выделим 4 формы эксплуатации: истинное хищничество (голофагия), пастбищное хищничество (мерофагия), паразитоидность и паразитизм.

Голофаги, истинные хищники, убивают жертву сразу, съедают за свою жизнь множество жертв (лев, божья коровка, дафния, кашалот, росянка).

Мерофаги, пастбищные хищники (корова, слепень, медицинская пиявка) обычно съедают только часть жертвы, нанося ей при этом определенный, но не обязательно смертельный ущерб. За свою жизнь мерофаги эксплуатируют многих жертв, с которыми не имеют особо тесных связей.

Паразиты (солитер, ВИЧ, омела белая, тля) тесно связаны со своим хозяином, забирают у него лишь часть его ресурсов и не обязательно причиняют смерть. Их связь с хозяином очень тесна; в типичном случае особь паразита всю свою жизнь связана с одним-единственным хозяином.

Паразитоиды, к которым относятся многие перепончатокрылые (наездники, роющие осы) и некоторые двукрылые, ведут свободный образ жизни, но откладывают свои яйца в жертву, на нее или около нее. Выходящие из яйца личинки поедают жертву заживо, а потом убивают ее: смерть жертвы неизбежна, но отсрочена. С учетом численности насекомых вообще и перепончатокрылых в частности, такая стратегия вовсе не является редкой.

Как вы можете увидеть, в этой классификации «размылись» привычные понятия «хищник» и «паразит». К числу пастбищных хищников мы отнесли и корову, и медицинскую пиявку. Однако как только мы отвлечемся от эмоциональных оценок и, например, попробуем моделировать такие отношения, мы сразу увидим, что отношения коровы и пиявки с их жертвами весьма подобны. Мерофаги перемещаются в пространстве, находя своих жертв и отнимая у них часть их биомассы. Однако когда медицинская пиявка нападает не на пришедшую на водопой корову, а на головастика лягушки, она взаимодействует с ним как истинный хищник: убивает и поедает значительную часть его тела.

В обыденной трактовке понятие «паразиты» включает внутренних и внешних паразитов. В приведенном здесь смысле слова настоящими паразитами являются почти исключительно внутренние паразиты и лишь немногие из внешних. Например, вши тесно связаны со своими хозяевами и относительно редко переходят от одного к другому. И их жизни, и их размножение тесно связаны с телом хозяина. Поэтому вшей можно считать паразитами.

В отличие от вшей, блохи или постельные клопы размножаются не на теле хозяина, а в его «логове» и легко переходят от одного хозяина к другому. Для их питания важен поиск того хозяина, которым они будут питаться в очередной раз. Сказанное позволяет считать этих насекомых мерофагами, пастбищными хищниками.

Легко понять, что выделенные здесь категории эксплуататоров не являются резко ограниченными друг от друга и связаны переходами.

4.11. Хищничество

Важнейшей характеристикой хищников является то, насколько они специализированы на питании определенными видами жертв. Например, обыкновенная лисица — чрезвычайно пластичный хищник, жертвами которого могут быть самые разные мелкие и даже средние по размеру млекопитающие, птицы, пресмыкающиеся, амфибии, самые разнообразные беспозвоночные и немало различных растений. В зависимости от того, какие виды пищи есть в ее местообитании, лисица может питаться и черепахами, и виноградом.

На противоположном полюсе высокоспециализированных хищников находятся, например, морские змеи из рода Микроцефалус (буквально «мелкоголовые»). Голова и передняя часть туловища этой средней по размерам змеи очень узкие, «откалиброванные» по размерам норки донных морских угрей, которыми питаются эти змеи. Другим примером высокой специализации

могут быть коалы, древесные представители австралийских сумчатых. Они питаются только молодыми листьями эвкалиптов.

Итак, по степени специализированности хищников на питании определенными категориями жертв их можно разделить на **генералистов**, как лисица, и **специалистов**, как микроцефалюсы. К этой классификации близко разделение хищников на монофагов (приспособленных к питанию одним видом жертв), **олигофагов** (ориентированных на несколько близких категорий жертв) и **полифагов** (способных питаться весьма разнообразными жертвами). Приведенные классификации не вполне идентичны, хотя, конечно, специализированные хищники обычно являются олиго- и монофагами, а генералисты — полифагами. Впрочем, бывает так, что какое-то достаточно узкое приспособление помогает освоить питание группой похожих по своим особенностям жертв. Например, гигантский муравьед высокоспециализирован на питании муравьями и термитами: его когти позволяют проламывать стенки термитников или добираться до муравьев, а длинный липкий язык, высовывающийся из вытянутой в трубку беззубой морды, дает возможность подхватывать и проглатывать одновременно сотни насекомых. Ничем другим, кроме муравьев и термитов, муравьед питаться не способен, но зато практически любой из достаточно многочисленных видов этих социальных насекомых может стать жертвой этого хищника-олигофага.

Специализированный хищник может быть более эффективным, чем неспециализированный, и это позволяет частично избегать конкуренции. С другой стороны, полифаги могут иметь более сбалансированную диету, легче находить корм, иметь более устойчивую популяционную численность.

Хищничество — один из важнейших механизмов передачи энергии от одних популяций к другим и является поэтому важным механизмом, делающим экосистему единым целым. Приведем некоторые примеры воздействия хищников на видовое разнообразие их жертв.

На литорали (прибрежных участках морского дна) в Новой Англии (США) чередуются участки, покрытые жесткими красными водорослями, относящимися к роду хондрус (*Chondrus*), а также участки, где преобладает мягкая зеленая водоросль энтероморфа (*Enteromorpha*). Исследователи решили выяснить, какие факторы определяют характер водорослей на том или ином участке берега — будет он поросшим хондрусом или энтероморфой. Выяснилось, что главным потребителем водорослей является брюхоногий моллюск литторина (*Littorina*). Литторина предпочитает энтероморфу и избегает хондрусов. Если взрослых литторин пересадить на участки, поросшие энтероморфой, они выедают зеленые водоросли и освободившееся пространство заселяется красными водорослями. Если на участке с красными водорослями убрать литторин, то поверхность хондрусов обрастает энтероморфами, которые со временем захватывают такие территории. Итак, хондрус растет там, где есть литторины, а энтероморфа — там, где их нет. Но почему моллюски есть в одних местах и отсутствуют в других?

Личинка литторин ведет планктонный образ жизни. Плавающие личинка оседают на берегу повсюду — и в зарослях хондруса, и в зарослях энтероморфы. В зарослях хондруса такие личинки нормально развиваются, а на участках с энтероморфой их быстро выедают крабы карцинусы (*Carcinus*).

Итак, красные водоросли растут там, где нет карцинусов, а зеленые — там, где они есть. Что же является причиной этого распределения? Почему крабы не обитают всюду?

Распространение крабов ограничивается выедающими их чайками. Чайки летают над всем побережьем, а крабы скрываются от них под густым покровом энтероморфы. Итак, там, где растет энтероморфа, крабы могут спрятаться от чаек и уничтожить моллюсков, которые привели бы к гибели энтероморфы... Видовое разнообразие прибрежных вод поддерживается на высоком уровне межвидовыми связями, основанными на хищничестве!

Вообще ситуация, при которой хищник препятствует снижению видового разнообразия своих жертв, достаточно типична. В степных заповедниках на территории бывшего СССР были вынуждены использовать умеренный выпас скота. Когда-то на степных территориях паслись стада копытных — диких лошадей тарпанов, диких ослов и южнее — даже джейранов и сайгаков. Поедая быстрорастущие растения, эти копытные не давали им вытеснить те виды, которые росли медленно. После того, как люди истребили стада диких копытных, они вывели в степи стада, табуны и отары домашних. А после того, как эти степи становились заповедными, вслед за прекращением выпаса скота в них начинали исчезать редкие виды трав. Исправить ситуацию помогает умеренный выпас домашнего скота — например, лошадей.

После того, как в 1964 г. на Британские острова был завезен миксоматоз кроликов (вызываемое простейшими заболевание), численность этих растительноядных животных резко снизилась. Результатом исчезновения кроликов стало снижение видового разнообразия луговой растительности. Кролики неспециализированы почти как сенокосилки и выедают все луговые растения подряд. Тем самым они препятствует вытеснению более конкурентоспособными растениями более слабых и редких.

Обычно хищники-полифаги наиболее интенсивно используют самых многочисленных из своих потенциальных жертв, выравнивая при этом их относительную численность.

Вам приходилось когда-нибудь долго собирать грибы или ягоды или ловить рыбу на удочку? Вспомните, что вы видели после этого, закрыв глаза. Листву и ягоды, приподнятые грибами хвоинки или качающийся на волнах поплавок — в зависимости от того, на что было нацелено ваше внимание. В зависимости от той деятельности, которой вы занимались, в вашей психике активизировалась определенная поисковая модель. В результате ее активизации вы быстрее и лучше замечали неприметную ягоду, гриб или поклевку рыбы. С другой стороны, если вы были сосредоточены на поиске ягод, вы могли «пропустить» гриб, к обнаружению которого вы не готовились. В данном случае вы имели дело с механизмом переключения, которое происходит как путем формирования ключевого образа, выделяющегося из фона в первую очередь, так и изменением поискового поведения.

Как ни отличается психика человека от психики других животных, переключение на тот или иной вид жертв играет важную роль в активности всех хищников-полифагов. Например, в экспериментах гуппи (аквариумных рыб) кормили дрозофилами (мухами, плавающими на поверхности) и трубочником (малощетинковыми червями, зарывающимися на дне). Рыбы поедали непропорционально большее количество преобладающего вида жертв, так как

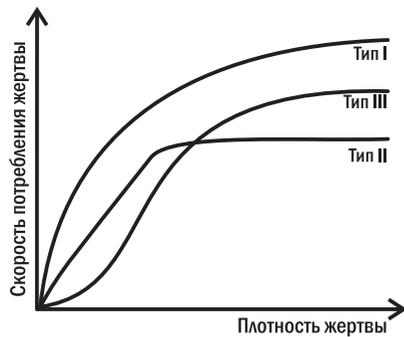


Рис. 4.11.1. Реакция хищника-полифага на изменение количества одного из видов его жертв

вида пропорционально их численности, пока они редки, а после какого-то уровня стабилизирует их эксплуатацию (насыщается). Самой распространенной, однако, является реакция III типа (которую и демонстрировали в эксперименте гуппи): редкая жертва потребляется непропорционально мало, и хищник обращает на нее «внимание» только тогда, когда ее численность достигает определенного предела. Распространенность третьего типа реакций хищников-полифагов приводит к тому, что хищники выравнивают численность своих жертв, сильнее эксплуатируя более распространенные виды и давая «передышку» редким.

Многие особенности строения и образа жизни организмов объясняются их приспособлениями к защите от хищников или добычанию жертв. «Гонка вооружений» между хищниками и жертвами является одной из важных причин эволюции.

Например, растения, которые подверглись объеданию животными, производят новые листья с большим количеством защитных веществ: фенолов, восков, танинов. При разжевывании гусеницей дубовых листьев содержащиеся в отдельных компартаментах клеток танины (дубильные вещества) связывают белки и уменьшают их пищевую ценность. С другой стороны, если деревья и кустарники защитит от объедания растительноядными организмами, часть листьев может оказаться в условиях избыточного затенения другими листьями. В таких условиях дыхание в листьях преобладает над фотосинтезом: эти листья уменьшают, а не увеличивают продуктивность растения в целом. Удаление части листовой массы хищниками (растительноядными животными) лишь увеличивает продуктивность растения!

С другой стороны, если продуктивность растений будет оставаться постоянной, растительноядные животные могут сохраняться в таком количестве, что они смогут употреблять весь урожай. Для многих растений (например, кедровой сосны) зарегистрированы периодические колебания урожайности. В неурожайный год семян немного, и такой год ограничивает численность млекопитающих и птиц, питающихся семенами. Зато в урожайный год семян

искали свою добычу или у дна, или у поверхности — там, где было больше шансов найти корм. Мы не можем заключить, менялся ли образ искомой добычи в психике гуппи, но отчетливо регистрируем изменение ее пищедобывательного поведения.

Важная характеристика хищника-полифага, способного переключаться с одной жертвы на другую, — его реакция на изменение относительной частоты жертв (рис. 4.11.1). Хищник с реакцией I типа избирательно потребляет определенный вид жертв, даже если они редки, и повышает их потребление с ростом их распространенности. Хищник с реакцией II типа потребляет жертв определенного

будет столь много, что потребители просто не успеют съесть всю продукцию. За такой выигрыш растениям придется серьезно «платить»: прирост колец у деревьев в урожайный год падает так же, как и при полном объедании листьев гусеницами. Синхронизация урожайных и неурожайных лет между разными деревьями обеспечивается как климатически, так и за счет химического взаимодействия растений.

Приспособления растений и растительноядных животных друг к другу могут быть самыми тесными. Вот один из многих примеров. На острове Маврикий встречается дерево кальвария (*Calvaria major*). Популяция этого растения находилась на грани уничтожения, так как в ней совсем не было молодых деревьев. Заинтересовавшиеся этим явлением биологи поняли, что возобновление кальварий прекратилось около 300 лет назад — тогда, когда на Маврикий были уничтожены дронты, — крупные нелетающие голубеобразные птицы. Было высказано предположение, что для нормального развития семян кальварии они должны были проходить через кишечный тракт дронтов. Для проверки этого предположения несколько семян кальварии скормили индейкам. Хотя несколько семян оказались раздавленными в желудках индеек, остальные прошли через кишечный тракт этих птиц неповрежденными и обрели всхожесть! Счастливая догадка помогла наладить искусственное восстановление популяции кальварий.

Долговременные реакции популяции жертвы на воздействия хищников не всегда отрицательны. Хищники могут уничтожать наименее ценных особей в популяции (больных, не имеющих индивидуального участка и т.д.), или же избежавшие гибели особи могут демонстрировать компенсирующие реакции. Если хищник эксплуатирует популяцию, страдающую от переуплотненности, его воздействие может повышать чистое пополнение или чистую продукцию.

В типичном случае популяции хищника стабилизируют численность популяций своих жертв. Когда жертв становится мало, хищники-полифаги переключаются на другие виды добычи, а хищники-олигофаги снижают свою численность вслед за жертвами в результате недокорма. Поскольку в большинстве случаев хищники размножаются медленнее своих жертв, восстановление их численности происходит медленнее, чем восстановление жертв. Таким образом, в типичном случае хищники просто не могут уничтожить своих жертв без остатка!

А в каком случае хищники могут истребить всех своих жертв? Человеку это удавалось неоднократно (как например, с уже упоминавшимися в этом пункте дронтами). До сих пор среди ученых не существует единого мнения о том, какую роль человек сыграл в вымирании мамонтов. Вероятно, исчезновение этого замечательного северного вида хоботных было связано с двумя группами причин: и потеплением климата, и охотой древних людей.

Потепление климата привело к тому, что тот тип экосистем, который населяли мамонты, — так называемая тундростепь или мамонтова степь, — исчез, на севере преобразовавшись в тундру, а на юге — в настоящую степь. Между тундрой и степью вклинились тайга и широколиственные леса. Однако не исключено, что масштабность перестроек экосистем была связана не только с изменением климата, но и с уничтожением со стороны людей мамонтов и других сопутствовавших им видов крупных растительноядных животных,

питание которых поддерживало существование мамонтовой степи. А потенциальная возможность уничтожить мамонтов у человека была.

Полностью уничтожить определенный вид своих жертв может тот хищник, численность которого мало зависит от численности этого вида жертв. Значит, этот хищник должен быть полифагом и не быть специализированным на данном виде жертв. Человек с его гибким пищевым поведением мог выживать и в условиях недостатка или отсутствия мамонтов. Опасности подвергаются те жертвы, которые даже в условиях низкой численности не теряют привлекательности для хищников и будут приоритетно и эффективно потребляться в пищу. И это свойство было характерно для пары видов «человек-мамонт»: даже когда мамонтов было мало, они могли оставаться для древних людей «главной» добычей, которая эффективно отслеживалась и добывалась в первую очередь. Сложное поведение давало людям возможность успешно охотиться на мамонтов даже в условиях их низкой численности. Наконец, скорость роста популяции людей превышала скорость роста популяции мамонтов.

Итак, не зная точно, сыграл человек в вымирании мамонтов роковую роль или нет, мы можем предположить, что он потенциально мог ее сыграть и наверняка усугубил кризис численности этих животных, наступивший в результате потепления климата.

«Кто непосредственно угрожает существованию вида — это не «пожиратель», а конкурент; именно он и только он. Когда в давние времена в Австралии появились динго — поначалу домашние собаки, завезённые туда людьми и одичавшие там, — они не истребили ни одного вида из тех, что служили добычей, зато под корень извели крупных сумчатых хищников, которые охотились на тех же животных, что и они. Местные хищники, сумчатый волк и сумчатый дьявол, были значительно сильнее динго, но в охотничьем искусстве эти древние, сравнительно глупые и медлительные звери уступали «современным» млекопитающим.

Динго настолько уменьшили поголовье добычи, что охотничьи методы их конкурентов больше «не окупались», так что теперь они обитают лишь на Тасмании, куда динго не добрались» (К. Лоренц, 2001).

Приведенные слова Лоренца нуждаются лишь в одном уточнении. Истребление охотниками их жертв можно сравнить именно с отношением хищничества (хотя мотивация охотников на тасманийских сумчатых волков соответствовала скорее логике интерференционной конкуренции). Фермеры, охотившиеся на тасманийских волков, смогли истребить этот удивительный вид хищных сумчатых. До сих пор Тасмании ходят легенды о том, что в каких-то труднодоступных участках острова какому-то счастливчику удалось встретить этого зверя, но, увы, скорее всего эти легенды отражают желания любителей дикой природы, а не суровую действительность.

4.12. Паразитизм

Настоящие паразиты (в том смысле, который пояснялся в пункте 4.11) весьма тесно связаны со своими хозяевами. Они живут внутри организма хозяев или тесно прикреплены к их поверхности. Хозяин является для паразитов средой обитания или ее важнейшим компонентом. Обычно на протяжении жизни (или этапа жизненного цикла) паразит связан с одним хозяином. Для того, чтобы использовать хозяина, паразиту вовсе не нужно

его убивать (иногда хозяин гибнет, но это не является необходимым условием его употребления).

Результатом того, что среда паразитов состоит из отдельных особей-хозяев, является наличие у паразитов специфических приспособлений для заражения новых хозяев. Для паразита хозяин подобен острову. Как перебраться с одного острова на другой? Одно из решений состоит в том, чтобы произвести и выбросить в среду множество потомков в надежде на то, что хотя бы некоторым из них повезет попасть «по назначению». Чтобы оценить, какое количество яиц производят паразиты, можно сравнить их с их свободно живущими родственниками. Так, самки почвенных круглых червей производят за свою жизнь несколько сотен или даже десятков яиц, а самки человеческой аскариды (внутрикишечного паразита) — 50–60 миллионов!

Второе решение, позволяющее паразитам заселять новых хозяев, состоит в использовании каких-то других организмов для «прыжка» от хозяина к хозяину. Возникают сложные жизненные циклы, где половое размножение паразита происходит в окончательном хозяине, а промежуточные стадии, в том числе способные к бесполому или партеногенетическому размножению, обитают в промежуточных хозяевах.

Хозяин является для паразита не только источником энергии, но и средой. Следствием этого является то, что паразит испытывает намного более глубокую перестройку собственного строения, чем хищник. Такая перестройка может быть связана с серьезным упрощением одних систем органов и, наоборот, усовершенствованием других.

Одним из ярких примеров упрощения строения паразитов может быть усоногий рак саккулина, дальний родственник морских желудей (рис. 4.12.1). Если бы не наличие характерной для усоногих ракообразных личиночной стадии, догадаться о систематической принадлежности взрослого животного по его строению было бы невозможно. Взрослая саккулина представляет собой бесформенный мешок с половыми продуктами, который висит под брюшком краба и получает необходимые питательные вещества с помощью корневидных выростов, пронизывающих все тело хозяина.

В большинстве случаев специализированные паразиты достаточно эффективно «взламывают» защитные системы своих хозяев. Это связано с разной эффективностью отбора: для



Рис. 4.12.1. Саккулина (*Sacculina*), паразитическое усоногое ракообразное, в теле своего хозяина — краба. Мешкообразное тело паразита, лишённое конечностей, кишечника и даже следов характерной для членистоногих сегментации, находится под брюшком краба, а его выросты пронизывают все тело хозяина. Рисунок из книги Эрнста Геккеля «Красота форм в природе» (1904 г.)

паразита побороть хозяина — вопрос жизни и смерти, а для хозяина — лишь экономии некоторых ресурсов. Можно сказать иначе: все предки любого паразита успешно взламывали защиты своих хозяев (иначе они не оставили бы потомство), а многие из предков любого хозяина кормили определенное количество паразитов. Результатом этого является то, что специализированные паразиты зачастую могут погубить своего хозяина. Однако такая стратегия невыгодна: уничтожив всех хозяев, паразит уничтожит и среду своего обитания. Эволюционно старые паразиты, хорошо приспособленные к своим хозяевам, обычно вызывают нетяжелые заболевания. Однако если паразиты совсем не будут эксплуатировать своих хозяев, они не смогут размножаться и заражать новые организмы. Оптимальная для паразита стратегия зачастую заключается в том, чтобы интенсивно использовать некоторых особей хозяина (слабых, старых, больных, а также представителей других видов, кроме тех, с которым тесно связан паразит), а остальных особей эксплуатировать слабо.

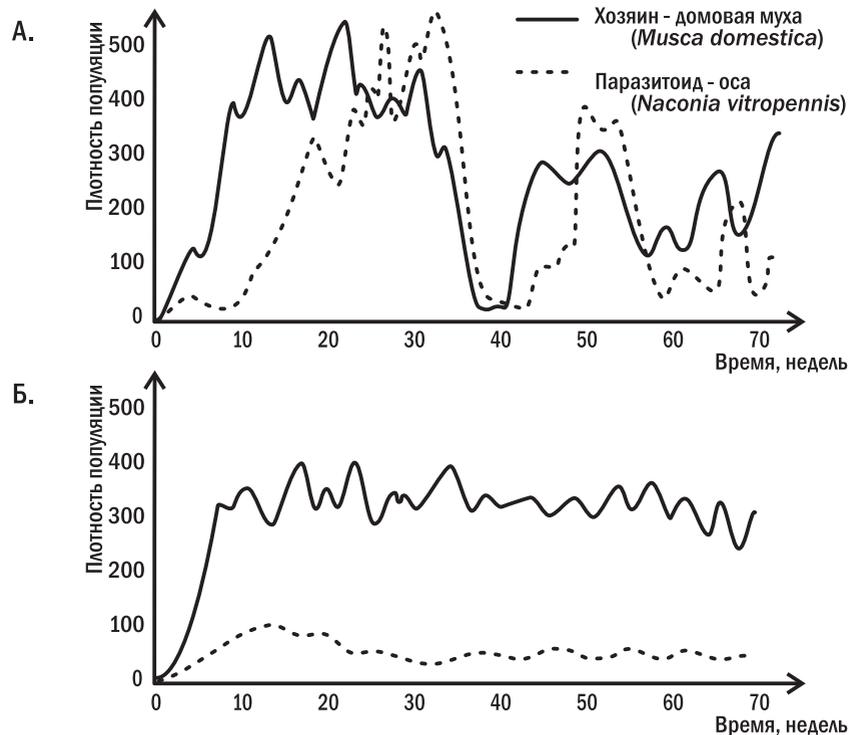


Рис. 4.12.2. Приспособление хозяина и паразитоида друг к другу. На графиках показана динамика численности двух видов двукрылых, выращивавшихся в экспериментальной установке из 30 соединенных друг с другом камер. А. Культуры хозяина и паразитоида ранее не контактировали друг с другом. Б. Культуры хозяина и паразитоида совместно выращивали в течение двух лет

Приспособлением для воплощения такой стратегии оказывается способность паразита находиться в двух фазах: активной и покоящейся. Переход к активной фазе может быть вызван, например, гормональными изменениями в организме хозяина (его длительным тяжелым стрессом).

Зачастую самые опасные паразиты — те, которые перешли к новому виду хозяев и не имеют приспособлений для сохранения его жизни. Так, самые опасные эпидемии человека вызываются чумой (бактерией, паразитирующей на грызунах), гриппом (вирусом, паразитирующим на птицах), ВИЧ (вирусом, пришедшим к человеку от других приматов) и многими другими «пришлыми» паразитами. Такие паразиты еще не успели в достаточной степени отточить приспособления, позволяющие эксплуатировать хозяина и сохранять его численность.

Очень показательные результаты получены в опытах, в которых совместно выращивали культуру домовых мух и эксплуатирующих их ос-паразитоидов (рис. 4.12.2). Если вместе ссаживали мух и ос, которые раньше не контактировали друг с другом, в экспериментальной установке наблюдались резкие скачки численности обоих видов. Если два взаимодействующих вида выращивались вместе на протяжении двух лет, их численность оставалась достаточно стабильной. Такой результат отражает приспособление двух взаимодействующих популяций друг к другу.

4.13. Конкуренция и экологическая ниша

Как мы установили, конкуренцией называется такое отношение между двумя популяциями, при котором увеличение каждой из них вызывает снижение численности другой. Впрочем, это определение касается только межвидовой конкуренции, а кроме нее существует также внутривидовая конкуренция, которая разворачивается внутри одной популяции.

При конкуренции две популяции могут неблагоприятно влиять друг на друга двумя разными способами. Первый (косвенная, или **эксплуатационная конкуренция**) связан с тем, что две популяции используют один и тот же ресурс. При возрастании численности одной из этих популяций усилится потребление ею общего ресурса, и другой достанется меньшее его количество. Второй (прямая, или **интерференционная конкуренция**) связан с затратами энергии особей на причинение друг другу ущерба. Примером прямой конкуренции может быть аллелопатия — выделение растениями веществ, угнетающих другие виды.

А зачем организмы идут на затраты энергии в ходе интерференционной конкуренции? Это явление не могло бы наблюдаться, если бы такие затраты не решали какую-то важную для конкурирующих популяций задачу. Эта задача — уменьшение ущерба от эксплуатационной конкуренции. Итак, хотя прямая конкуренция, которая может сопровождаться конфликтами между особями разных популяций, кажется более «явной» и зрелищной, она является лишь следствием скрытой, косвенной конкуренции.

Какие виды сильнее конкурируют друг с другом: подобные или отличающиеся? Чем более сходны виды, тем сильнее пересекаются их потребности в ресурсах, тем острее будет конкуренция между ними. Для описания отношения конкуренции очень полезным оказывается понятие **экологической ниши**.

Мы уже говорили, что многие ключевые термины употребляются в экологии в различных смыслах. Вероятно, понятие экологической ниши является в этом отношении «рекордсменом».

Впервые словосочетание «экологическая ниша» употребил Дж. Гринелл в 1917 году. Он обозначал таким образом характерное местообитание вида, совокупность условий, в которых какой-то вид встречается в природе. Ч. Эльтон в 1927 году определил экологическую нишу как место вида в сообществе, его положение в структуре пищевых взаимоотношений. Дж. Хатчинсон в 1957 году представил экологическую нишу как совокупность всех значений экологических факторов, допускающих существование вида (см. подробнее дополнение 6.3). Наконец, Ю. Одум пояснил, что ниша является характеристикой требований вида к окружающей среде и присущего ему образа жизни.

Например, мы можем оценить, как использует ресурсы среды тот или иной вид, и использовать эту оценку как срез его экологической ниши.



Рис. 4.13.1. Двумерная экологическая ниша синезеленого мошколова; показана частота захвата насекомых разного размера на разной высоте от земли

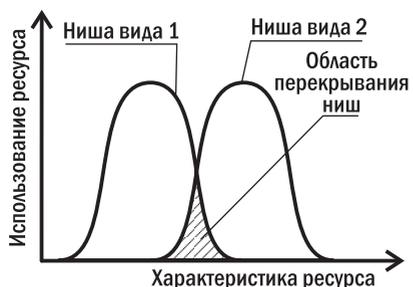


Рис. 4.13.2. Сравнение экологических ниш двух видов по тому параметру, по которому они отличаются (например, по размеру потребляемых хищниками жертв)

На рис. 4.13.1 показана двумерная ниша одной из насекомоядных птиц американских дубрав — синезеленого мошколова. Как вы видите, его ниша охарактеризована здесь по двум параметрам: какую добычу ловит рассматриваемый вид птиц и где (на какой высоте) он это делает. Можно предположить, что для любого другого вида птиц подобная картина выглядела бы иначе.

«Экологическая ниша некоторого организма зависит не только от того, где он живет, но и от того, что он делает (как преобразует энергию, каково его поведение, как он реагирует на физическую и биологическую 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» (Одум, 1975).

Объединяя столь разнородные подходы, мы можем сказать, что экологическая ниша — это комплексная характеристика образа жизни вида, включающая потребляемые им ресурсы, а также те условия, при которых он может существовать.

Ценность понятия экологической ниши состоит в том, что оно позволяет

сравнивать особенности образа жизни разных видов. Так, если два вида могут обитать в сходных условиях, но отличаются по потребляемому ими ресурсу (например, по размеру своих жертв), мы можем сравнивать ниши этих видов именно по этому параметру.

Теперь вам станет ясно, почему мы заговорили о понятии ниши, когда говорили о конкуренции. За ту часть ресурса, которую потребляет только один вид, конкуренция невозможна. Зато для той части разнообразия ресурса, которую могут употреблять два вида (то есть той части, в которой ниши этих видов пересекаются), между этими видами будет возникать конкуренция (рис. 4.13.2).

Чем более похожи два вида, тем сильнее пересекаются их потребности в ресурсах и тем сильнее конкуренция между ними. Самая острая конкуренция — внутривидовая. Но особи одного вида, хотя и конкурируют весьма остро за ресурсы, совместно формируют следующее поколение. А что будет, если конкуренция двух разных видов достигнет той же остроты, что и внутривидовая?

В 1931–1935 годах молодой советский биолог Георг Францевич Гаузе пытался экспериментально проверить уравнения конкуренции, выведенные В. Вольтерра. Гаузе понял, что для экспериментов в области популяционной биологии хорошо подходят простейшие: им требуется совсем небольшой объем среды, а смена их поколений происходит намного быстрее, чем у многоклеточных животных. Эксперименты Гаузе, прославившее его имя, выполнены на инфузории туфельке (*Paramecium caudatum*) и ее ближайших родственниках (рис. 4.13.3).

Гаузе выращивал три вида инфузорий рода *Paramecium* в пробирках, куда он добавлял овсяную муку и откуда периодически удалял отходы. На овсяной муке развивались дрожжи и бактерии, которыми и питались инфузории. Три вида рода *Paramecium* успешно развивались в монокультуре в таких усло-

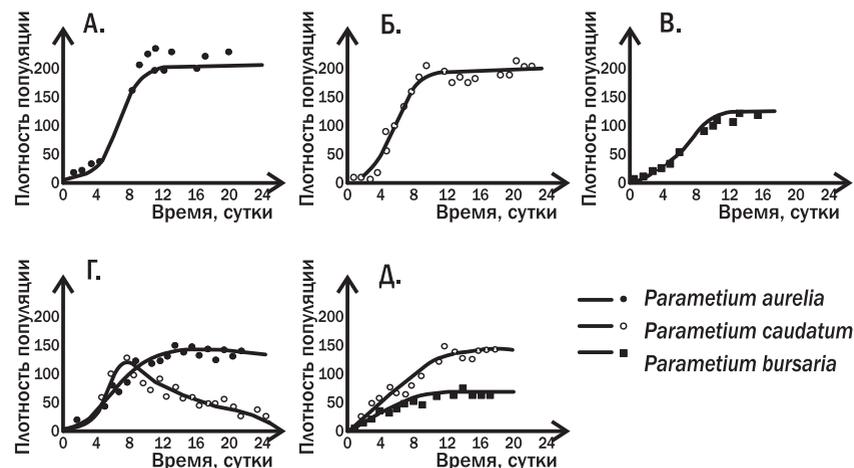


Рис. 4.13.3. Динамика численности трех видов инфузорий в опытах Г.Ф. Гаузе. В вариантах экспериментов А, Б и В виды выращивали поодиночке; в случаях Г и Д, в пробирку заселяли сразу два вида инфузорий

виях. При совместном содержании *P. aurelia* всегда полностью вытесняла *P. caudatum*. Однако при совместном содержании *P. aurelia* и *P. bursaria* два вида могли существовать вместе. Как установил Гаузе, эти два вида отличаются по своему способу питания: первый вид питался бактериями в толще жидкости, второй — дрожжевыми клетками у дна.

На основании описанных наблюдений был сформулирован принцип конкурентного исключения, или правило Гаузе: **два вида, занимающие одну и ту же экологическую нишу, не могут устойчиво сосуществовать в одном местообитании, сосуществование видов возможно благодаря разделению их ниш.**

Правило конкурентного исключения является одной из возможных причин, объясняющих чрезвычайное разнообразие видов в природе. Если две популяции в одном местообитании не могут занимать одну нишу, им приходится ее разделять. Со временем каждая из таких популяций специализируется в своей нише и может дать начало новому специализированному виду.

Экологически проверить действие правила Гаузе в естественных условиях достаточно тяжело, однако некоторые примеры его действия биологам известны. С конца XIX века на большей части Европы широкопалый рак (*Astacus astacus*) вытеснен длиннопалым раком (*A. leptodactylus*). Экологическая ниша длиннопалого рака перекрывает нишу короткопалого, и при этом вид-победитель более плодовит. Плотва вытесняет во многих водоемах красноперку и окуня. Экологические ниши взрослых особей разобщены, а мальков — перекрываются. Мальки плотвы оказываются более конкурентоспособными. Однако наличие даже многих примеров конкурентного вытеснения не означает, что оно происходит всегда. За то время, в течение которого биологи исследуют действие правила Гаузе, удалось найти как примеры его действия, так и ситуации, когда оно не «срабатывает».

Например, в сообществе планктонных водорослей разделения ниш не обнаруживаются. Причиной этого является быстро меняющаяся среда, где условия дают преимущество то одному, то другому виду, а также интенсивное воздействие со стороны хищников (зоопланктона и разнообразных фильтраторов), которые не дают конкурентному исключению стать главным фактором в формировании сообщества. Однако в некоторых случаях конкурентное вытеснение происходит и в планктонном сообществе. Это происходит при так называемом «цветении» воды, когда планктонные водоросли вырываются из-под ограничивающего их численность действия хищников. В результате «цветения» воды в ней становятся массовыми всего несколько видов планктонных водорослей, которые отличаются друг от друга по своему образу жизни.

Некоторые виды отношений могут связывать не только особей из разных популяций, но и сородичей, входящих в состав одной популяции. Такова, например, конкуренция. Действие внутривидовой и межвидовой конкуренции сходно тем, что и та и другая ограничивают количество ресурсов, доступных для особи. Однако их влияние на ширину экологических ниш противонаправлено. Внутривидовая конкуренция расширяет экологические ниши: всем особям не хватает оптимальных для вида ресурсов, и некоторые вытесняются «на край», использовать хоть как-то подходящие ресурсы. Межвидовая конкуренция, согласно правилу Гаузе, наоборот, сужает экологические ниши. Наблюдаемая нами в природе ширина ниш является, таким образом, результатом уравни-

вешивания двух противонаправленных процессов, их расширения из-за внутривидовой конкуренции и сужения вследствие межвидовой.

Интересный пример конкурентного исключения был исследован в опытах Т. Парка с мучными хрущачками. Два вида этих жуков из семейства чернотелок (*Tribolium confusum* и *T. castaneum*) содержали в ящиках с мукой. Эти виды конкурировали за пищу (муку) и, кроме того, могли питаться друг другом, причем жуки обоих видов поедали преимущественно особей вида-конкурента, а не своего вида (такое сочетание конкуренции с хищничеством называется антагонизмом). Парку удалось подобрать условия, при которых закономерно побеждал первый или второй вид. Однако интереснее всего оказалось исследовать итог конкуренции при промежуточных условиях, не обеспечивавших безусловного перевеса одного из видов (таблица 4.13.1.).

Повторяя опыт при одинаковых условиях, экспериментатор регистрировал то победу одного, то победу другого вида с определенной частотой. Изменение условий выращивания меняло шансы каждого вида на победу, но в достаточно широком диапазоне температуры и влажности с определенной вероятностью победить могли оба вида. Постоянным оставалось только одно: через какое-то время в среде оставался лишь один вид, а второй исчезал.

Отличия между видами одной гильдии (совокупности видов, использующих один и тот же ресурс) могут быть опосредованы влиянием хищника. Так, явное отличие от соседа может вывести вид из сферы внимания питающегося соседом хищника! В Юго-Восточной Азии сетчатые питоны живут прямо в поселениях человека, воруют и едят коз, свиней и собак и крайне редко нападают на человека. Это связано с тем, что человек не похож на своих ходящих на четырех ногах родственников и не воспринимается как жертва.

Внутривидовая конкуренция приводит к расширению ниши, стремящейся расширяться до границ фундаментальной и даже далее (в результате эволюции).

Оценить степень конкуренции между видами можно, предположив наличие некоего лимитирующего уровня сходства между конкурирующими видами. Если уровни различий между соседними членами гильдии при сравнимом уровне внутривидовой изменчивости оказываются примерно одинаковыми, это свидетельствует о высокой роли конкуренции в дифференциации ниш.

Таблица 4.13.1
Количество побед двух видов мучных хрущачков в экспериментах Т. Парка

«Климат» (условия эксперимента)	% побед	
	<i>Tribolium confusum</i>	<i>Tribolium castaneum</i>
Жаркий влажный	0	100
Умеренный влажный	14	86
Холодный влажный	71	29
Жаркий сухой	90	10
Умеренный сухой	87	13
Холодный сухой	100	0

Хатчинсон продемонстрировал сходство уровня дивергенции морфологических признаков видов в одной гильдии на примере отношения размеров ротовых частей (тесно связанных с параметрами добычи) у сосуществующих насекомых, птиц и млекопитающих. Выяснилось, что однотипные структуры каждого следующего вида больше, чем у предыдущего в 1,1–1,4 раза, в среднем — в 1,28 раз. Это разница в размерах, обеспечивающая разницу в весе в 2 (2,09) раза. Это правило касается размеров пицедобывательных структур и всего тела у самых разнообразных животных: пауков, жуков-скакунов, ящериц, саламандр, белок, летучих мышей, пустынных грызунов, плодоядных голубей. Выясняется, что при коэффициенте вариации (CV) 5,5 для двух видов с отношением размеров 1,28 перекрытие ниш составит 1–2%. Виды распределяются вдоль градиента ресурса неслучайным образом. Отношение, близкое к 1,3 применимо для описания различий в сериях магнитофонов, станков и велосипедов! Возможно, это соотношение отражает особенности нашего восприятия, вследствие которых инженеры и маркетологи создают классы изделий, «естественно» отличающиеся друг от друга.

Следует учитывать, что, в отличие от станков и велосипедов, представители видов с более крупными размерами тела зачастую проходят в ходе онтогенеза через размерные классы, свойственны меньшим видам. В правиле Хатчинсона не учтены закономерности аллометрического роста.

Сообщество можно представить себе как n -мерное пространство, занимаемое экологическими нишами разных видов. При диффузной конкуренции каждый вид взаимодействует со множеством других, конкурируя с ними по разным факторам среды. Успех или неудача закрепления вида в сообществе в первую очередь зависит от отношения конкуренции и эксплуатации с другими видами. Представьте себе ящик, заполненный надутыми воздушными шариками: каждый из них давит на все остальные. Если популяция какого-то вида (шарик) «проиграет», то есть не сможет себя воспроизводить (лопнет), эффект от ее исчезновения приведет к сдвигу равновесия между всеми остальными популяциями (перемещению остальных шариков).

С другой стороны, пары видов, сильно перекрывающиеся по одному из измерений ниши, могут существенно отличаться по другому, ослабляя тем самым конкуренцию. Можно говорить о дифференциальном перекрытии, при котором диффузно конкурирующие виды делят нишу по разным параметрам. Например, хищники чаще делят ресурсы по времени суток, так как их добычи тоже могут характеризоваться определенной суточной активностью. Для растительноядных животных распределение по времени суток мало свойственно. Пойкилотермные животные более дифференциально используют сутки, чем гомойотермные.

Чем ближе суммарная численность членов гильдии к емкости среды, тем большую роль может играть конкуренция. Можно грубо предположить, что на более высоких трофических уровнях конкуренция острее.

Степень разделения экологических ниш растений в целом ниже, чем животных.

Поскольку внутривидовая конкуренция оказывается сильнее межвидовой, развитие с метаморфозом или экологический половой диморфизм можно рассматривать как меры, уменьшающие внутривидовую конкуренцию.

4.14. Аменсализм и нейтрализм

Аменсализм, или отношение, при котором одна популяция испытывает неблагоприятное воздействие другой, а та никак не зависит от первой, является крайним случаем конкуренции. Такие отношения возникают, когда один из конкурентов оказывается существенно сильнее другого. Крупное дерево затеняет траву у его подножия, почти не испытывая от этой травы неблагоприятных воздействий. В тропических океанах распространено явление, называемое «красным приливом». Планктонные панцирные жгутиковые водоросли динофлагелляты накапливают в себе токсин, которым подавляют конкурентов и защищаются от хищников. Когда этих водорослей становится много, вода приобретает красноватый оттенок и становится опасна для большинства живых организмов, включая рыб и донную фауну.

Мы сказали, что одним из типов отношений популяций является нейтрализм — отношение, при котором популяции не влияют друг на друга. Сказанное означает, что эти две популяции как бы не существуют друг для друга.

Может ли такое явление наблюдаться вообще, когда речь идет о двух популяциях, населяющих одну экосистему? Строго говоря, нет. Каждый организм потребляет ресурс, рассеивает энергию, изменяет среду и тем самым, хотя бы в небольшой степени, влияет на все обитающие совместно с ним организмы. Но это влияние может быть очень малым — ниже некоего порогового значения, после которого рассматривать его становится незачем.

С этой точки зрения нейтрализм — не отсутствие влияния двух популяций друг на друга, а ситуация, когда таким влиянием можно пренебречь.

А в каком случае взаимодействие двух популяций в составе одной экосистемы будет минимальным? Когда между популяциями нет прямых связей, когда они принадлежат к разным трофическим цепям, каждая из которых хорошо зарегулирована. Вероятно, многоножка геофил, питающаяся мелкими беспозвоночными детритной пищевой цепи, и соя, питающаяся плодами и насекомыми в кронах деревьев, очень слабо влияют друг на друга.

4.15. Экологические стратегии

Как определить ценность особи для популяции?

«Естественный отбор признает только один вид «валюты» — благополучное потомство» (Э. Пианка, 1981).

Мы говорили, что популяция — потенциально бессмертная сущность, состоящая из смертных особей. Чтобы поддержать существование популяции, особь должна выжить сама и оставить потомков, которые тоже смогут выжить. Обратите внимание на двойственность этой задачи. Вероятно, наибольшие шансы на выживание будет иметь та особь, которая вообще не будет тратить ресурсы и полученную из них энергию на производство потомства. Но пройдет немного времени — и такая особь без следа исчезнет из популяции. На противоположном «полюсе» находится гипотетическая особь, которая сразу после своего появления начинает всю свою энергию направлять на производство потомков. Такое существо погибнет само и, если его потомки унаследуют столь же неэффективный способ распределения ресурсов, приведет потомков, которые не будут иметь шансов на выживание.

Значит, наибольшую ценность для популяции должна иметь особь, сочетающая затраты на собственное выживание и на производство потомков в оптимальном сочетании. Оценить, насколько это сочетание оптимально, можно. Для этого нужно высчитать, при каком сочетании в данных условиях особь оставит наибольший возможный вклад в будущее поколение. Мера, которая используется для этого в математической популяционной биологии, называется репродуктивной ценностью. Репродуктивная ценность — обобщенная мера выживаемости и плодовитости, учитывающая относительный вклад организма в будущие поколения.

«Легко описать гипотетический организм, имеющий все признаки, необходимые для достижения высокой репродуктивной ценности. Он размножается почти сразу же после рождения, дает многочисленное, крупное, защищенное потомство, о котором заботится; он размножается многократно и часто на протяжении долгой жизни; он побеждает в конкурентной борьбе, избегает хищников и легко добывает пищу. Описать такое существо легко, но представить трудно...» (Бигон и др., 1989).

Вы понимаете, что такая невозможность вытекает из противоречивости задач самоподдержания и размножения (рис. 4.15.1). Одним из первых это осознал в 1870 г. английский философ Герберт Спенсер, говоривший об альтернативности поддержания организмом собственного существования и продолжения себя в потомках. На современном языке можно сказать, что эти параметры связаны отрицательными корреляциями, при котором улучшение системы по одному параметру должно сопровождаться ее ухудшением по другому.

Разные виды (и разные популяции) по-разному перераспределяют энергию между самоподдержанием и размножением. Можно говорить о видовой стратегии, выражающейся в том, как представители вида добывают ресурсы и как они их тратят. Успешной может быть только та стратегия, при которой

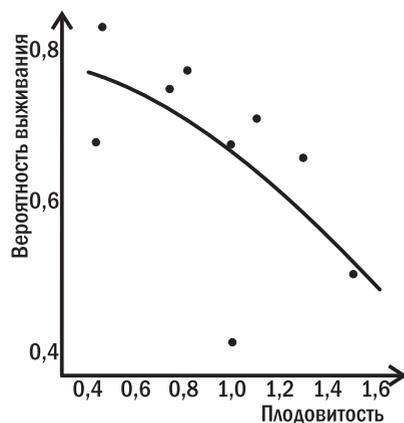


Рис. 4.15.1. У коловратки *Asplanchna* шансы на выживание уменьшаются по мере роста плодовитости (Пианка, 1981)

особи получают достаточное количество энергии, чтобы они могли расти, размножаться и компенсировать все потери на активность хищников и разнообразные несчастья.

Признаки, относящиеся к разным адаптивным стратегиям, могут быть связаны отношением **трейдоффа**, то есть непреодолимыми отрицательными корреляциями. Так, отношением трейдоффа связаны число потомков и их выживаемость, скорость роста и устойчивость к стрессу и т.д. Американские экологи П. Мак-Артур и Е. Уилсон описали в 1967 году два типа видовых стратегий, которые являются результатом двух разных типов отбора и связаны отношением трейдоффа. Принятые обозначения этих стратегий (r- и K-) взяты из логистического уравнения.

Согласно логистической модели, в росте популяции можно выделить две фазы: с ускоряющимся и с замедляющимся ростом (рис. 4.15.2). Пока N невелико, на прирост популяции основное влияние оказывает сомножитель rN и рост популяции является ускоряющимся. На этой фазе (**r-фаза**) рост популяции ускоряющийся, и ее численность тем выше, чем выше способность особей к размножению. Когда N становится достаточно высоким, на численность популяции начинает оказывать основное влияние сомножитель $(K-N)/K$. На этой фазе (**K-фаза**) рост популяции замедляющийся. Когда $N=K$, $(K-N)/K=0$ и рост численности популяции прекращается. На K-фаза численность популяции тем выше, чем выше параметр K . Он тем выше, чем более конкурентоспособны особи.

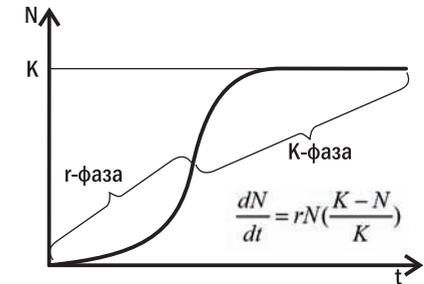


Рис. 4.15.2. r- и K-фазы популяционного роста в соответствии с логистической моделью

Можно предположить, что популяции некоторых видов подавляющую часть времени находятся на r-фаза. У таких видов максимальную репродуктивную ценность имеют особи, способные быстро размножаться и захватывать пустующую среду своими потомками. Иными словами, на этой фазе отбор будет способствовать повышению параметра r — репродуктивного потенциала. Такой отбор называется **r-отбором**, а возникающие в его результате виды — **r-стратегии**.

У видов, популяции которых подавляющую часть времени находятся на K-фаза, ситуация совсем иная. Максимальная репродуктивная ценность в этих популяциях будет присуща особям, которые окажутся настолько конкурентоспособными, что смогут заполнить свою долю ресурса даже в условиях его недостатка; только в этом случае они смогут размножиться и сделать свой вклад в следующее поколение. Популяция, состоящая из таких особей, будет иметь более высокое значение параметра K — емкости среды, чем такая, которая состоит из особей, не «умеющих» бороться за недостающие ресурсы. На этой стадии на популяцию действует **K-отбор**, результатом которого является появление видов — **K-стратегов**. K-отбор направлен на увеличение затрат на развитие каждой особи и повышение ее конкурентоспособности.

Между этими стратегиями возможны переходы, но они носят промежуточный характер, а не объединяют типичные выражения двух форм.

«Нельзя быть одновременно салатом и кактусом» (Э. Пианка).

Важное значение для определения того, какой отбор (r- или K-) будет действовать на вид, имеет динамика изменения количества доступного ресурса и острота конкуренции за него. При резком неизбирательном сокращении численности популяций, вызванным обусловленным внешними причинами недостатком ресурса, преимущество получают r-стратегии, а при конкурентной борьбе за недостающий ресурс — K-стратегии.

Выбор между r-стратегией (повышение плодовитости) и K-стратегией (повышением конкурентоспособности) представляется достаточно простым,

однако он затрагивает множество параметров организмов и их жизненных циклов. Сравним эти стратегии в их типичной форме (табл. 4.15.1).

Может удивить, почему для r-стратегов характерно однократное размножение, а для K-стратегов — неоднократное. Эту особенность проще пояснить примером. Представьте себе мышей, заселяющих амбар с зерном (ресурса вдоволь, конкуренции никакой). Рассмотрим стратегии двух видов.

Вид № 1. Половозрелость в 3 месяца, количество потомков в выводке — 10, самка живет год и способна размножаться каждые три месяца.

Вид № 2. Половозрелость в 3 месяца, количество потомков в выводке — 15, выкормив их, самка гибнет от истощения.

В первом случае через три месяца к размножению приступит 10 потомков и их родители (всего 12 голов), а во втором — целых 15 потомков. Более высокую скорость захвата свободных ресурсов сможет обеспечить второй вид. Типичная r-стратегия заставляет особей выкладываться в размножении как

Таблица 4.15.1
Особенности r- и K- отбора и стратегий

Характеристики	r-отбор и r-стратегии	K-отбор и K-стратегии
Климат	Изменчивый, непредсказуемый	Постоянный, предсказуемый
Смертность	Катастрофическая, независимая от плотности популяции	Вызванная конкуренцией, зависящая от плотности популяции
Кривая смертности	Обычно типа III	Обычно типа I или II
Размер популяций	Изменчивый, неравновесный	Постоянный, близкий к предельной емкости среды
Свободные ресурсы	Появление свободных ресурсов, за-полнение «экологического вакуума»	Свободных ресурсов почти не бывает, они заняты конкурентами
Внутри- и межвидовая конкуренция	Слабая	Острая
Размер тела	Относительно мелкий	Относительно крупный
Развитие	Быстрое	Медленное
Половозрелость	Ранняя	Поздняя
Скорость размножения	Высокая	Низкая
Размножение в течение жизни	Часто однократное	Неоднократное
Потомков в выводке	Много	Мало, часто один
Количество ресурса на одного потомка	Низкое	Высокое
Продолжительность жизни	Короткая	Долгая
Приспособления	Примитивные	Совершенные
Оптимизируется	Продуктивность	Эффективность

можно раньше и как можно сильнее, и поэтому r-стратегии зачастую ограничены одним-единственным сезоном размножения.

С другой стороны, легко понять, почему типичные K-стратегии размножаются много раз. В конкурентной среде выживет только тот потомок, на развитие которого потрачено много ресурса. С другой стороны, чтобы выжить и размножиться, взрослая особь должна тратить значительное количество энергии на собственное поддержание и развитие. Поэтому в предельном случае K-стратегии приносят по одному потомку за один раз (как, например, слоны и киты, а также, в большинстве случаев, и люди). Но как бы ни были совершенны эти животные, пара родителей со временем погибнет. Чтобы популяция не пресеклась, пара родителей должна оставить пару выживших потомков, а родить, следовательно, должна более двух. Раз так, необходимым условием выживания K-стратегов оказывается многократность размножения составляющих их особей.

В 1935 г. советский ботаник Л.Г. Раменский выделил три группы растений, которые он назвал ценотипами (понятие о стратегиях еще не было сформировано): виоленты, пациенты и эксплеренты. В 1979 году их эти же группы (под другими названиями) открыл заново английский эколог Дж. Грайм (рис. 4.15.3). Эти стратегии таковы.

— **Тип C** (*competitor*, конкурент), **виолент** по Раменскому; затрачивает большую часть энергии на поддержание жизни взрослых организмов, доминирует в устойчивых сообществах. Среди растений к этому типу чаще всего относятся деревья, кустарники или мощные травы (например, дуб, тростник).

— **Тип S** (*stress-tolerant*, стресс-толерант); **пациент** по Раменскому; благодаря специальным адаптациям выносит неблагоприятные условия; использует ресурсы там, где с ним за них почти никто не конкурирует. Обычно это медленно растущие организмы (например, сфагнум, лишайники).

— **Тип R** (от лат. *ruderis*, рудерал), **эксплерент** по Раменскому; замещает виолентов в разрушенных сообществах или использует временно не востребуемые другими видами ресурсы. Среди растений это однолетники или двухлетники, которые производят множество семян. Такие семена образуют банк семян в почве или способны эффективно распространяться на значительное расстояние (например, одуванчик, иван-чай). Это позволяет таким растениям дожидаться момента высвобождения ресурсов или вовремя захватывать свободные участки.

Многие виды способны совмещать разные типы стратегий. Сосна относится к категории CS, так как она хорошо растет на бедных песчаных почвах. Крапива — CR стратег, так как она доминирует на нарушенных местообитаниях.



Рис. 4.15.3. «Треугольник Грайма» — классификация видовых стратегий

Стратегия вида может быть пластичной. Черешчатый дуб — виолент в зоне широколиственных лесов и пациент в южной степи. Японская технология бонсай (выращивание карликовых деревьев в горшках) может быть представлена как способ превращения виолентов в пациенты.

Интересной задачей оказывается сравнение стратегий по Мак-Артуру–Уилсону и по Раменскому–Грайму. Понятно, что r-стратегам соответствуют организмы R-типа, эксплеренты. А вот K-стратегам соответствуют не только организмы S-типа, виоленты, но и те, кто относятся к S-типу, пациентам. Виоленты максимизируют свою конкурентоспособность (и емкость среды) в условиях острой конкуренции за благоприятные для потребления ресурсы, а пациенты — в условиях затрудненного потребления ресурсов. Иными словами, в задачах, которые решает дуб, конкурирующий за свет в условиях густого леса, и папоротник, выживающий при тусклом освещении в глубине пещеры, есть много общего: необходимость оптимизировать потребление ресурса, совершенствовать индивидуальную приспособленность особи.

4.16. Регуляция численности популяции

В этой главе мы рассмотрели типы взаимодействий, в которые может быть вовлечена популяция. Все эти взаимодействия являются компонентами экологической ниши популяции и вида. Все они оказывают влияние на то, какая стратегия данного вида и его конкретной популяции окажется оптимальной. А разве стратегии разных популяций, относящихся к одному виду, могут отличаться? Принципиально они сходны, однако изменения видовой стратегии, вызванные внешними условиями, возможны. Вспомните: при совместном выращивании в течение относительно небольшого времени популяции жертвы и паразитоида «учатся» развиваться в достаточно стабильном режиме без резких скачков численности (рис. 4.12.2). В естественных условиях не два вида приспособляются друг к другу, а в целой их сети постепенно накапливаются взаимные приспособления, позволяющие избегать резких скачков численности. Эти приспособления проявляются на уровне наследственности отдельных особей, составляющих популяцию, и передаются от поколения к поколению.

А чем плохи резкие скачки численности популяции? Если резкое падение численности, вызванное взаимодействием между популяциями, выпадет, например, на период плохой погоды или на скачок численности популяции-конкурента, популяция может попросту вымереть. Популяции, которые вымирают, исчезают с лица Земли, и на их место приходят потомки тех популяций, которым в силу тех или иных приспособлений удавалось выжить. Задумайтесь: и на организменном и на популяционном уровне наш мир населен сплошь потомками победителей! У каждого организма всей бесконечной череде его предков удавалось произвести жизнеспособное потомство. Любая популяция продолжает преемственность непрерывной последовательности предковых популяций, которые смогли сохраниться при любых неблагоприятных воздействиях.

Впрочем, сказанное не означает, что скачки численности популяции обязательно оказывают на нее неблагоприятное воздействие. Некоторые популяции приспособлены к циклическому изменению своей численности,

и она так же естественна для них, как стабильная численность — для других популяций (рис. 4.16.1). Приведем два хорошо изученных примера изменения численности популяций. Когда в XIX веке происходило освоение обширных территорий Аляски и Северной Канады, одной из первых категорий людей, которые приходили на эти земли, были зверобой — заготовители пушнины. Шкурки убитых животных скупала Компания Гудзонова залива, бухгалтерский учет которой стал важным для популяционной экологии документом. Как видно, численность обоих взаимодействующих видов совершала циклические колебания — примерно такие, какие предсказываются уравнениями Лотки–Вольтерра (рис. 4.16.2). Впрочем, как стало ясно в последние десятилетия, динамика численности пушных зверей была связана не только с их взаимодействием друг с другом, но и с внешними причинами, в частности — климатическими изменениями, влияющими на кормовую базу зайцев.

Второй пример, который мы рассмотрим, касается численности азиатской саранчи (рис. 4.16.3). Численность этого растительноядного насекомого обычно относительно невысока, но иногда вдруг скачкообразно увеличивается. Причины этого до конца не известны; определенную

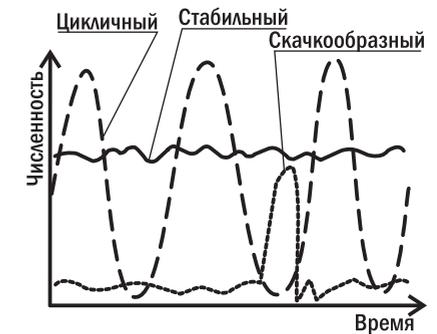


Рис. 4.16.1. Три различных типа популяционной динамики

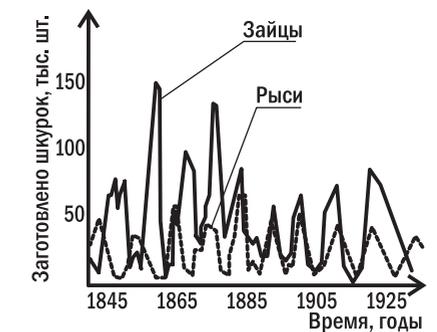


Рис. 4.16.2. Один из лучше всего документированных случаев изменения численности видов хищника и жертвы — динамика численности рысей и зайцев по данным заготовителей пушнины, работавшим на Компанию Гудзонова залива

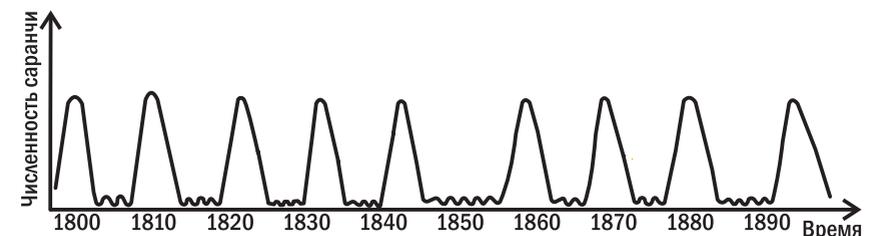


Рис. 4.16.3. Для азиатской саранчи характерны периодические резкие всплески численности



Рис. 4.16.4. Диапазоны колебаний численности популяции, в которых действуют различные механизмы регуляции ее численности

недостаток собственных ресурсов, и переключение на питание ее особями хищников-полифагов, и избыточное размножение специализированных хищников, и рост паразитарных инфекций. Все эти факторы «возвращают» численность популяции к прежнему уровню и снижают давление на нее, когда эта численность оказывается невысокой. В зависимости от того, насколько существенным окажется отклонение численности популяции от нормы, к ее возвращению подключится большее или меньшее количество регулирующих ее факторов (рис. 4.16.4).

Мы уже сказали, что резкие скачки могут привести к гибели популяции. А как влияют на ее взаимодействие с конкурентами разные способы регуляции ее численности? Например, популяция, численность которой регулируется недостатком ресурса или конкуренцией со стороны другого вида, состоит в основном из «недокормленных» особей. Если скачок численности какого-то вида вызвал массовое распространение паразитов (эпизоотии и эпифитотии), большая часть особей этого вида находится в ослабленном паразитами состоянии. Зато подавляющее большинство особей вида, численность которого регулируется хищниками, может пребывать в оптимальной физиологической форме!

После сказанного вас уже не должны удивлять периодические колебания численности многих популяций. Удивление скорее должны вызывать популяции, численность которых остается на постоянном уровне. Например, в одном небольшом поселке в Нидерландах наблюдения орнитологов-любителей за городскими ласточками ведется уже несколько веков. И на протяжении всего этого времени численность ласточек в поселке остается практически постоянной — чуть больше полутора десятков гнезд плюс-минус одно-два гнезда! Как такое оказывается возможным?

До настоящего времени мы рассматривали регуляцию численности популяции внешними для нее механизмами. Однако этот параметр может эффективно контролироваться и внутренними для популяции причинами: взаимодействием между составляющими ее особями.

роль в этом феномене играет одиннадцатилетний цикл солнечной активности. Во время скачка численности меняется характер развития отдельных индивидов, они развиваются не в одиночные оседлые особи, а в стайные мигрирующие. Огромные стаи саранчи отправляются в путь на завоевание новых территорий, неся опустошение, голод и смерть...

В этой главе рассмотрены отношения между популяциями, способные влиять на их численность. Мы можем заключить, что численность каждой популяции находится под контролем множества отрицательных обратных связей. Когда численность популяции начинает расти, ее сдерживают и

4.17. (дополнение) Стратегии внутривидового взаимодействия

Можно сказать, что значительная часть организмов живет в двух разных по своей сути средах: внешней и внутривидовой. Внутривидовая среда — это совокупность отношений между сородичами, которые далеко не исчерпываются приведенными ниже примерами.

Одним из важнейших механизмов внутривидовой регуляции численности является территориальность — конкуренция между особями популяции за использование пространства со всеми его ресурсами. Зачастую территориальность проявляется в защите индивидуальной территории. Чаще всего площадь этой территории больше, чем минимально необходимая для выживания особи или ее семьи. У разных организмов территориальность проявляется по-разному. Иногда индивидуальные участки охраняют только самцы, иногда пары, иногда как самцы, так и самки конкурируют друг с другом за индивидуальные участки.

Вы задумывались, зачем поют певчие птицы? На этапе образования пар самцы поют, чтобы привлечь самок. Но вот пары образованы, гнезда построены, из яиц вывелись птенцы, а самцы продолжают петь... На этом этапе пение самцов показывает, что семейный участок занят. Как ни странно, по своему биологическому смыслу это поведение достаточно близко к поведению кобеля домашней собаки, который во время прогулки с хозяином на другом конце поводка метит своей мочой каждый угол дома, столб или дерево. В большинстве случаев территориальные особи знают, где заканчивается их участок, а где начинаются участки соседей. Положение границы — результат уравнивания усилий хозяев соседних территорий по расширению своих участков. Нарушение чужой территории вызывает стычки, причем исход этих стычек обыкновенно зависит от того, на чьей территории они происходят.

«Комплекс территориального поведения отнюдь не исчерпывается прямыми нападениями, схватками, погонями и т.п. Более того, такие жесткие формы охраны в чистом виде встречаются достаточно редко; практически всегда агрессия сопровождается ритуальными формами поведения: позы угрозы, специфические звуковые сигналы, демонстрация нападения без доведения его до физического контакта и т.д. Значение угрозы имеет, например, определенный наклон туловища к горизонтали у ряда видов рыб, «приподнятые» позы некоторых бесхвостых амфибий, «кивание» головой, приподнимание и опускание передней части тела и расправление горловой складки у ящериц-игуан, многообразные формы демонстраций у разных млекопитающих. В подавляющем большинстве случаев демонстрации угрозы воспринимаются особью, попавшей на чужой участок, как сигнал к бегству» (И.А. Шилов, 1998).

Зачастую в территориальной популяции животных размножаются не все особи, а только те, кто обладает индивидуальным участком. «Бродяги» вынуждены оставаться бездетными, ожидая случая, когда им удастся занять территорию, освободившуюся в результате действий хищника или отбить участок у состарившегося хозяина территории. Такое поведение является эффективным способом стабилизации численности популяции: в любой момент размножается столько особей, сколько на данной территории есть индивидуальных участков. Потери поголовья хозяев участков не критичны: на их место тут же заступают особи из числа «бродяг», популяционного резерва. Территориальность не единственный внутривидовой механизм, ограничивающий рост численности популяции. К примеру, у мышевидных грызунов регуляция плодовитости в зависимости от плотности осуществляется гормональным путем. При избыточной плотности популяции количество контактов между сородичами превышает определенный предел и вызывает реакцию стресса и гормональные перестройки, ведущие к снижению плодовитости.

Из предыдущего изложения могло создаться впечатление, что популяция — это арена борьбы и бескомпромиссной конкуренции всех против всех. Конечно, это не так. Биология знает множество примеров взаимопомощи и поддержки в популяции. Особенно интересно понять причины **альтруистического поведения**, то есть такого поведения, при котором одна особь несет какой-то ущерб или даже жертвует жизнью ради других особей. Проще всего понять такое поведение, когда речь идет, например, о матери, защищающей свой выводок. Даже если мать гибнет, возможна ситуация, когда суммарная репродуктивная ценность (то есть ценность для будущего популяции) потомства выше, чем ценность самой матери. Например, если бы существовал ген, заставляющий мать жертвовать своей жизнью ради детей, такой ген мог бы распространяться в популяции благодаря лучшей выживаемости детей альтруистичных матерей.

Приведенное рассуждение вполне соответствует духу **социобиологии** — науки, которая объясняет поведение животных (и, в частности, человека) как результат отбора генетически предопределенных признаков. Создателем социобиологии считается американский специалист по поведению насекомых Эдуард Уилсон, опубликовавший в 1975 книгу «Социобиология. Новый синтез». Логику этой науки проще всего показать на примере родственного отбора, описанного одним из классиков социобиологии, Уильямом Гамильтоном. Гамильтон смог объяснить, почему чаще всего альтруистическое поведение регистрируется у социальных перепончатокрылых — пчел, ос и муравьев. Дело в том, что

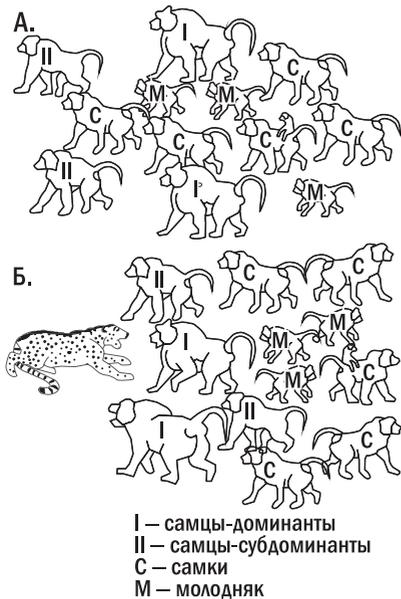


Рис. 4.17.1. У павианов зарегистрирована способность бездетных самцов идти на самопожертвование, защищая стаю. Здесь упрощенно показан походный порядок павианов (А.) и их строй при нападении хищника (Б.)

для этих насекомых характерна достаточно необычная система хромосомного определения пола. Самка этих насекомых может откладывать неоплодотворенные яйца (с одним хромосомным набором), из которых выходят самцы, и оплодотворенные (с двумя), из которых выводятся самки. Обычно сходство генов родителей и детей, а также детей друг с другом составляет $1/2$ (половина генов сходны, половина — нет). Однако у перепончатокрылых ситуация иная. Сходство матери и ее дочерей — $1/2$, а вот сестер друг с другом — $3/4$ (поскольку отцовская наследственность состоит из единственного набора хромосом, все дочери получают его полностью). Это означает, что самка обеспечит лучшую выживаемость собственных генов, если будет ухаживать за своими сестрами, а не за своими дочерьми! Видимо, эти механизмы действительно являются причиной возникновения семей общественных насекомых, где размножается одна самка (матка или царица), а большая часть особей представлена бесполоыми самками, которые ухаживают за потомством матки — собственными сестрами. Описанный механизм, обуславливающий альтруистическое поведение, действует

только на самок. И действительно, например, у пчел самцы (трутни) не принимают участия в совместной деятельности семьи.

Впрочем, социальность у насекомых возможна не только на основе описанного генетического механизма. Доказательством этого являются термиты. Вероятно, причина их социальности иная — коллективное пищеварение, при котором для расщепления целлюлозы особи вынуждены многократно поедать экскременты друг друга. Кстати, у термитов и самки, и самцы вносят одинаковый вклад в «общественные» работы.

Замечательно объясняя многие удивительные особенности поведения насекомых, социобиология «срабатывает» несколько хуже, когда речь идет, к примеру, о млекопитающих. Это может быть связано со многими причинами, в числе которых та, что у животных с гибким поведением, по всей видимости, отсутствуют гены, жестко предопределяющие тот или иной способ действий в какой-то ситуации. Приложимость выводов социобиологии к описанию поведения человека до сих пор остается предметом ожесточенных научных и околонучных споров.

К примеру, практически все потомство в стаде павианов принадлежит нескольким доминантам (вожакам), которые, объединяя свои усилия, удерживают самцов-субдоминантов в подчиненном состоянии (в частности, запрещая тем спариваться с самками). Периодически, по мере старения вожаков, в группе павианов происходят «революции»: субдоминанты совместными усилиями «свергают» старых вожаков и получают приоритетный доступ к еде и самкам. Однако в случае внешней опасности (например, нападении леопарда) и доминанты, и субдоминанты объединяют свои оборонительные усилия и достаточно часто жертвуют своими жизнями, защищая группу (рис. 4.17.1). С точки зрения социобиологии молодой самец, отдающий жизнь за группу до того, как он оставил потомство, поступает «неправильно». Однако если мы рассмотрим эту ситуацию не с точки зрения отбора отдельных генов, а с точки зрения особенностей психики самца, как вожака, так и не добившегося лидирующего статуса, нам станет «понятна» готовность обезьяны отгонять хищника от стаи любой ценой.

4.18. (дополнение) Как паразиты «подставляют» своих хозяев

Жизненный цикл паразитов строится «с учетом» пищевых предпочтений и поведения их хозяина. Зачастую паразиты вмешиваются в жизнедеятельность окончательного хозяина, повышая вероятность его поедания окончательным хозяином. Приведем три примера, два из которых изучены хорошо, а третий до сих пор является предметом споров.

На поверхности мелководных слаботекущих водоемов иногда можно увидеть плавающих на поверхности живых рыб с раздутым брюхом. Рыбаки называют такую рыбу «солитерной»: в полости ее тела лежат клубки из белых лент. Это промежуточная стадия (плероцеркоид) развития ленточных червей (родственников бычьего сосальщика), лигулы и диграммы (*Ligula*, *Digamma*). Окончательная стадия этих цестод паразитирует на рыбоядных птицах — цаплях, чайках и других. С пометом птиц яйца паразитов попадают в водоемы. Выходящая из них личинка заражает первого промежуточного хозяина — циклопа; когда такого циклопа съедает рыба, в ней развиваются плероцеркоиды. После достижения ими зрелости они нарушают работу плавательного пузыря рыбы, заставляя ее подниматься на поверхность. Это делает рыбу легкой добычей окончательного хозяина паразита — птицы. Кстати, для человека «солитерная» рыба и даже сами плероцеркоиды вполне съедобны и не представляют никакой опасности.

К той же группе, что и печеночный сосальщик, принадлежит сосальщик лейкохлоридиум (*Leucochloridium paradoxum*). Его окончательным хозяином являются певчие насекомоядные птицы. С пометом птиц яйца этих паразитов попадают на траву, где их поедают

растительноядные наземные улитки — янтарки. Жизненный цикл этого паразита укорочен, и в теле янтарки появляются спороцисты, которые сразу же производят будущих марит. Спороциста пронизывает все тело янтарки, и ее выросты выходят в щупалеца улитки. Сквозь тонкие покровы щупалец хорошо просвечивают яркие полосатые выросты спороцисты. Эти выросты совершают довольно резкие движения, то расслабляясь, то сокращаясь благодаря своей мощной мускулатуре. Птицы обращают внимание на таких янтарок, принимают их извивающиеся щупалеца за личинок насекомых и склеивают их, заражаясь паразитом.

Третий, дискуссионный пример воздействия паразитов на их промежуточных хозяев, касается токсоплазмы (*Toxoplasma gondii*), широко распространенного паразита кошек и крыс. Это простейшее, дальний родственник малярийного плазмодия, относящееся, как и он, к типу Апикомплексные. Крыса является промежуточным хозяином токсоплазмы. Чтобы промежуточный хозяин вернее попал в зубы к окончательному (кошке) и токсоплазмы могли пройти стадию полового размножения, они меняют поведение крысы. Зараженная крыса теряет осторожность, у нее исчезает страх перед запахом кошки и кошачьей мочи. Несущая паразитов крыса заходит на кошачью территорию и становится добычей хищника.

Опасность токсоплазмозов для человека раньше связывали лишь с заражением во время беременности. Если, поиграв с милой кошечкой, женщина впервые заражается этим паразитом во время беременности, тот передается через плаценту плоду и может вызвать слепоту, гидроцефалию (мозговую водянку) или обывествления в мозгу. Считалось, что кроме этого токсоплазмозы протекают у человека практически бессимптомно, хотя было известно, что ими заражена значительная часть населения планеты (примерно 40%). Источником заражения является кал кошек, которые ели крыс, или непрожаренное мясо животных, контактировавших с этим калом. Впрочем, ряд полученных в последнее время данных указывает, что паразит может влиять на психику не только крыс, но и людей. Хотя находящемуся в мозге человека паразиту тяжело добиться того, чтобы его съела кошка, токсоплазма может влиять на поведение хозяина, изменяя биохимию его мозга. Например, американские страховые компании достоверно зарегистрировали, что риск разбить свой автомобиль почти в три раза выше у носителей токсоплазм, чем у людей, свободных от этих паразитов. Возможно, токсоплазмы в некоторой степени приспособлены и к использованию человека. наших предков, африканских приматов, ели хищники семейства кошачьих: и сохранившиеся сейчас львы с леопардами, и вымершие саблезубые кошки.

Из-за особенностей климата и культуры токсоплазмоз распространен неравномерно. Им поражено всего около 7% жителей Англии и Японии и 80% населения Бразилии (благоприятный для паразита климат) и Франции (там любят мясо с кровью). В США зараженность колеблется для разных штатов от 18 до 29%. Удалось обнаружить связь между степенью зараженности разных народов токсоплазмами и особенностями культуры этих народов. Судя по имеющимся данным, паразит усиливает у человека ощущение беспокойства, неуверенности, депрессии и вины. Какой характер примет аномалия — бытового невроза, болезненного ощущения личной греховности или просто усиленной религиозности — определяется уровнем культуры и социальным окружением зараженного человека. Женщины от действия токсоплазм становятся более интеллектуальными и сознательными, участливыми и склонными к морализаторству; они заводят больше подруг, делают много покупок. Для мужчин же характерна тенденция к ослаблению интеллекта, догматичности, эмоциональной изменчивости, ревности. При этом представителям обоих полов становится труднее сосредоточиться на решении какой-то задачи. Оценивая приведенные данные, не следует забывать, что, кроме паразитов, процессы в психике современного человека сдвигает и множество других факторов (например, действие алкоголя, никотина, кофеина, искусственного освещения, избыточной плотности населения и др.).

4.19. (дополнение) Популяционные системы зеленых лягушек

При научном описании действительности наблюдаемое биоразнообразие упрощается до определенного набора схем. Так, в биологии принято считать, что организмы принадлежат к каким-то видам — ограниченным и самостоятельным эволюционирующим совокупностям. Виды существуют в виде иерархически подразделенных популяций — самовоспроизводящихся групп, населяющих определенную территорию. Каждая особь вида несет комплекс наследственной информации — генотип, отражающий характерные особенности ее вида. Для животных типично, что генотип особи состоит из двух геномов — единичных наборов наследственной информации, передаваемых в определенном количестве хромосом. Один из геномов особь получает от матери, а другой — от отца. Половые клетки, производимые особью, содержат по одному геному, формирующемуся в результате рекомбинации (перемешивания) материнского и отцовского геномов. Однако существуют биосистемы, не подчиняющиеся описанным правилам. К их числу относятся гибридогенные комплексы с гемиклональным наследованием.

Межвидовая гибридизация (скрещивание особей близких видов) может приводить к различным результатам. Если геномы двух видов отличаются достаточно сильно, развитие их гибридов оказывается невозможным. Но когда гибриды оказываются жизнеспособными, их геномы часто оказываются неспособными к взаимодействию, необходимому для образования половых клеток. При этом возникают бесплодные гибриды. Если же геномы разных видов совместимы друг с другом, гибридизация может приводить к размыванию границ между видами. Однако существует и промежуточная между двумя последними случаями категория — гибриды с **гемиклональным наследованием**. Такие гибриды способны продуцировать половые клетки. Особенность таких гибридов состоит в том, что их геномы неспособны к рекомбинации. В половые клетки переходит лишь один из родительских геномов, а второй — уничтожается, элиминируется. Впервые такой феномен был зарегистрирован у рыб *Poeciliopsis*. Одной из популярных групп для его изучения стали европейские зеленые лягушки (*Pelophylax esculentus* complex).

К названному комплексу принадлежат два родительских вида: прудовая, *Pelophylax lessonae* (Camerano, 1882) и озерная, *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) лягушки, а также их гибриды, названные съедобными лягушками, *Pelophylax esculentus* (Linnaeus, 1758). Названия этих форм даны в соответствии с результатами последней ревизии системы амфибий. Более известны их традиционные названия — *Rana lessonae* Camerano, 1882, *Rana ridibunda* Pallas, 1771 и *Rana esculenta* Linnaeus, 1758. Почему гибридная форма носит имя, подобное видовому? Одна из причин этого состоит в том, что гибридные лягушки могут длительно существовать без повторных скрещиваний родительских видов и образовывать популяции, в которых они успешно воспроизводятся в течение многих поколений.

Описывая воспроизводство зеленых лягушек, мы обозначаем геном *P. lessonae* (состоящий из 13 хромосом) символом L, а геном *P. ridibundus* (тоже 13 хромосом) — R. Гибриды могут сильно отличаться по своему генотипу; кроме диплоидов, LR, известны триплоиды (LLR и LRR) и даже тетраплоиды (LLRR и другие). Гемиклональное наследование у *P. esculentus* выражается в том, что только один из геномов диплоидных гибридных лягушек переходит в гаметы. Такой геном называется **клональным**; это обстоятельство можно обозначать, заключая символ соответствующего генома в скобки. Таким образом, можно предположить существование диплоидных гибридов (L)R, L(R) и (L)R. Например, во многих местообитаниях Восточной Украины совместно обитают и размножаются *P. ridibundus* и *P. esculentus*. Особи родительского вида производят гаметы с рекомбинантными геномами этого вида, а гибриды — только гаметы с клональным геномом. Наиболее распространена здесь форма гибридов (L)R, клонально передающая геном *P. lessonae*: (L).

При скрещивании *P. ridibundus* с такими гибридами все потомство оказывается гибридным и передает далее тот же клональный геном: $RR \times (L)R \rightarrow (L)R$.

Совокупности особей, где происходят подобные скрещивания, не корректно называть «популяциями», так как их составляют животные, не принадлежащие к одному виду. Авторы данного пособия предложили называть такие биосистемы **гемиклональными популяционными системами** — ГПС. ГПС *P. esculentus* complex можно классифицировать, обозначая заглавными буквами видовых имен набор основных форм лягушек в их составе. Так, выделяют L-, R-, E-, L-R-, L-E-, R-E-, и R-E-L-типы ГПС. Приведенная классификация не исчерпывает разнообразия таких ГПС. Например, можно выделить E-тип — «чистые» ГПС гибридов из диплоидов обоих полов; Et-тип — ГПС гибридов из ди- и триплоидов; R-Em-тип (R-Ef-тип) — ГПС из *P. ridibundus* и самцов (самок) *P. esculentus* и т. д.

Пример ГПС сложного состава дают зеленые лягушки, обитающие в окрестностях биостанции Харьковского национального университета им. В.Н. Каразина в с. Гайдары Змиевского района Харьковской области (табл. 4.19.1). Одним из особенностей этой ГПС является высокая доля в ней полиплоидных гибридов. Эта ГПС обитает за пределами ареала *P. lessonae*; единичные сеголетки прудовых лягушек появляются здесь в результате скрещиваний гибридов (L)R (при так называемом **гибридолизе** — выщеплении родительского вида при скрещивании гемиклональных гибридов). Почему лягушки, возникающие при гибридолизе, оказываются нежизнеспособными? Геномы диплоидных гемиклональных гибридов функционально различны. Клональный геном передается через половые клетки из поколения в поколение без рекомбинации. В отсутствие рекомбинации в нем накапливаются неблагоприятные изменения (такой популяционно-генетический феномен назван «храповиком Мёллера»). Поскольку не у всех гибридных лягушек гаметогенез проходит нормально, клональные геномы будут подвергаться интенсивному отбору на способность элиминировать второй, рекомбинантный геном. Жизнедеятельность гибридов обеспечивается в большей мере благодаря рекомбинантным геномам, которые в каждом поколении удаляются при гаметогенезе. Особь, в которой «встретились» два одинаковых клональных генома, существенно измененных в ходе клональной передачи из поколения в поколение, может страдать от разнообразных нарушений развития.

Сравнивая различные типы ГПС *P. esculentus* complex, следует отметить, что не все из них одинаково устойчивы (отличаются с точки зрения сохранения своего состава во времени или его изменения). В качестве примера можно рассмотреть динамику трехкомпонентной ГПС из родительского вида и двухлиней диплоидных гибридов (рис. 4.19.1). Входящие в состав такой системы гибриды могут клонально передавать или геном *P. ridibundus*, или геном *P. lessonae*. Первый случай можно обозначить как производство **конспецифичных** родительскому виду гамет, а второй — как производство **гетероспецифичных** гамет. Фазовое пространство (совокупность возможных состояний) такой

Таблица 4.19.1
Состав ГПС зеленых лягушек в окрестностях биостанции ХНУ в с. Гайдары (количеством знаков «+» показано относительное обилие указанных форм)

	RR	LR	LLR	LRR	LLRR	LR
Неполовозрелые	+++	+++	+	++	+	+
Самки	+++	++	+	++	Вероятно, не доживают до половозрелости	
Самцы	+++	+++	+	++		
Гаметы самцов	R	L	R	L, R	L	R

модели можно представить в виде прямоугольного треугольника, в прямом углу которого находится популяция родительского вида, а на гипотенузе располагаются «чистые» ГПС E-типа из двух форм гибридов в разных сочетаниях.

Реакция такой ГПС на изменение ее состава зависит от ее состояния. Например, при попадании в популяцию родительского вида гибридов с конспецифичными гаметами (переход, обозначенный на рис. 4.19.1 как «а.») система вернется в исходное состояние уже в следующем поколении (б.). Напротив, попадание гибридов с гетероспецифичными гаметами (в.) вызовет процесс повышения их доли в ГПС (г.), ведь все потомство от скрещивания представителей родительского вида с гибридами будет гибридным. Популяция родительского вида находится в неустойчивом состоянии, а ГПС с возрастающей долей гибридов с гетероспецифичными гаметами — в переходном. Возрастание доли гибридов с конспецифичными гаметами приведет к снижению эффективности популяционного воспроизводства вследствие нежизнеспособности особей, возникающих при гибри-

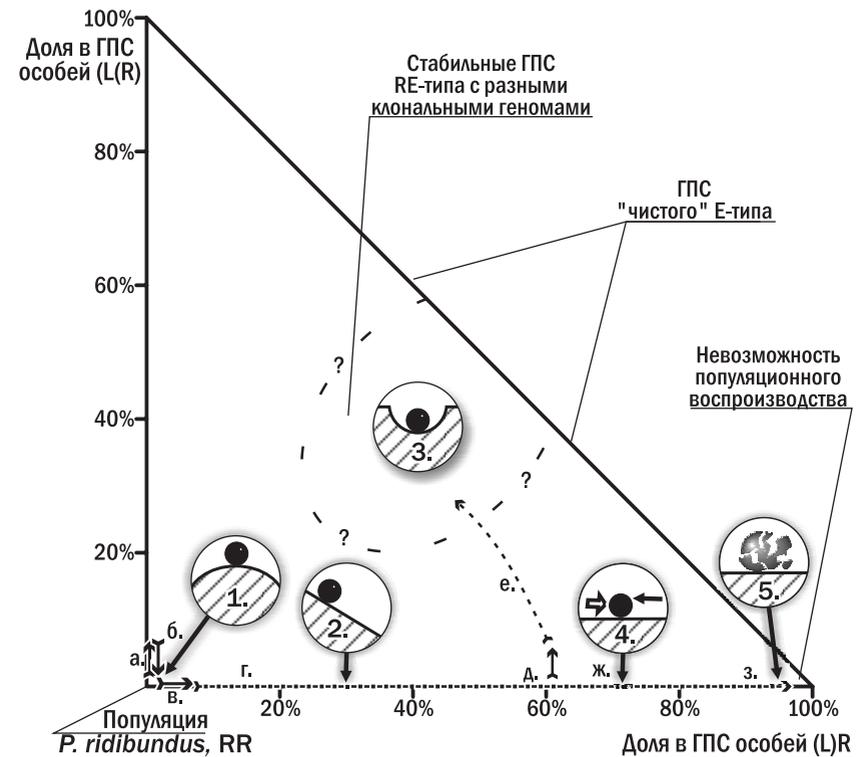


Рис. 4.19.1. Фазовые состояния ГПС зеленых лягушек из родительского вида и двух форм диплоидных гибридов. Трансформации ГПС обозначены буквами (объяснения в тексте). В кругах-«врезках» показаны физические аналогии типов устойчивости системы (1. неустойчивое; 2. переходное; 3. стабильное; 4. балансирующее; 5. деградирующее)

долизе. Однако такое возрастание приведет и к изменению характера частотнозависимого отбора. В этих условиях попадание в популяцию гибридов с конспецифичными гаметтами (д.) может вызвать переход ГПС в стабильное состояние (е.). Если повышенная смертность гибридов уравнивает их преимущество в размножении, ГПС окажется в балансирующем состоянии (ж.). Если в ГПС окажутся только гибриды с конспецифичными гаметтами, а гибридолизные особи окажутся нежизнеспособными, ГПС деградирует и погибнет. Наконец, некоторые из состояний описываемой на рис. 4.19.1 ГПС не могут возникнуть естественным путем. Это относится, например, к ГПС из родительского вида и значительной доли гибридов с конспецифичными гаметтами.

Процессы, подобные описанным, могут приводить к изменению состава ГПС в одном местообитании во времени. Такие феномены регистрировались рядом авторов. Один из таких примеров — изменение лягушек Исыкова пруда в окрестностях биостанции Харьковского университета. В 1995—1996 гг. тамбовский батрахолог Г. А. Лада обнаружил здесь «чистую» ПС Е-типа из гибридов обоих полов. В 2006 году эта система перешла к R-Em-типу, состояла почти исключительно из гибридных диплоидных самцов и зависела в своем воспроизводстве от миграции единичных самок *P. ridibundus* из других местообитаний. Однако (вероятно, в результате прихода в ГПС лягушек с новыми для нее клональными геномами) в 2008 году ситуация изменилась в лучшую сторону. На нересте появились половозрелые самки *P. esculentus*.

Необычность зеленых лягушек не исчерпывается описанными феноменами. Процессы, обеспечивающие существование ГПС, еще далеко не изучены. Так, очевидно, что гемиклональное наследование является следствием необычного протекания мейоза и гаметогенеза. У разных форм гибридных лягушек эти отклонения мейоза от нормы являются, по всей видимости, различными. Особенно интересно понять процессы, обеспечивающие возникновение и воспроизводство триплоидных гибридов.

Клональную передачу отдельного генома можно считать «нарушением» нормального процесса развития. Но в ряде случаев у гибридных лягушек регистрируется и нарушения клональной передачи геномов. Иногда между геномами *P. ridibundus* и *P. lessonae* у гибридных лягушек проходит частичная рекомбинация. Ее результатом являются, например, геномы *P. ridibundus*, несущие некоторое количество генов *P. lessonae* (это можно определить по наличию у носителей таких геномов некоторых белков-маркеров *P. lessonae*).

В тех популяциях, где клональные геномы передаются у гибридных лягушек из поколения в поколение в течение длительного времени, наблюдается снижение генетического разнообразия таких геномов. Интересным исключением из этого правила являются представители *P. esculentus* из верхнего течения Северского Донца (и, в частности, окрестностей биостанции ХНУ). Хотя из-за отсутствия одного из родительских видов повторные скрещивания между ними идти не могут, снижения разнообразия клональных геномов здесь не наблюдается. Вероятно, этот феномен — следствие роли, которую в ГПС выполняют триплоидные гибриды.

В соответствии с представлениями о механизме сетчатой эволюции, предложенными Л.Я. Боркиным и И.С. Даревским, гемиклональная гибридизация и образование триплоидных гибридов может быть одним из этапов возникновения новых видов. Следующие этапы такой эволюции могут быть связаны с появлением тетраплоидных гибридных видов. Являются ли единичные тетраплоидные лягушки, регистрируемые в окрестностях биостанции ХНУ, «первыми ласточками» тетраплоидного гибридного вида, покажет дальнейшее изучение этой группы животных.

Глава 5. Аутэкология и основы средоведения

5.1. Экологическая среда

Каждый эколог должен учиться видеть мир глазами изучаемого им существа.

Михаэль Бигон, Джон Харпер, Колин Таунсенд

Определяя экологию как науку, мы сказали, что она изучает взаимодействие организмов и надорганизменных систем с окружающей средой. Уже из этого определения ясно, что основное свойство окружающей среды — не окружать, а влиять. Именно поэтому окружающую среду правильнее называть экологической средой. **Экологическая среда** — совокупность всех объектов и процессов, которые могут влиять на изучаемую систему.

Изучая взаимное влияние организма и среды, принято их разделять. Зачастую организм и среда рассматриваются при этом как что-то независимое друг от друга. Это упрощение; не только организм нельзя рассматривать отдельно от среды, но и среду нельзя рассматривать вне зависимости от организма. Рассмотрим это на примере. На берегу реки сидит лягушка. Она является открытой системой, которая непрерывно обменивается со средой веществом, энергией и информацией. Можем ли мы рассматривать лягушку отдельно от среды? Только условно. Прекращение обмена веществом, энергией и информацией лягушки с внешней средой будет означать ее быструю смерть. Но даже если мы переместим лягушку в какие-то другие условия, она все равно сохранит связь с той средой, к которой приспособлена. Животное, о котором мы говорим, создано образом жизни берегового соскакивателя в воду. В строении ее конечностей, туловища, головы и органов чувств отражены свойства берега и воды. Образующие ее тело молекулы построены из полученных из этой среды атомов и отражают ее элементный и изотопный состав. Жизнедеятельность лягушки организована так, чтобы она могла получать необходимые ресурсы, выживать и размножаться именно в этой среде, а не какой-то другой. Вне этой среды она окажется бессмысленным и нежизнеспособным уродцем...

Но ведь среду-то мы можем рассмотреть и независимо от лягушки? Как сказать... Рядом с лягушкой растут кустики осоки. Они находятся в одном месте, но на них влияют разные факторы. Солнечный свет для лягушки — источник тепла и освещения, необходимого для поиска добычи и заблаговременного обнаружения опасности. Для осоки он — источник энергии для фотосинтеза, и для растения весьма важен его спектральный состав. Почва для лягушки — опора, с которой та обменивается теплом и, частично, водой. Для растения чрезвычайно важен состав почвенного раствора, который является для нее источником минерального питания. Одно и то же насекомое окажется для осоки хищником, который может поедать ее ткани, а для лягушки — потенциальной жертвой. Даже если для двух различных организмов является важным одни и те же качества среды, все равно для одного из них эта среда окажется чересчур жаркой, а для другого — слишком холодной, для одного — сухой, а для другого — влажной и т.д. Поскольку среда это то, что **влияет** на организмы, а на разные организмы влияют разные качества среды, различные организмы находятся в различных средах! Эти, а также многие другие соображения придают глубокий смысл принципу нерасторжимости и взаимовлияния организма и

окружающей среды, выдвинутому в XIX веке российским физиологом Иваном Михайловичем Сеченовым.

Так же, как мы не можем отбросить влияние среды на организм, нам нужно рассматривать и влияние организма на среду, так как в результате обмена веществом и энергией с организмом меняется и сама среда. Дыхание, питание, выделение, теплообмен лягушки непрерывно изменяют свойства среды рядом с ней.

Но вы можете сказать, что среду можно описать и вне зависимости от какого бы то ни было организма, просто фиксируя все ее параметры. В какой-то степени это так. И география, и средоведение — «родственные» экологии науки — рассматривают свойства среды вроде бы без прямой связи с организмами. Но даже в этом подходе сказывается учет характерных для организмов свойств. К примеру, температура среды намного важнее для организмов, чем потоки нейтрино (излучаемых Солнцем элементарных частиц, которые весьма слабо взаимодействуют с веществом). Естественно, что, описывая любое местообитание, мы обратим намного меньшее внимание на этот фактор, чем, к примеру, на температурный режим! Наше внимание к тем, а не иным особенностям среды обусловлено тем, то мы взаимодействуем с ней как организмы.

Впрочем, понимая всю нерасторжимость связей организма и среды, мы раз за разом будем их расторгать, следуя редуccionистской (расчленяющей) логике изучения сложных систем. В аутэкологии принято условно разделять объект изучения (организм) и среду, рассматривая модель, называющуюся **моноцен** (условно говоря, «мышь в пейзаже»).

«Изяв» для целей описания из среды тот организм, «глазами которого» смотрит на нее исследователь (см. эпиграф к данному пункту), можно перейти к условному расчленению самой среды. Для изучения среды ее делят на отдельные компоненты — экологические факторы.

5.2. Классификация экологических факторов по их происхождению

Чтобы среду можно было описать и изучить, ее свойства условно рассматривают по отдельности и называют экологическими факторами. **Экологический фактор — отдельная характеристика среды, определенное явление, процесс или свойство, которые могут влиять на изучаемый организм.**

Рассматривать факторы среды можно с двух разных точек зрения: физической и экологической. Например, с физической точки зрения климатические факторы рассматриваются климатологией, рельеф — геоморфологией, почвы — почвоведением и т.п. С экологической точки зрения нас интересует не природа этих факторов, а их влияние на биосистемы.

Потенциальное количество факторов, которые можно выделить, описывая среду, бесконечно. В зависимости от целей исследования используют различные классификации экологических факторов. Вначале мы рассмотрим часто встречающуюся классификацию факторов, в которой они рассматриваются не с точки зрения влияния на организмы (экологически), а в зависимости от своей природы (физически; табл. 5.2.1). Такая классификация пригодна прежде всего для описания какого-либо местообитания или участка среды, будь

Таблица 5.2.1
Классификация экологических факторов по их происхождению

Группа	Подгруппа	Примеры
Абиотические	Климатические	Температура, влажность, солнечное излучение, осадки, ветер и т.д.
	Химические	Состав атмосферы, водной среды и почвенного раствора
	Почвенные (эдафические)	Состав почвы, характер частиц и т.д.
Биотические	Географические (орографические)	Рельеф, географическая широта, экспозиция склона и т.д.
	Фитогенные	Связанные с деятельностью растений
	Зоогенные	Связанные с деятельностью животных
	Микогенные	Связанные с деятельностью грибов
	Бактериогенные	Связанные с деятельностью бактерий
Антропогенные	Антропогенные	Связанные с прямым влиянием человека как живого существа
	Техногенные	Вызванные деятельностью человека по изменению абиотической среды
Антропогенные	Агрогенные	Вызванные влиянием сельскохозяйственной деятельности человека

то поле, на котором можно выращивать ту или иную сельскохозяйственную культуру, или планета, которая рассматривается как потенциальная среда для существования биосферы.

Надо отметить, что часто три основные группы факторов в этой классификации зачастую называют «абиотическими, биотическими и антропогенным». Это неудачный вариант, так как понятие «антропогенный» по своему корню в соответствии с принятой в такой классификации логикой следует рассматривать как категорию биотических факторов.

Иная точка зрения, предлагаемая здесь, такова: если выделять только группу антропогенных факторов, ее следует относить к биотическим. Однако влияние человека не ограничивается проявлениями его биологической природы. Им создана «третья природа» (наряду с неживой и живой), **техносфера**. Ее действие зачастую важнее прямого влияния человеческих существ. Кроме того, значительная часть территории нашей планеты занята искусственными экосистемами (агросистемами), которые заселены измененными человеком растениями и животными. Итак, сбор лесных ягод — пример антропогенных факторов, влияние радионуклидов, рассеянных после аварии на атомной электростанции, — техногенных, а заиливание озера под влиянием стоков с фермы — агрогенных.

Совокупность абиотических факторов в пределах однородного участка называется **биотопом**, а вся совокупность факторов, включая биотические, называется **экотопом**.

5.3. Различие ресурсов и условий

В предыдущем пункте рассмотрена классификация экологических факторов по их происхождению (физической природе). Как вы понимаете, во многих случаях нужны совсем иные классификации, отражающие роль факторов для рассматриваемых организмов. Одна из важнейших таких классификаций — подразделение факторов на условия и ресурсы (франц. *ressource* — вспомогательное средство). **Ресурсы** потребляются организмами и при этом расходуются и исчерпываются, а **условия** влияют на организмы, зачастую изменяются ими, но не расходуются и не могут быть исчерпаны. Ресурсам соответствуют некоторые количества, которые уменьшаются в результате жизнедеятельности организма.

Факторы не являются условиями и ресурсами сами по себе, они являются таковыми лишь для конкретных организмов. Так, солнечный свет является условием для человека и ресурсом для растущих рядом с ним растений. Растения конкурируют за этот ресурс, затеняя друг друга. В полумраке под кронами густого леса можно убедиться, что этот ресурс можно в значительной мере исчерпать: на земле и на нижних частях стволов деревьев в таком лесу можно встретить лишь самые теневыносливые растения.

Еще удивительнее, что один и тот же фактор для одного и того же организма в одном диапазоне значений может быть условием, а в другом — ресурсом! Например, на бедных азотом почвах нитраты являются важным ресурсом для растений, ведь без поступления азота растения не могут синтезировать собственные аминокислоты и другие азотсодержащие соединения. А что будет, если увеличивать количество солей азота в почве? После какой-то концентрации солей азота станет более чем достаточно. При дальнейшем росте концентрации солей азотной кислоты они начнут оказывать неблагоприятное воздействие на обмен веществ растения. Наконец, после какого-то уровня избыток солей в почве затруднит поступление воды в корни (из-за высокого осмотического давления почвенного раствора). В последнем случае ясно, что содержание нитратов в почве стало условием, причем неблагоприятным. Однако задумаемся: мы рассматривали действие на растение одного фактора или разных? С физической точки зрения — одного: солей азотной кислоты в почвенном растворе. С точки зрения влияния на растения — разных: источника азотного питания (ресурса) и фактора засоления почв (условия).

Для организмов-фотосинтетиков (растений, цианобактерий и др.) важнейшим ресурсом является солнечный свет. Именно его энергия обеспечивает существование подавляющей части биомассы на нашей планете. Однако бактерии-хемосинтетики успешно проводят разнообразные окислительно-восстановительные реакции (например, окисляют водород, сероводород, Fe^{2+} до Fe^{3+}) там, где находят зоны контакта между веществами-восстановителями и веществами-окислителями. Созданные автотрофами органические соединения являются источниками вещества и энергии для гетеротрофов.

Второй важнейшей для живых организмов группой ресурсов является разнообразные химические элементы — биогены. К ним относятся примерно половина из 54 встречающихся в природе элементов. Кроме того, для организмов, образующих земные экосистемы, чрезвычайно важно наличие в среде воды, углекислого газа, кислорода, свободного пространства, а также других организмов. Важнейшие условия, в наибольшей степени влияющие

на экосистемы, — температура, влажность воздуха, pH, соленость, течение и различные загрязнители.

5.4. Иные классификации экологических факторов

Выше рассмотрены две классификации экологических факторов: физическая (по их происхождению) и экологическая (разделение на ресурсы и условия). Существует также много иных классификаций.

Например, по их важности для организмов факторы можно разделить на **реквизиты** (лат. *requisitum* — необходимое) — обязательные факторы, без которых невозможно существование организмов, и **аксессуары** (франц. *accessoire* — вспомогательные детали) — факторы, действие которых не является жизненно необходимым. Вероятно, читатель работает с данным текстом, находясь в каком-то помещении. Наличие в воздухе достаточного количества кислорода является при этом реквизитом, а эстетичное украшение стен — аксессуаром.

Не все реквизиты оказываются для организма одинаково важными. Среди них можно выделить лимитирующие факторы. **Лимитирующим** называется фактор, небольшие изменения которого оказывают наибольшие воздействия на рассматриваемые организмы и который в силу этого определяет предел их развитию или распространению (подробнее — см. 5.6. и 5.7.).

Учитывая сказанное, при описании конкретной ситуации факторы можно разделить на **благоприятные, лимитирующие и несущественные**.

Различные классификации отношений между видами, которые тоже можно включить в число экологические факторы, мы рассмотрим в ходе изучения популяционной экологии. Кроме того, для популяционной экологии важно подразделение факторов на **зависящие и не зависящие от плотности** популяции (или, что то же самое, факторы-регуляторы и факторы-модификаторы).

По характеру действия факторы можно разделить на **прямые** (действующие на организм непосредственно, как, например, климатические факторы) и **косвенные**, которые действуют, видоизменяя эффект прямых (как, например, географическая широта или прозрачность воды).

Изменчивость факторов в среде не хаотична. Некоторые факторы изменяются сопряженно, образуя так называемый **комплексный градиент** (лат. *gradiens* — шагающий). Перемещаясь в комплексном градиенте, мы регистрируем согласованное изменение целого комплекса факторов среды. Например, комплексные градиенты формируются такими факторами, как высота над уровнем моря, географическая широта или положение внутри океана.

5.5. Важнейшие факторы в земной биосфере

Рассматривая земную биосферу, мы можем установить, какие факторы оказывают наибольшее влияние на распределение организмов по поверхности планеты. Те факторы, с изменением которых чаще всего окажутся связаны границы распространения организмов, и окажутся лимитирующими. Подробнее действие этих факторов будет рассмотрено в главе, посвященной экосистемам, а здесь мы можем указать, что главные факторы для наземных экосистем — это температура и влажность, а для водных — наличие света и биогенов.

Отчетливой всего распределение организмов по поверхности Земли связано с температурой. Вспомните, какое значение в отношении распределения организмов мы придаем перемещению на юг или на север, ближе к экватору или к полюсам. Главный фактор, который изменяется при таком перемещении, — это температура. Например, кофе можно выращивать только в тех регионах планеты, где в самый холодный месяц средняя месячная температура не опускается ниже 13°C . Иногда зависимость от температуры носит более сложный характер. Например, цереус — гигантский кактус — обитающий в пустыне Сонора в штате Аризона (США), способен выдерживать ночные заморозки зимой только если днем наступит оттепель. Две ночи с отрицательными температурами подряд без оттепели между ними губительны для цереуса, и северная и восточная границы его распространения почти (но не полностью!) совпадают с границами регионов, где никогда не бывает зимних дней без оттепелей (рис. 5.5.1).

Ответить, какая температура оптимальна для живых организмов Земли, невозможно, так как разные организмы предпочитают разные температуры. Можно сказать, что в целом подавляющее большинство проявлений жизнедеятельности на Земле проходит в диапазоне температур от 0°C до $+45^{\circ}\text{C}$, и даже эти температуры смертельно опасны для большинства организмов

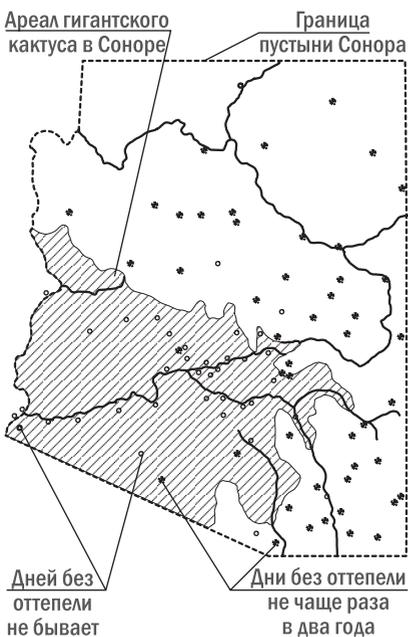


Рис. 5.5.1. Границы распространения цереуса (гигантского кактуса) в пустыне Сонора зависят от климата

нашей планеты. Многие организмы способны переносить временное понижение температуры ниже 0°C , как это происходит зимой в умеренных широтах, но мало какие способны переносить повышение температуры существенно выше указанного предела.

Неблагоприятное действие высоких температур связано с тем, что они приводят к нарушению естественной конформации (пространственной «укладки») ферментов и потери их активности, а низкие температуры приводят к глубокому торможению всех реакций, с которыми связана жизнь организмов. Кроме того, высокие температуры могут приводить к гибели организмов в результате их обезвоживания, а низкие — к повреждению их клеток образующимися внутри них при замораживании кристаллами льда или к обезвоживанию в результате того, что внутриклеточная вода связывается в составе этих кристаллов.

Отсутствие доступной воды оказывается еще более острой пробле-

мой для земных организмов, чем неблагоприятная температура. Вода, без преувеличения, является основой жизни, и там, где нет жидкой воды, жизнь становится невозможной. Именно наличие на поверхности Земли воды во всех ее трех формах (жидкой, твердой и газообразной) стабилизирует на ней температурные условия и делает планету пригодной для множества разнообразных организмов.

Еще одной важнейшей характеристикой Земли является окислительный характер ее атмосферы. Как вы рассмотрите позже, он является результатом действия живых организмов. Большинство из них (включая практически всех животных, а также растения и грибы) принадлежат к **аэробам**, то есть требуют для своей жизнедеятельности достаточного количества кислорода в среде. Распространение **анаэробов** (организмов, живущих без кислорода) на современной Земле ограничено относительно немногочисленными местообитаниями.

5.6. Закон минимума Либиха

В 1840 году немецкий агрохимик Юстус Либих, который изучал минеральное питание растений, сформулировал так называемый **закон минимума**. Исходная формулировка этого закона скорее афористична, чем понятна: «урожай управляется фактором, находящимся в минимуме». В то же время выражаемая этим законом мысль вполне соответствует здравому смыслу. Поясним ее на конкретном примере.

Некоему растению для развития необходимо 400 единиц N (азота), 60 единиц P (фосфора), 50 — K (калия) и 0,1 — B (бора). В «распоряжении» растения, в почве, в которой оно развивается, есть 100 ед. N, 30 ед. P, 30 ед. K и 0,08 ед. B (рис. 5.6.1). Итак, растение сталкивается с недостатком всех рассмотренных элементов питания. Недостаток какого ресурса скажется на растении в наибольшей степени?

Предположение, что сильнее всего будет влиять бор, поскольку его абсолютное количество минимально, ошибочно. Для организма важно не абсолютное значение количества ресурса, а относительное — его доля от потребности. Вы можете убедиться, что потребности растения в азоте удовлетворены на 25%, в фосфоре на 50%, в калии на 60% и в боре — на 80%. Итак, острее всего растение ощутит недостаток азота. А какой элемент питания станет самым важным для растения, если в почву добавить 200 единиц азота? Естественно, фосфор!

Обратите внимание, что растение будет по-разному реагировать на изменение доступности важных для

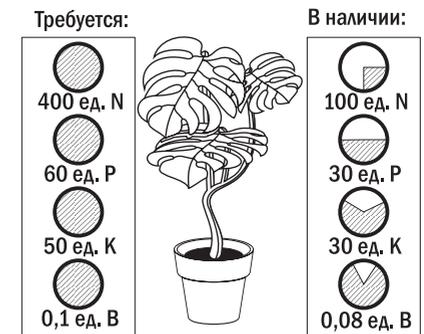


Рис. 5.6.1. Обеспеченность каким ресурсом сильнее всего влияет на это растение?

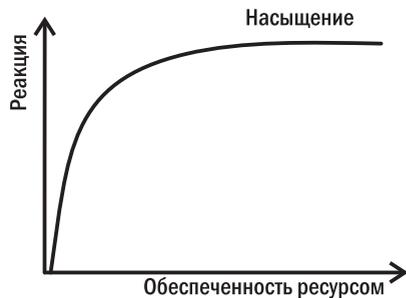


Рис. 5.6.2. Реакция организма на обеспеченность ресурсом. Кривая не может быть продолжена вправо, так как там рассматриваемый фактор перестает действовать как ресурс, и становится условием

него ресурсов. В приведенном примере (в начальных условиях) даже небольшое изменение доступности азота вызовет сильную реакцию растения. Напротив, изменение концентрации калия или бора окажет весьма слабое влияние на страдающий от недостатка азота организм. Мы можем убедиться, что предел развития организма определяет наиболее недостающий ресурс.

Фактор, небольшие изменения которого оказывают наибольшие воздействия на рассматриваемые организмы и который в силу этого определяет предел их развитию или распространению, называется **лимитирующим** (ограничивающим).

Рассмотрев этот пример, можно выразить закон минимума Либиха более понятным образом. Далее приведены две формулировки: относительно краткая и более развернутая.

Лимитирующим является тот ресурс, которого более всего недостает.

На рост и развитие организма наибольшее влияние оказывает тот ресурс, доля обеспеченности которым минимальна.

Как вы понимаете, определение того, какой именно из факторов является лимитирующим, чрезвычайно важно. Чтобы повлиять на организм, необходимо обеспечивать его именно лимитирующим ресурсом, а не каким-либо другим.

На рис. 5.6.2 показана типичная форма зависимости реакции организма (например, его роста, биомассы, урожая и т.п.) на обеспеченность ресурсом. В левой части графика ресурс может быть лимитирующим. Небольшие изменения его доступности оказывают сильное влияние на организм. В правой части данного графика ресурса уже достаточно, и наступает насыщение.

Существуют ситуации, когда закон минимума «не работает». Это касается случаев возможной взаимозаменяемости некоторых ресурсов (для растений соли аммония и нитраты в большой степени взаимозаменяемы; насекомоядные растения и вовсе могут получать азот из «поедаемых» животных), а также в условиях изменяющейся среды. Так, в ручье, даже при условии недостатка одного из биогенов, водное растение может обеспечить свои потребности в нем (вода, из которой извлечен какой-то элемент питания, утекает, вместо нее притекает другая; обеспеченность данным элементом теряет важнейшее свойство ресурса — исчерпываемость).

5.7. Принцип толерантности Шелфорда

То, какой из ресурсов окажется лимитирующим, определяется законом минимума Либиха. Однако лимитировать могут не только ресурсы, но и условия! Каким правилам подчиняется их действие?

В 1913 г. американский эколог Виктор Шелфорд выдвинул принцип **экологической толерантности** (выносливости). Согласно этому правилу, для каждого фактора существует диапазон экологической толерантности, ограниченный нижней и верхней кардинальной (критической) точками, внутри которого можно выделить зоны угнетения и благополучия. Неблагоприятными (и лимитирующими) могут быть как высокие, так и низкие значения условий. Поэтому реакция организма оказывается нулевой и при чрезмерно низких, и при запредельно высоких значениях важного для него условия (рис. 5.7.1).

Принцип Шелфорда можно выразить так. **Среди значений любого условия есть определенный диапазон толерантности — тот промежуток, в котором может существовать рассматриваемый организм. Оптимальное значение условия находится внутри этого диапазона. Чем дальше значение условия отклоняется от оптимума, тем сильнее его неблагоприятное действие на организм. Лимитирующим оказывается то из существенных для организма условий, значение которого сильнее всего отклоняется от оптимального.**

Закон Либиха и принцип Шелфорда могут рассматриваться как части правила лимитирующего фактора. Ф. Клементс и В. Шелфорд выдвинули в 1939 г. концепцию первичного цикла (происходит столько базовых циклов, например, делений клеток, на сколько хватит полного комплекса ресурсов и сколько позволят другие факторы). А. Тиннеманн предложил в 1942 г. правило слабейшего звена в цепи («организм не сильнее самого слабого звена в цепи своих жизненных запросов»). Не следует забывать, что в этих обобщениях не учитываются многие явления, оказывающие влияние на то, какой фактор окажется лимитирующим. В их числе вероятностный характер многих взаимодействий, явление биологической компенсации, сложный характер взаимосвязей между факторами, проявление действия популяционных и экосистемных механизмов регуляции.

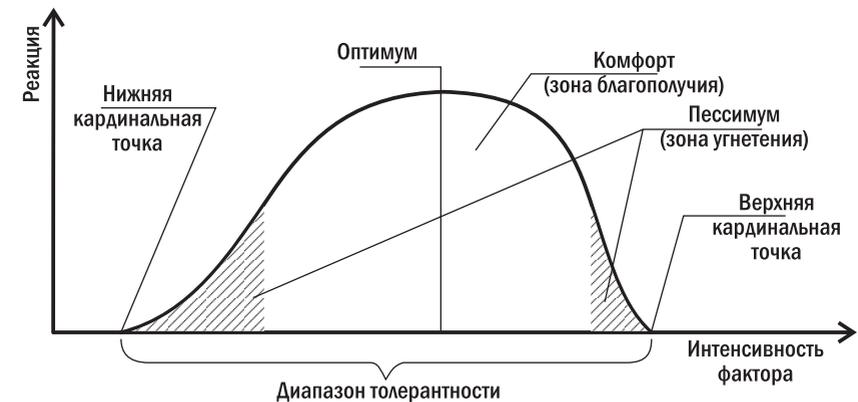


Рис. 5.7.1. Реакция организма на значение экологического фактора (условия) — пояснение правила толерантности Шелфорда

5.8. Термины, описывающие толерантность организмов

Различные организмы отличаются как по ширине, так и по значению характерных для них диапазонов толерантности. Широту диапазона толерантности показывает приставка «эври-», узость — «стено-». На приспособленность к высоким значениям рассматриваемого фактора указывает приставка «поли-», к низким — «олиго-». Таким образом, в отношении температуры среди организмов можно выделять эвритермы, стенотермы, олиготермы и политермы. Веслоногий рачок *Copilla mirabilis* не выдерживает температуры за пределами 23–29 °С, а лиственница Гмелина (*Larix gmelinii*) выносит колебания температуры от +30 °С до –70 °С.

Корень «-галинность» используется в терминах, описывающих толерантность к солености, «-оксибионтность» — к содержанию кислорода в воде, «-гигричность» — к влажности и т.д. В отношении общей широты экологических ниш могут быть выделены эврибионты и стенобионты. Так, форель является стенооксибионтом и полиоксибионтом, а карась — эвриоксибионтом. Серая ворона, встречающаяся в самых разнообразных местообитаниях, является эврибионтом, а черный дятел (желна), связанный со строго определенным типом старых лесов, — стенобионтом.

Границы толерантности отличаются для разных стадий развития организмов, для разных полов, для разных процессов. Аквариумистам хорошо известна генеративная стенотермность (и шире — генеративная стенобионтность) многих аквариумных рыб. Сохранить живой взрослую рыбу намного проще, чем добиться размножения в неволе и сохранить жизнь молоди. Различие по толерантности отдельных популяций — результат изменчивости, микроэволюции, акклимации (привыкания особей к измененным условиям) и акклиматизации (приспособлению популяций к существованию в измененных условиях).

Русский ботаник и эколог Леонтий Григорьевич Раменский сформулировал принцип индивидуальности экологии видов (точнее было бы сказать — уникальности), согласно которому каждый вид характеризуется уникальными особенностями в требованиях, предъявляемых к среде своего обитания.

5.9. «Взаимодействие факторов»

Как мы указывали, экологическая среда — единое целое, и на любой организм одновременно действует вся совокупность факторов. Сходным образом и реакция организма на среду представляет собой единое целое. Естественно, в реакции организма можно выделить более важные и менее важные составные части. Например, человек, который мерзнет, значительную часть своей энергии будет тратить на разогрев своего тела (дрожать, интенсивно двигаться, искать теплое место), а голодный человек будет стремиться добыть пищу. Тот из факторов, который на данный момент окажется самым неблагоприятным, вызовет наиболее отчетливую реакцию организма.

А если человек одновременно испытывает и холод, и недостаток пищи? Ему будет намного труднее бороться с каждым из этих факторов! При наличии достаточного количества высококалорийной пищи проще противостоять холоду; мерзнувший человек намного быстрее обессилеет от голода, чем тот, который находится в комфортных температурных условиях. Значит, реакции

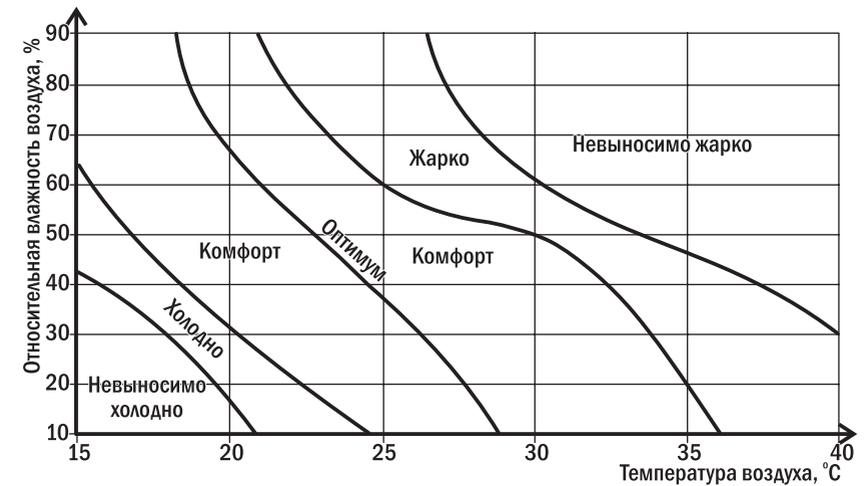


Рис. 5.9.1. Реакция легко одетого человека на различные значения температуры и влажности воздуха в закрытом помещении

организма на эти два фактора влияют друг на друга. Говорят, что в этом случае наблюдается взаимодействие двух факторов.

Обратите внимание: в рассмотренном примере речь шла не о взаимодействии двух факторов в их физическом смысле, а о взаимодействии реакций организма на их влияние. На уровне языковых конструкций мы еще раз подтверждаем, что для экологии важны не факторы сами по себе, вне связи с организмом, а их действие на то существо, с «точки зрения» которого мы оцениваем экологическую среду.

Знаете ли вы, что в сауне (финской бане) с сухим воздухом человек с легкостью выдерживает более высокую температуру, чем в русской влажной бане? Это связано с тем, что в сухом воздухе происходит охлаждение поверхности кожи, слизистых оболочек дыхательных путей и легких благодаря испарению воздуха с их поверхности.

Характеризуя силу мороза, на Севере и Дальнем Востоке России говорят не просто об отрицательных температурах. Мороз характеризуют жесткостью, учитывая при этом и температуру, и влажность, и силу ветра. Даже не обращаясь к столь экстремальным примерам, мы можем убедиться во взаимодействии таких факторов, как температура и влажность (рис. 5.9.1).

Взаимодействовать могут факторы, очень разные по своей биологической природе. В ботанических садах в открытом грунте очень часто произрастают растения из иных климатических зон. Значит, местный климат может подходить чужеземным растениям! Однако в диких условиях те же виды растений прижиться не смогут. Дело в том, что способность этих растений противостоять видам-конкурентам зависит от климата. В ботанических садах пропалывающие грядки садовники устраняют конкурентов выращиваемых видов растений. Итак, способность противостоять конкурентам зависит от климата!

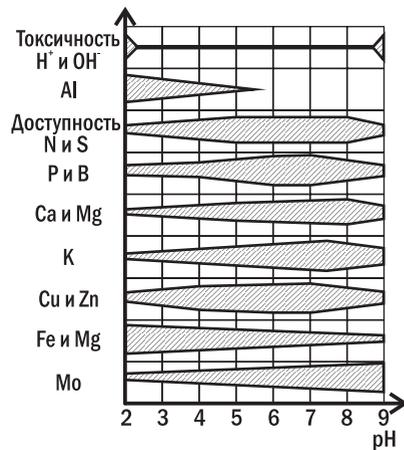


Рис. 5.9.2. Влияние pH (кислотности) почвенного раствора на доступность для растений различных элементов минерального питания

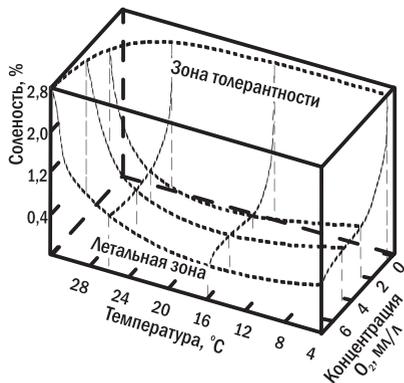


Рис. 5.9.3. Экологическая ниша по Хатчинсону, определенная по трем факторам (температура, концентрация кислорода и соленость) для омара

В результате описанных действий мы получаем гиперобъем (многомерный объем) в пространстве факторов, включающий такие их значения, при которых возможно существование рассматриваемого вида. Назовем его **экологической нишей по Хатчинсону** (рис. 5.9.3). Двумерную нишу можно было бы представить себе как квадрат на плоскости двух признаков, а трех-

мерную — как параллелепипед. Но организм вряд ли сможет вынести одновременное неблагоприятное действие всех трех факторов (случай, соответствующий углу параллелепипеда). Самые благоприятные условия для организма складываются где-то внутри ниши, а неблагоприятные — по краям (рис. 5.9.4). Если факторы (точнее, реакции на них) будут взаимодействовать, действительная форма ниши по Хатчинсону будет иной. То, что неблагоприятное значение одного фактора сужает диапазон толерантности к другим факторам, выражается в «скруглении» углов многомерной ниши.

Неблагоприятные значения одного фактора сужают диапазоны толерантности к другим факторам.

Реакции на взаимодействующие факторы могут быть связаны в том или ином физиологическом балансе организма: водном, тепловом, энергетическом и т.д.

Взаимодействие факторов может быть отражено с помощью понятия экологической ниши по Хатчинсону, предложенному в 1957 г. К этому времени понятие «экологическая ниша», введенное в обиход Дж. Гринеллом и Ч. Эльтоном, трактовалось как понятие, относящееся к экологии сообществ. Американский эколог и гидробиолог Джордж Хатчинсон переосмыслил это понятие.

Логика Хатчинсона была такова: представьте себе, что в качестве первого шага мы откладываем на линейной оси диапазон толерантности интересующего нас вида, соответствующий какому-то фактору. Вторым шагом мы добавляем еще одну ось, соответствующую какому-то иному важному для этого организма фактору, и откладываем на этой оси соответствующий ей диапазон толерантности. После того, как мы охарактеризовали пределы толерантности для двух факторов, добавим к ним третий, четвертый... — столько, сколько нужно, чтобы охарактеризовать основные запросы данного вида.

Результат взаимодействия факторов зависит от их специфики и механизмов приспособления к их неблагоприятному действию (рис. 5.9.2), но все-таки одно общее правило, описывающее такое взаимодействие, мы можем назвать.

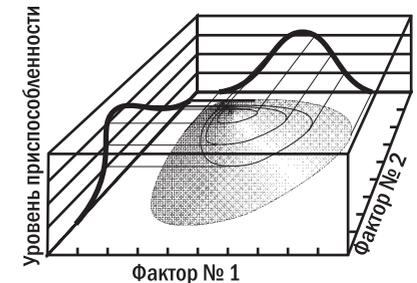


Рис. 5.9.4. Пространство внутри ниши неоднородно. Здесь показано различие уровней приспособленности для двумерной экологической ниши по Хатчинсону

5.10. Концепция стресса по Селье

Вопреки ходячему мнению, мы не должны — да и не в состоянии — избегать стресса. Но мы можем использовать его и наслаждаться им, если лучше узнаем его механизмы и выработаем соответствующую философию жизни.
Ганс Селье

Как установил в 1936 году канадский ученый Ганс Селье, самые различные воздействия на организм человека и других животных вызывают сходную реакцию, связанную с деятельностью нервной и эндокринной систем. Такую реакцию вызывают как физические (например, неблагоприятные климатические условия или высокая физическая нагрузка), так и психические воздействия; эти воздействия могут быть как неблагоприятными (как горе), так и благоприятными (как сильная радость).

Стресс (от англ. *stress* — напряжение), или общий адаптационный синдром, — неспецифический ответ организма на разнообразные воздействия.

«Нелегко представить себе, что холод, жара, лекарства, гормоны, печаль и радость вызывают одинаковые биохимические сдвиги в организме. Однако дело обстоит именно так. Количественные биохимические измерения показывают, что некоторые реакции неспецифичны и одинаковы для всех видов воздействий» (Ганс Селье, 1982).

Значение стресса заключается в том, что он увеличивает возможности организма приспособляться к изменившимся условиям и неблагоприятным факторам. По Селье, стрессовая реакция на какое-то воздействие может выражаться в двух разных формах, зачастую последовательно следующих одна за другой.

Во время **эустресса** приспособительные возможности организма расширяются. Например, в этом состоянии организм способен компенсировать неблагоприятные

гоприятные значения многих экологических факторов. К примеру, известно, что на линии фронта, находясь в тяжелых условиях, солдаты чрезвычайно редко болеют простудами и «вылечиваются» от многих хронических болезней. В состоянии борьбы за выживание организм использует все имеющиеся у него энергетические резервы, чтобы приспособиться к суровым условиям. Часто реакция эустресса позволяет решить стоящие перед организмом проблемы, и на этом стрессовая обстановка истощает себя. В ходе эустресса можно выделить две фазы: фазу тревоги (действие фактора, вызвавшего стресс) и фазу сопротивления, когда способность организма противостоять воздействиям возрастает.

Хуже, если, несмотря на реакцию эустресса, стрессовый фактор продолжает действовать. Возможности организма для приспособления к неблагоприятным условиям истощаются. Эустресс переходит в **дистресс**, которому соответствует фаза истощения. Дистресс — неблагоприятное проявление стресса, которому способствует снижение сопротивляемости.

«Человек скоро должен был обнаружить, что его реакции на продолжительное и непривычное суровое испытание — плавание в холодной воде, лазание по скалам, отсутствие пищи — протекают по одному шаблону: сначала он ощущает трудность, затем втягивается и, наконец, чувствует, что больше вынести не в состоянии. Он не знал, что эта трехфазная реакция — общий закон поведения живых существ, столкнувшихся с изнуряющей задачей» (Ганс Селье, 1982).

В худшем случае дистресс может привести к гибели, причем невнимательный наблюдатель может не понять, какая причина его вызвала: непосредственной причиной гибели может быть не тот фактор, который вызвал стресс, а какой-то иной. Описанная трехфазная реакция (стрессовое воздействие — эустресс — дистресс) соответствует реакции различных организмов на неблагоприятные факторы.

5.11. Особенности организмов, связанные с их размерами

Задумывались ли вы над тем, почему травинка может иметь тонкий гибкий стебелек, а высокие деревья имеют толстые прочные стволы? Почему не может быть высокого дерева с пропорциями травинки? Почему крупным животным тяжелее носить свой вес, чем мелким, и почему доля скелета в объеме и весе их тела является намного большей?

Рассмотрим упрощенный пример (рис. 5.11.1). Линейные размеры организма (длина тела и, пропорционально, все его прочие измерения) увеличивается в два раза. Площадь поверхности этого организма увеличится не в два раза, а в четыре (2×2). Объем такого организма увеличится еще больше — в восемь раз ($2 \times 2 \times 2$)! Причина неравномерного возрастания линейных размеров, площади и объема весьма проста и коренится в элементарных геометрических закономерностях. С ростом линейного размера тела его площадь и площадь любых его сечений растет пропорционально размеру в степени 2, а объем — пропорционально размеру в степени 3. Площадь пропорциональна квадрату линейных размеров, а объем — кубу!

Прочность опорных структур (стебля растения, скелета животного) приблизительно пропорциональна их площади поперечного сечения. Однако вес тела, который приходится удерживать таким структурам, растет быстрее: он

пропорционален объему тела. И так, если пропорции тела при увеличении его размеров вдвое не изменятся, его возможности поддерживать собственный вес уменьшатся в два раза — оно как бы станет в два раза тяжелее для самого себя! И так, по мере роста организм становится все тяжелее и тяжелее для себя самого.

Вспомните, как ходит маленький ребенок: он достаточно часто спотыкается и падает. Падение с высоты собственного роста может вызвать слезы, но почти никогда не приводит к серьезным травмам. К сожалению, для взрослого человека, который имеет намного более прочный скелет, падение с высоты собственного роста может быть намного более опасным (угрожая, к примеру, переломами).

Подобные указанным закономерности отражаются не только в поддержании собственного веса. Например, маленьким животным намного легче летать, чем крупным. Подъемная сила летающих животных пропорциональна площади их крыльев или других поддерживающих их в воздухе структур, то есть растет пропорционально квадрату их линейных размеров. Сила мышц также растет пропорционально квадрату линейных размеров: она пропорциональна площади поперечного сечения мышц. А вот вес с увеличением размеров организма возрастает существенно быстрее: пропорционально кубу размеров, ведь он определяется объемом тела. Небольшой тле, чтобы взлететь, достаточно иметь маленькие крылышки со слабой мускулатурой. В отличие от тли, альбатросу, чтобы взлететь, нужно иметь тело, вся конструкция которого подчинена задаче облегчения веса и увеличения подъемной силы. Альбатрос с размахом крыльев в 3,5 метров весит всего лишь около 15 кг!

Обратите внимание, что обсуждаемые соображения не связаны со спецификой живых организмов. Например, в силу аналогичных соображений пылинки легко парит в воздухе, а булыжник, который состоит из того же материала, что и пылинки, и имеет такую же форму, оказавшись в воздухе без опоры, стремительно рухнет вниз.

Мы убедились, что по мере роста организма происходит изменение его отношений с его собственным весом. Но и новорожденный, и взрослый человек принадлежат примерно к одному размерному классу: длина их тела отличается не более чем в 4–5 раз. А как отличаются условия жизни организмов, несопоставимых по своим размерам?

Мы можем очень условно разделить земные организмы на три группы (размерных класса) в зависимости от их размеров. К **микромиру** принадлежат

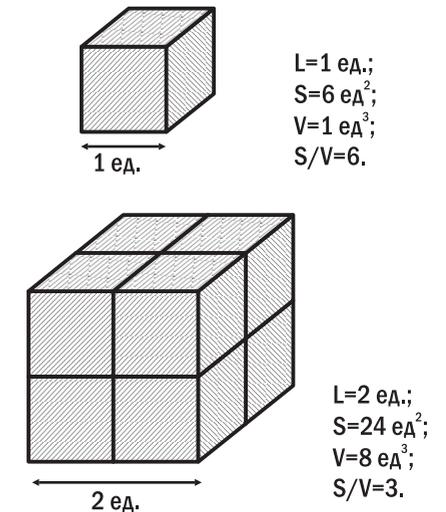


Рис. 5.11.1. Увеличение размера куба вдвое приводит к тому, что отношение его поверхности к объему становится в два раза меньше

организмы, размер которых обычно менее миллиметра. **Мезомир** — область размеров от миллиметров до десятков сантиметров. **Макромир** — совокупность животных, размер которых превышает несколько десятков сантиметров (достигая иногда десятков метров). К каждому размерному классу принадлежат организмы, размер которых может отличаться в сотни раз (следует учесть, что в другом контексте, например, в физической литературе, термины микро-, мезо- и макромир могут использоваться и в ином значении). Различия в размерах организмов разных размерных классов приводят к тому, что факторы среды действуют на них принципиально по-разному!

В микромире сила земного притяжения практически не ощущается. Организмы этого размерного класса с легкостью парят в воде и могут даже удерживаться в потоках воздуха, как пыль. Зато поверхностные силы (сила поверхностного натяжения, капиллярный эффект) для организмов микромира практически непреодолимы. Некоторые из существ микромира весьма сложны устроены (например, инфузории), но для них не характерно наличие специальных физиологических систем, усиливающих газообмен. Столь мелкие организмы имеют очень высокое отношение площади поверхности тела к его объему. Расстояние от любой точки их тела до поверхности весьма невелико, и концентрации газов или иных веществ быстро выравниваются. Так же быстро выравнивается и разница температур. Температура тела организмов микромира всегда такая же, как у окружающей их среды.

Организмы мезомира «чувствуют» и силу притяжения, и поверхностные силы, но в то же время способны успешно их преодолевать. Вспомните бегающих по поверхности воды водомеров или ползающих по пленке поверхностного натяжения прудовиков. Многие из организмов мезомира, например муравьи, легко поднимают массу, во много раз превосходящую массу их тела. При этом представители этого размерного класса имеют развитую дыхательную и циркуляторную системы. Кстати, то, что у насекомых функции газообмена и циркуляции разделены, является следствием того, что эти животные возникли именно в среднем размерном классе. Газообмен обеспечивается у них благодаря системе трахей, подводящих воздух чуть ли не к каждой клетке, а циркуляцию веществ в организме обеспечивает гемолимфа. При увеличении размеров тела его объем растет быстрее, чем площадь поверхности (в том числе площадь поверхности трахей), затрудняется перемещение воздуха внутри вытянутой в тонкую трубку трахеи, и организм начинает испытывать затруднения с газообменом. Это одна из главных причин того, почему насекомые не вышли из мезомира в макромир. Зато достаточно многие из животных мезомира оказываются способны к полету. Растения и грибы мезомира имеют определенные опорные структуры (чаще всего «работающие» благодаря тургору), но обычно сохраняют определенную эластичность своих тел.

Наконец, в макромире основная сила, которую приходится преодолевать, — сила земного притяжения. Наши мышцы почти не чувствуют силы сопротивления поверхностной пленки воды, зато должны постоянно напрягаться, поддерживая наш вес. К полету способны только немногие представители макромира, причем самые некрупные. За небольшим исключением, животные макромира имеют внутренний скелет; подавляющее большинство из них — позвоночные. Кроме них, макроразмеров (в водной среде) достиг-

ли и головоногие моллюски, в первую очередь — кальмары. Интересно, что остаток внутренней раковины кальмаров формирует в их теле внутреннюю опору, немного напоминающую по своим свойствам хорду.

У растений макромира (например, деревьев) значительная часть тела занята жесткими механическими тканями. Грибы, если и достигают макро-размеров, фактически остаются в мезомире, так как располагаются внутри какого-то субстрата или на его поверхности.

Конечно, организмы микро-, мезо- и макромира связаны друг с другом переходами, однако тяжело даже представить себе, насколько для них отличаются свойства окружающей их среды! Вы, наверное, сталкивались с рассуждениями, когда особенности организмов одного размера распространяются на других, существенно отличающихся по своей величине. Человек не может прыгать на такую высоту (относительно своего тела) как блоха, нести груз, превышающий свой вес во столько же раз, как муравей, или двигаться с такой же относительной скоростью, как муха, не потому, что он «сделан» хуже. Человек попросту принадлежит к иному размерному классу!

Поскольку по мере роста организма меняются соотношения между его различными параметрами: площадью поверхности и объемом, силой мышц, прочностью скелета и весом и т.д., у подавляющего большинства организмов рост связан с изменением пропорций.

Поэтому мы с легкостью отличим фотографию ребенка от фотографии взрослого, даже если нам не будут ясны размеры изображенного на ней человека. Ребенок и взрослый отличаются по пропорциям. У ребенка намного больше и круглее голова, короче руки и ноги. По мере роста происходит непрерывное изменение пропорций, и это свойственно не только человеку, но и всем современным животным и растениям.

Изменение пропорций по мере роста организма Джулиан Хаксли назвал **аллометрическим ростом (аллометрией)**. Одно из самых простых уравнений, которые вполне неплохо описывают такой рост, называется уравнением Хаксли: $y = bx^a$, где y — размер какого-то органа, x — размер организма в целом, b и a — константы аллометрического роста.

Например, если какой-то орган увеличивается ровно настолько, чтобы его площадь поверхности (или площадь поперечного сечения) росла пропорционально объему организма в целом, константа аллометрии a будет равняться 1,5.

Если бы рост организма происходил с сохранением пропорций (т.е. был бы изометрическим), соответствующее уравнение имело бы вид просто $y = bx$. Например, вероятно, что многие из организмов, населявших Землю в вендский (эдиакарский) период, росли изометрически, без изменения пропорций. Это одно из весомых оснований не считать вендобионтов настоящими животными.

Аллометрический рост можно зарегистрировать, сравнивая организмы разного размера. В соответствии с тем, какие особи сравниваются друг с другом, можно выделить такие формы аллометрии:

— онтогенетическая аллометрия, прослеживаемая в ходе онтогенеза особи или устанавливаемая при сравнении разновозрастных особей одного вида;

— внутривидовая аллометрия, обнаруживаемая при сравнении особей на одной стадии развития (обычно взрослых), которые отличаются друг от друга по размеру;

— межвидовая аллометрия, выявляемая при сравнении средних значений исследуемого признака, характерных для особей (как правило, взрослых) разных видов, принадлежащих к одной группе;

— эволюционная аллометрия — межвидовая аллометрия в ряду филогенетически преемственных форм.

5.12. Состав солнечной радиации

Всякое тело, температура которого отличается от абсолютного нуля, испускает электромагнитное излучение (ЭМИ). Чем выше температура любого тела, тем больше энергии оно излучает. Кроме того, с увеличением температуры уменьшается длина волны, на которой излучается основное количество энергии. Так, температура внешней поверхности Солнца составляет около 6000 К (кельвинов, градусов от абсолютного нуля), и максимум излучения Солнца приходится на видимую область спектра, с длиной волны около 550 нм. Светимость Солнца (суммарно по всем длинам волн) составляет $3,8 \times 10^{26}$ Вт.

Земля намного холоднее, и температура ее поверхности составляет всего около 300 К. Естественно, Земля излучает намного меньше энергии, чем Солнце, и ее максимум приходится на длину волны 10 000 нм, что соответствует дальнему инфракрасному излучению.

За пределами Земли каждый квадратный сантиметр перпендикулярной солнечным лучам поверхности получает около 2 калорий в минуту (точнее — $1,93 \text{ кал/см}^2$ в мин). Эта величина называется **солнечной постоянной**. Иначе ее можно выразить как 1400 Дж на 1 м^2 , а плотность потока энергии солнечного излучения составляет $1,4 \text{ кВт/м}^2$. 40% энергии отражается в

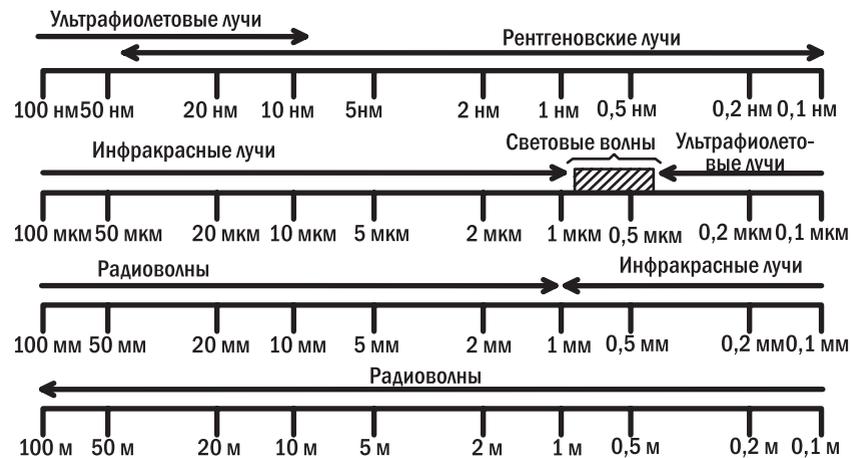


Рис. 5.12.1. Спектр частот электромагнитных колебаний

космос, 15% поглощается атмосферой. В конечном итоге, приход энергии от Солнца компенсируется тепловым излучением Земли.

В целом спектр электромагнитного излучения состоит из таких частей (рис. 5.12.1):

< 150 нм — ионизирующее излучение, рентгеновское и гамма-излучение;

150–400 нм — ультрафиолетовое излучение (УФ);

400–800 нм — видимый свет;

800–1000 нм — инфракрасное излучение (ИК);

> 1000 нм — дальнее инфракрасное излучение, за ним сверхвысокие частоты (СВЧ) и радиодиапазон (вплоть до 100 м).

5.13. Биологические эффекты электромагнитной радиации

ЭМИ оказывает множество разнообразных воздействий на организмы. Читатель этого текста воспринимает его благодаря зрению. Его тело обменивается инфракрасным излучением с окружающими предметами. Летом он загорел на солнце. От яркого солнечного света у него ухудшается настроение, а в темноте ему хочется спать. Ему необходимо оберегать себя от контакта с радиоактивными предметами — источниками ионизирующей радиации. Иногда он проходил диагностические процедуры, в ходе которых его тело просвечивали рентгеновскими лучами...

Земные организмы живут в среде, насыщенной ЭМИ разной длины волны и интенсивности. Следует отметить, что к естественным источникам человечество добавило множество искусственных, особенно в радиодиапазоне. Многообразие воздействий этих излучений на организмы еще до конца не изучено.

Не претендуя на полноту, можно назвать следующие биологические эффекты, связанные с электромагнитным излучением Солнца и других источников.

1. Фотосинтез. Синтез органических веществ из неорганических за счет энергии света. В самой общей форме уравнение фотосинтеза может быть записано в виде



Необходимая для этой реакции энергия улавливается и преобразуется молекулой хлорофилла. Хлорофилл имеет максимумы поглощения в красной и синей частях спектра, однако благодаря значительному количеству дополнительных пигментов, улавливающих энергию квантов света и передающих ее хлорофиллу, растения могут использовать весь видимый спектр, а также часть ИК- и УФ-диапазонов.

2. Зрительная рецепция. Зрение — один из главных каналов получения информации для человека и для многих других видов. Эволюция органов зрения начинается от примитивной светочувствительности поверхности тела многих животных и приводит к высокосовременным глазам-камерам позвоночных и головоногих моллюсков, а также фасеточным глазам членистоногих.

Фоторецепторы могут быть чувствительны ко всему видимому диапазону (у позвоночных они называются палочками) или только к определенной части спектра (колбочки). У ночных животных, для которых важнее общая

чувствительность глаз, зрение, как правило, черно-белое. Древесные, а также летающие или плавающие в толще воды при хорошей освещенности животные чаще имеют цветное зрение.

3. Нагревание при поглощении светового и инфракрасного излучения. Важный способ терморегуляции у многих животных. Для гомойотермных животных менее важен, чем для пойкилотермных, но широко распространен и у них (каждому из нас приходилось греться на солнцепеке или в лучах костра или камина).

4. Фототаксисы. Перемещение в направлении к источнику света (при положительном фототаксисе) или от него (при отрицательном).

5. Фототропизмы. Ориентация по отношению к источнику света. Характерны для сидячих животных и растений. Ростовые движения приводят к перемещению в направлении света (при положительном фототропизме, характерном для стеблей) или от него (при отрицательном фототропизме, как для корней). **Фотонасти** — движения органов растения, вызванные изменением интенсивности света. Связаны с ростовыми процессами и изменением тургора.

6. Компасовые реакции. Многие виды при перемещении стремятся сохранять постоянный угол по отношению к направлению световых лучей. Спиральное движение ночных бабочек на огонь свечи — пример действия таких реакций. Среди различных животных распространена ориентация при движении на Солнце и звезды. Насекомые способны видеть плоскость поляризации светового излучения и, используя ее, ориентироваться по Солнцу даже в условиях сплошной облачности.

7. Регуляция суточной активности. У значительной части животных суточный цикл зависит от уровня освещенности. Динамика смены дня и ночи задает околосуточные (циркадианные) биоритмы. В поддержании этих биоритмов большую роль играют внутренние водители ритма. Смещение циркадианных ритмов в экспериментальных условиях доказывает, что в норме они постоянно корректируются по смене дня и ночи. Не следует путать суточные ритмы с сезонными, зачастую регулируемые благодаря фотопериодизму.

8. Фотореакции. Во многих случаях видимый свет является фактором, стимулирующим прорастание семян или формирование плодовых тел у грибов.

У человека, как, видимо, и других позвоночных, существуют реакции, зависящие от общего уровня освещенности, а не динамики смены дня и ночи или длины светового дня. В темноте увеличивается активность эпифиза (пинеальной железы, рудимента теменного глаза). У многих позвоночных рептильного уровня организации теменной глаз оценивает поток разогревающей тело световой и тепловой энергии. Эпифиз выделяет гормон мелатонин, влияющий на гипоталамо-гипофизарную систему и подавляющий через нее активность репродуктивной системы.

9. Фитохромная регуляция у растений. В регуляции физиологических процессов многих растений ключевую роль играет белок фитохром. Он является «переключателем», изменяющим протекание реакций в клетках растений (например, обеспечивая переход от роста к размножению). Под действием красного света фитохром активируется и запускает многие клеточные реакции. Переход в неактивную форму происходит в темноте или под действием дальнего красного света.

10. Ионизация под действием излучения. Взаимодействуя с молекулами вещества, коротковолновой квант излучения отдает им свою энергию, ионизируя их. Ионизирующий эффект излучения существенно зависит от его длины волны. В малых дозах ионизирующее излучение совершенно необходимо, и без него даже не происходит деление клеток. Его оптимальный уровень соответствует естественному фону. Малые дозы, превышающие фон, при краткосрочном действии оказывают отчетливое стимулирующее воздействие. Большие дозы вызывают лучевую болезнь, сопровождающуюся гибелью клеток в интенсивно делящихся тканях и нарушением многих жизненных функций из-за накопления в клетках ионизированных молекул.

11. Фотохимические реакции. В широком смысле фотохимические реакции должны включать и фотосинтез, однако из-за важности этого процесса для биосферы в целом мы рассмотрели его отдельно. За счет энергии света или ультрафиолетового излучения могут идти и другие реакции, самой важной из которых является синтез витамина D (эргокальциферола) из соответствующего предшественника. Таким образом, за счет энергии кванта ультрафиолета, этот важный регулятор обмена кальция и фосфора образуется не только в коже человека, но даже в тканях растений.

12. Дезинфекция ультрафиолетом. УФ-излучение является слабоионизирующим и обладает невысокой проникающей способностью. У макроорганизмов ультрафиолет проникает только в поверхностные слои покровов, а микроорганизмы просвечиваются им насквозь. Поэтому дозы ультрафиолета, относительно безопасные для крупных организмов, обладают сильным дезинфицирующим действием. Это используют в больницах, осуществляя дезинфекцию при помощи ультрафиолетовой лампы.

13. Загар и солнечные ожоги кожи от ультрафиолета. Хотя ультрафиолет задерживается в коже, он все-таки способен проникать на ту глубину, где находятся живые и делящиеся клетки. Именно с этой его способностью связано то, что в коже человека может образовываться витамин D. Кожа европейцев белая именно для того, чтобы в условиях невысокого ультрафиолетового облучения в ней все-таки мог бы образовываться этот витамин. В то же время избыточное УФ-облучение клеток кожи может повреждать в них генетический аппарат и стать причиной рака кожи. Именно поэтому организм сам уничтожает (путем самопроизвольной клеточной гибели, апоптоза) те клетки, которые подверглись избыточному действию ультрафиолетового излучения. Местная реакция, связанная с гибелью клеток, называется солнечным ожогом. Когда организм получил достаточное количество витамина D, для того, чтобы уменьшить неблагоприятные последствия облучения ультрафиолетом, в коже усиливается синтез темного пигмента меланина, обеспечивающего загар и задерживающего ультрафиолет.

5.14. Поглощение солнечной радиации атмосферой

Атмосфера избирательно проницаема для разных частей спектра электромагнитного излучения. Ионизирующее излучение и большая часть ультрафиолета эффективно поглощается озоновым слоем (зоной атмосферы с высоким содержанием озона — O₃), а участок спектра от инфракрасного до коротко-

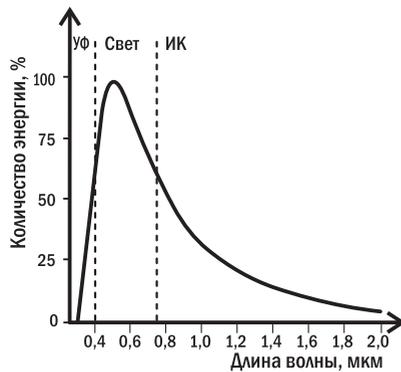


Рис. 5.14.1. Основные части спектра солнечного излучения на поверхности Земли

ультрафиолетовых ламп, а также возле неисправных лазерных принтеров и копировальных аппаратов. На поверхности Земли озон — опасный загрязнитель. Он является намного более сильным окислителем, чем кислород, и поэтому может повреждать живые клетки, вызывая, например, рак легких. Взаимодействуя с другими загрязнителями приземной атмосферы, озон может делать их действие намного опаснее.

В верхних слоях атмосферы озон выполняет функцию экрана, защищающего поверхность Земли от жесткого излучения — того самого, которое приводит к его образованию из двухатомного кислорода. На высоте от 12–25 до 45 километров над поверхностью Земли образуется слой с повышенным содержанием озона (с концентрацией около 0,001%). Этот слой эффективно задерживает ионизирующие излучения от дальнего ультрафиолета с длиной волны менее 315 нм до гамма-излучения.

Каждый из компонентов атмосферы имеет свой, достаточно сложный спектр поглощения. Тем не менее, все вместе они вырезают из солнечного спектра (также имеющего весьма сложное распределение частот) два участка. В результате от Солнца на Землю поступает, в основном, видимый свет, а также ближнее (к видимому свету) ультрафиолетовое и ближнее инфракрасное излучение (рис. 5.14.1).

Итак, большая часть солнечной энергии приходит к поверхности Земли в виде видимого света. Как вы думаете, то, что мы видим именно эти частоты спектра ЭМИ — случайность или вполне закономерный результат нашего приспособления к среде обитания?

Кроме атмосферы, солнечное излучение интенсивно поглощается в гидросфере и литосфере. В воде спектр существенно сужается, а количество света, поступающего на глубину, — уменьшается. В литосферу свет практически не проникает.

волнового радиоизлучения — водяным паром, углекислым газом, метаном и другими парниковыми газами.

Поглощение атмосферой ультрафиолетового и ионизирующего излучения в первую очередь связано с озоном, и в меньшей степени — с кислородом.

Под воздействием ионизирующего излучения молекула кислорода (O_2) может распадаться на атомарный кислород, который, присоединяясь к другим молекулам кислорода, образует озон (O_3). Озон — газ, который иногда встречается и на поверхности планеты. Это он ответственен за запах «свежести» после грозы. Его можно почувствовать возле работающих

5.15. Парниковый эффект

Как уже было указано, максимум солнечного излучения лежит в видимой части спектра (длина волны около 0,5 мкм), а поверхности Земли — в дальней инфракрасной (около 10 000 нм). Причина этого различия очень проста: Солнце намного горячее Земли. Земная атмосфера по-разному пропускает излучение Солнца и Земли: для видимого света она почти прозрачна, а дальней инфракрасное излучение эффективно задерживает. В результате энергия легче проходит к земной поверхности, чем уходит от нее. Земля от этого разогревается. Такое явление называется **парниковым эффектом**. Свойством лучше пропускать видимое излучение, чем инфракрасное, обладает не только воздух, но и многие другие вещества — например, стекло и полиэтиленовая пленка, которыми накрывают теплицы и парники (рис. 5.15.1).

Парниковый эффект — одно из условий существования развитой жизни на нашей планете. Без него средняя температура поверхности Земли (составляющая около $+15^\circ C$) была бы $-23^\circ C$, и наша планета была бы практически непригодна для жизни (см. пункт 5.2). Парниковыми свойствами обладает водяной пар, облака и туман, воздушные аэрозоли, углекислый газ и метан.

В конечном счете, приход и уход энергии Земли уравниваются друг друга (иначе температура планеты не оставалась бы постоянной). Но поскольку отток тепла от земной поверхности затруднен благодаря парниковому эффекту, его достаточный уровень достигается при более высокой температуре, чем та, которая наблюдалась бы в отсутствие этого феномена.

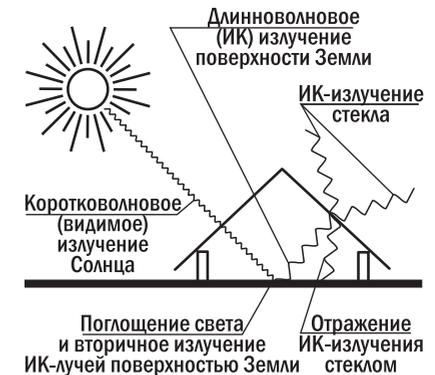


Рис. 5.15.1. Механизм работы парника

5.16. Водный баланс организмов

В самом общем виде живой организм можно описать как водный раствор, заключенный в оболочку — поверхность тела.
Кнут Шмидт-Нильсен

В какой бы внешней среде ни находился организм, для него жизненно важна концентрация водных растворов в его внутренней среде. Чтобы сохранить жизнь, следует удерживать ее постоянной в достаточно узких пределах. Оболочки организма проницаемы и для воды, и для некоторых растворенных веществ. Концентрации растворов во внутренней и внешней среде практически никогда не совпадают. Значит, регуляция водного баланса — одно из важнейших условий выживания организмов. Конечно, особенности такого баланса разнятся для организмов, к примеру, борющихся с жарой и сухостью в

Таблица 5.16.1
Компоненты водного баланса наземных животных

Потеря воды	Получение воды
Испарение через поверхности тела Испарение через органы дыхания Испарение пота и слюны Выделение с мочой Выделение с калом Другие виды выделения (например, с молоком)	Питье Впитывание через поверхность тела Получение с пищей Получение воды в обмене веществ

иссушенной ветром пустыне или удерживающих необходимую концентрацию солей в талой воде горного ручья.

Процессы, влияющие на водный баланс наземных животных, показаны в таблице 5.16.1.

Все животные могут выдерживать определенные отклонения от нормального содержания воды в теле (обычно около 10%). Чтобы не допустить опасные для жизни отклонения содержания воды, многим из них приходится вырабатывать соответствующие адаптации. Приведем несколько примеров:

— у жаб на брюхе находятся особые трубчатые железы, служащие не для выделения веществ, а для впитывания воды из влажной почвы;

— те вещества, в составе которых выводятся продукты расщепления азотсодержащих соединений, отличаются у разных групп животных (рис. 5.16.1); те из них, которым важнее всего экономить воду, выводят азот в форме мочевой кислоты;

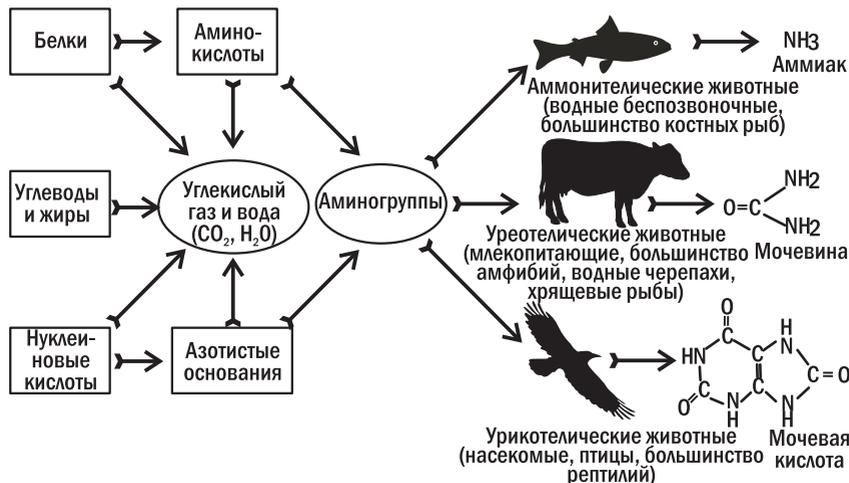


Рис. 5.16.1. Продукты расщепления основных групп веществ пищи и три основных способа выведения азота

— кожа некоторых древесных бесхвостых амфибий (филомедуз) покрыта восковым слоем, препятствующим испарению воды, а сами эти амфибии выделяют азот не в виде раствора мочевины, а в виде густой кашицы мочевой кислоты;

— по мере развития яиц змей и ящериц их масса увеличивается, так как они получают из окружающей среды дополнительную воду, необходимую для их развития;

— некоторые насекомые способны впитывать воду непосредственно из влажного воздуха через свои трахеи;

— если потерпевшие кораблекрушение люди пьют морскую воду, они только усиливают обезвоживание своего организма, так как концентрация солей в ней выше концентрации солей в моче; морские черепахи, в отличие от людей, могут пить морскую воду благодаря тому, что имеют находящиеся в углах глаз солевые железы, выделяющие концентрированный раствор соли; у альбатросов и других трубконосых птиц аналогичную функцию выполняют трубчатые железы у основания клюва;

— высокая концентрация молока у китообразных и ластоногих, которое способно плавать по поверхности воды, как суфле, уменьшает потерю воды организмом кормящей матери.

Морская вода содержит около 3,5% растворенных солей, причем около 90% из них составляет хорошо всем известный хлорид натрия — поваренная соль. В целом состав морской воды относительно постоянен, хотя и зависит от многих условий. Например, соленость Средиземного моря выше нормы (до 4%), так как испарение воды в нем не уравновешивается притоком из рек. Соленость поверхностных вод Черного моря существенно ниже нормы (1,8%), а Азовского — еще ниже, от 1 до 1,3%. Причина такого снижения — разбавление морских вод из-за мощного притока пресной воды.

Пресная вода по составу намного разнообразнее морской. Небольшое количество солей есть даже в дождевой воде; их источник — солевая пыль, которая образуется из брызг морской воды над океаном. После выпадения на сушу состав дождевой воды начинает меняться. Если она течет по гранитной подложке, она практически не получает растворенных веществ и остается мягкой (содержащей мало солей кальция и магния). Если она просачивается сквозь известняк, в ней растворяется много солей (в первую очередь тех же кальция и магния) и такая вода становится жесткой. Смешиваясь с морской водой, пресная вода становится солоноватой. Особенно это характерно для эстуариев — зон впадения рек в моря, где их воды смешиваются.

Почему соленость морской воды столь важна для организмов? Покровы большинства из них полупроницаемы: пропускают одни вещества и задерживают другие. Так, обычно покровы тела (и клеточные мембраны клеток) пропускают через себя воду и растворенные газы, но задерживают ионы и относительно крупные молекулы растворенных веществ. Рассмотрите рис. 5.16.2, причем обратите внимание не только на концентрацию растворенных веществ, но и на «концентрацию» самой воды в растворе. «Концентрация» воды справа от мембраны ниже. Это означает, что в силу обычной диффузии молекулы воды будут переходить через полупроницаемую мембрану слева направо!

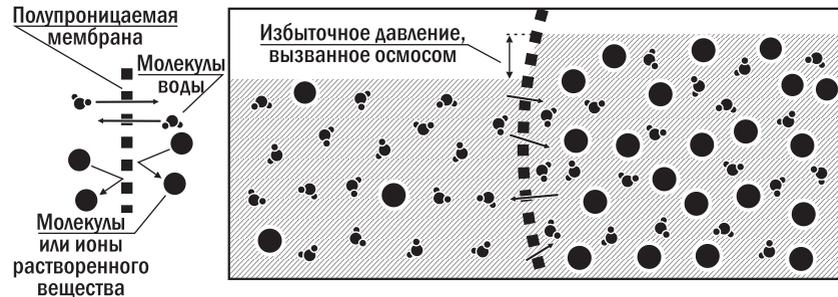


Рис. 5.16.2. Там, где растворы различных концентраций контактируют через полупроницаемую мембрану, возникает осмос — диффузия воды в сторону более концентрированного раствора

Переход молекул воды (или иного растворителя) из зоны с низкой концентрацией растворенных веществ в зону с более высокой их концентрацией через полупроницаемую мембрану называется **осмосом**. В каком случае осмос в показанном на рисунке случае прекратится? Или когда концентрация растворов с обеих сторон мембраны выровняется, или когда давление в более концентрированном растворе повысится настолько, что воспрепятствует движению воды через полупроницаемую мембрану. Давление, которое надо приложить, чтобы прекратить осмос, называется **осмотическим давлением**. Естественно, оно зависит от разности концентраций растворенных веществ в двух растворах. Сравнивая какой-то раствор с чистой водой, мы можем узнать осмотическое давление этого раствора. Оно тем выше, чем больше в нем растворенных веществ. Кстати, разные растворенные вещества (например, в зависимости от того, насколько они диссоциируют на ионы и как эти ионы взаимодействуют с молекулами воды) по-разному изменяют осмотическое давление раствора.

Важнейшее следствие для живых организмов, вытекающее из изложенных принципов, заключается в том, что направление осмоса между ними и внешней средой зависит от соотношения их осмотических давлений.

Как и в отношении многих других факторов среды, несоответствие осмотических давлений внутренней и внешней среды можно преодолевать, а можно и претерпевать меняющийся внутреннюю среду осмос. Организмы, которые позволяют уровню солености своей внутренней среды изменяться, называются **осмоконформерами**. Например, к их числу принадлежат кишечнорастворимые, многощетинковые черви, многие моллюски, иглокожие и другие водные животные. Осмоконформеры отличаются по диапазону изменений концентрации внутренней среды, которые они способны выносить. К примеру, устрицы выдерживают намного более серьезные колебания солености, чем морские звезды. Те же, кто активно поддерживает уровень солености своей внутренней среды, называются **осморегуляторами**. Рыбы, особенно костные, относятся к осморегуляторам. Рассмотрим, с какими сложностями они могут сталкиваться (рис. 5.16.3).



Рис. 5.16.3. Для костных рыб жизнь в морской и пресной воде требует совершенно различных физиологических процессов для поддержания водного баланса

Морские рыбы **гипоосмотичны**: концентрация солей в них ниже, чем во внешней среде. Осмотические процессы забирают воду из их организмов, иссушают их. Могут ли рыбы блокировать этот процесс? Кожа позвоночных может быть почти непроницаемой для воды, но непроницаемые покровы будут препятствовать газообмену. По крайней мере, в жабрах внутренняя среда организма должна контактировать с внешней через тонкую полупроницаемую (и проницаемую не только для газов, но и для воды!). Обитающие в пресной воде рыбы сталкиваются с противоположными процессами. Их тела **гиперосмотичны** и «насыщают» воду из окружающей их среды.

Как рыбы решают эти проблемы? Морские костные рыбы вынуждены пить морскую воду, а поступающий с этой водой избыток солей выводить с калом и через поверхность жабр. Пресноводные рыбы выводят обильную мочу с низкой концентрацией солей, а создающийся при этом недостаток солей поглощают через поверхность жабр.

А теперь представьте себе, насколько сложные регуляторные задачи приходится решать лососевым рыбам, поднимающимся на нерест из морей в реки или обитателям эстуариев, среда обитания которых может менять свою соленость в зависимости, например, от направления ветра!

Хрящевые рыбы облегчили задачу поддержания постоянного состава внутренней среды, накапливая в ней мочевины и, тем самым, повышая ее осмотическое давление. Концентрация солей в крови акул примерно такая же, как и у костных рыб, зато мочевины намного больше (в 100 раз больше, чем в нашей крови!). Укажем два следствия такого решения. Первое касается людей, употребляющих мясо акул и скатов в пищу. Оно может слегка пахнуть мочой и нуждаться в удалении избытка мочевины (вымачивании в пресной воде). Второе касается самих хрящевых рыб: из-за сложностей в осморегуляции они, в отличие от костных рыб, практически не смогли освоить пресные воды. Экономия затрат на осморегуляцию привела у этой группы животных к потере возможности заселить значительную часть возможных местооби-

таний. Известно лишь несколько видов акул и скатов, свободно заходящих в пресные воды, и лишь один по-настоящему пресноводный вид: амазонский речной скат. В крови этого ската избытка мочевины нет.

5.17. Адаптивные биоритмы

Влияние солнечного света на многие биологические явления происходит посредством изменения интенсивности освещения в течение суток и изменение продолжительности светового дня и связанного с этим чередования времен года. Это приводит к возникновению у живых организмов адаптивных биологических ритмов: суточных, приливо-отливных, сезонных, многолетних.

Способность организмов отсчитывать промежутки времени и регулировать в зависимости от них свою жизнедеятельность получила название биологических часов. Например, даже при постоянных условиях в глубоких пещерах для людей и представителей других видов характерны **циркадные** или **циркадианные** (близкие по продолжительности к суткам) **ритмы**. Биологические часы позволяют приводить физиологические ритмы в соответствие с ритмом окружающей среды и дают возможность предвидеть суточные, сезонные и другие периодические колебания освещенности, температуры, приливов и т.д.

Ритмы суточной активности животных является реакцией на условия освещенности в течение суток. Кроме физиологических особенностей на них влияют и экологические факторы, формирующие условия жизни и добычания пищи организмами. Исключение составляют виды, обладающие одинаковой активностью в течение всех суток, независимо от условий освещения. У животных выделяют три основных типа суточной активности: дневной, ночной и круглосуточный.

Суточные биоритмы растений могут проявляться в движениях листьев, изменениях обмена. Так, лотос днем приподнимает листья над поверхностью воды, а ночью опускает их на воду. Растения с САМ-фотосинтезом фиксируют углекислоту только по ночам и т.д.

Особенности **сезонной активности** связаны со сменой времени года, которая является следствием вращения Земли вокруг Солнца, что сопровождается сменой времен года. В сезонном климате условия среды благоприятствуют росту популяции лишь в определенные ограниченные периоды времени. С определенными сезонами года у организмов связаны периоды размножения, развития, покоя (например, спячка), миграций и т.д. В большинстве областей умеренного и арктического поясов главным проявлением смены сезонов является температура. В тропиках сезонный цикл активности определяется дождливым периодом.

У многих организмов регуляция годовых циклов осуществляется благодаря фотопериодизму (см. пункт 5.18).

Приливо-отливные биоритмы являются следствием влияния обращаемой вокруг Земли Луны. Живые организмы, обитающие в приливо-отливной зоне адаптировались к лунным суткам (24 часа 50 минут), в течение которых происходит по два прилива и отлива. Во время отлива обитатели этой зоны закрывают раковины и домики или закапываются в песок. С ритмом при-

ливов и отливов связано размножение некоторых рыб и многощетинковых червей, а также мечехвостов.

У многих организмов наблюдаются менее выраженные **многолетние циклы**, связанные с непериодическими изменениями солнечной активности на протяжении многих лет. Так, например, с этим связывают массовые размножения перелетной саранчи (рис. 4.16.3).

5.18. Фотопериодизм

Фотопериодизм — регуляция сезонного цикла в зависимости от длины светового дня. Способ регуляции, широко распространенный в умеренной зоне. В отличие от циркадианных ритмов, которые регулируются сменой света и темноты, годовые (циркадиальные) ритмы контролируются длиной светового дня.

Длина светового дня — параметр, заданный астрономическими особенностями системы Земля–Солнце и поэтому меняющийся весьма закономерно. Изменение важных для большинства организмов факторов (например, температуры, влажности, доступности пищи) зависит не только от астрономических причин, но и от действия многих случайных факторов. Длина светового дня — типичный сигнальный фактор.

Хотя человек достаточно давно перешел ко внесезонному развитию, у него сохраняются рудиментарные фотопериодические регуляторные механизмы. Одно из проявлений их действия — повышение концентрации половых гормонов в крови ранней весной, при увеличении продолжительности светового дня. Регуляция циркадиальных ритмов осуществляется у позвоночных системой гипоталамус-гипофиз. Существенное значение в этой регуляции имеет эпифиз.

5.19. Термобиологические типы организмов

В тех случаях, когда на какой-то важный для биосистем параметр влияют различные процессы, принято рассматривать регуляцию этого параметра как баланс. Как мы уже указывали, температура является важнейшим условием, в высокой степени влияющим на протекание всех биологических процессов. На температуру тела любого организма влияет целый ряд факторов (рис. 5.19.1).

Рассматривая приспособления организмов к поддержанию температуры своего тела, мы увидим отражение всех особенностей его жизни. К примеру, организмы, которые поддерживают постоянную температуру тела, превышающую температуру окружающей среды (гомойотермные организмы), имеют разнообразные приспособления для сохранения тепла. У многих млекопитающих это шерсть, у птиц — перья. Характерная форма тела китов и тюленей определяется не только совершенствованием их обтекаемости, но и толстой жировой «рубашкой», окутывающей их тело. Если какие-то части тела гомойотермных организмов интенсивно охлаждаются (как, например, ноги чаек, которыми они могут ходить по льду), в них могут развиваться специальные структуры для экономии тепла. Так, кровеносные сосуды в ногах чайки работают по принципу противотока. Артерии, несущие в ноги теплую кровь, и вены, уносящие холодную кровь, находятся в тесном соседстве. Теп-

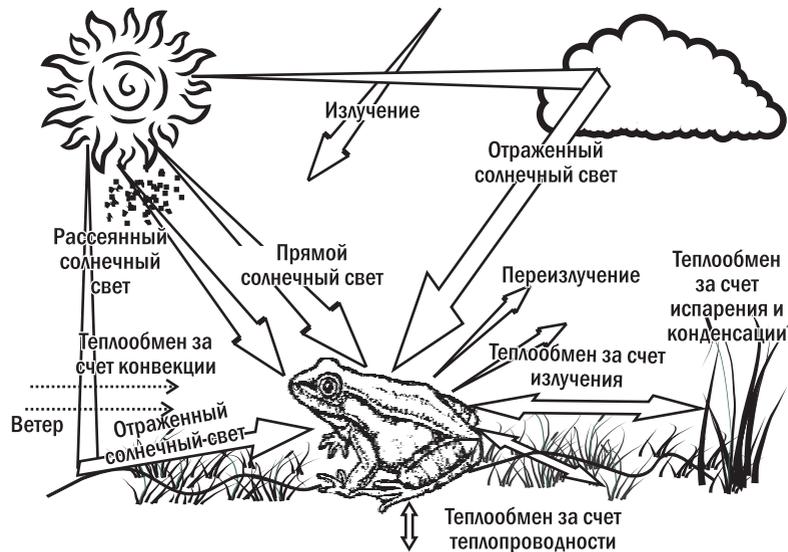


Рис. 5.19.1. Тепловой баланс организма зависит от многих факторов

ло из артериальной крови передается в венозную. Если бы сосуды не были сближены, между ними не было бы эффективного теплообмена. А если бы токи крови были направлены в одну сторону, температура артериальной и венозной крови попросту бы усреднялась (и соответствовала бы для входящей в стопу артериальной крови примерно 16°C , что привело бы к большой теплоотдаче через ноги). Благодаря противотоку большая часть тепла отдается артериальной кровью перед входом в ноги и возвращается с венозной кровью в туловище.

Чем меньше размер тела животных, тем сложнее поддерживать постоянную температуру тела. Вероятно, минимальный размер гомойотермных животных соответствует размерам тела землероек и колибри. Чем крупнее животное, тем проще ему поддерживать постоянную температуру тела. Для крупных животных основной проблемой становится опасность перегрева (например, после периода повышенной мышечной активности). Не случайно крупные гомойотермные животные, обитающие в теплом климате, обычно не имеют плотного шерстного покрова, а также могут иметь какие-то органы «радиаторы», служащие для отдачи избыточного тепла. Именно такую роль выполняют уши слонов; в случае перегрева слоны усиливают кровообращение в ушах и помахивают ими.

Эффективным способом снижения температуры тела является испарение воды с его поверхности. Она может испаряться с отдельных участков тела (из ротовой полости, как у собак или крокодилов) или с большей части поверхности тела (как у человека). Способ регуляции теплового баланса человека вообще довольно необычен. Становление нашего вида шло по пути неспецифичных охотников и собирателей африканских саванн. Одним из серьезных преиму-

ществ наших предков была их высокая выносливость. Изнеженным жителям городов трудно в это поверить, но тренированный человек способен бежать дольше и пробежать большее расстояние, чем тренированная лошадь! При таком длительном беге мышцы производят значительное количество тепла. Вероятно, единственный способ охлаждения в таких условиях — интенсивное потоотделение. Человек имеет чрезвычайно высокое количество потовых желез на единицу поверхности тела! Если бы он был покрыт плотной шерстью, как его ближайшие родственники (человекообразные обезьяны), оседающая пыль покрывала бы его тело плотной коркой. Исчезновение шерсти в нашем случае — приспособление к «сбрасыванию» излишнего тепла.

Однако нашим предкам приходилось не только отдавать в среду лишнее тепло, но и экономить его, например, прохладными ночами. С этим связано развитие у человека достаточно мощного слоя подкожного жира, существенно больше, чем у человекообразных обезьян.

Способов регуляции теплового баланса достаточно много, но их можно классифицировать, разделив на несколько групп. «На поверхности» лежит разделение организмов на пойкилотермных и гомойотермных. Эти две группы могут иметь и иные названия.

Пары терминов «холоднокровные–теплокровные» и «экзотермные–эндотермные» следует считать неудачными и воздерживаться от их употребления. Эти термины ссылаются не на те особенности терморегуляции организмов, которые следует считать основными. У «холоднокровных» организмов кровь может быть достаточно теплой, а «эндотермные» могут получать изрядную долю энергии извне. Термины «пойкилотермные» (греч. *poikilos* — пестрый, разнообразный и *therme* — тепло, жар) и «гомойотермные» (греч. *homoios* — одинаковый) лишены этих недостатков и указывают на основную особенность — переменную или постоянную температуру тела. Конечно, полностью отказаться от использования терминов «холоднокровные–теплокровные» не получится, но нужно понимать, что они относятся не столько к температуре тела, сколько к способу ее регуляции.

Рассматривая названные группы организмов, можно увидеть, что между ними существуют переходы. Рассмотрим более подробную их классификацию (рис. 5.19.2). По типу терморегуляции организмы делятся на:

— **пойкилотермных** (не поддерживающих постоянную температуру тела благодаря работе специальных физиологических систем):

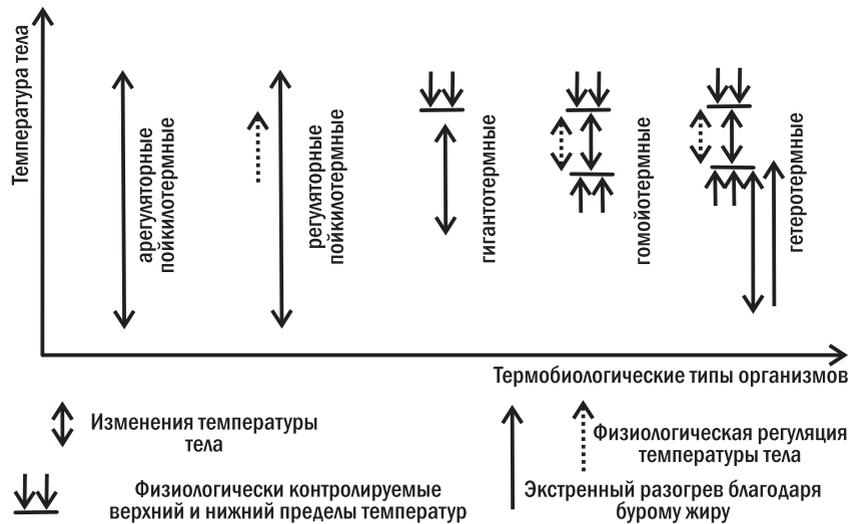
— **арегуляторных пойкилотермных** (способных к регуляции температур только благодаря выбору наиболее благоприятных для них условий);

— **регуляторных пойкилотермных** (способных к регуляции температуры благодаря наличию механизмов разогрева или охлаждения тела);

— **гиганотермных** (имеющих относительно постоянную температуру тела, поддерживаемую благодаря крупным размерам тела);

— **гомойотермных** (поддерживающих как верхнюю, так и нижнюю границу диапазона нормальных температур);

— **гетеротермных** (способных поддерживать постоянную температуру тела, а также существенно снижать ее при необходимости).



5.19.2. Регуляция температуры тела у различных термобиологических типов организмов

К числу гомойотермных животных относится большинство птиц и млекопитающих; кроме них, гомойотермия возникала у летающих ящеров (птерозавров) и мелких хищных динозавров (возможно, связанных тесным родством с птицами). Наоборот, некоторые виды млекопитающих не являются по-настоящему гомойотермными, как, например, голый землекоп (африканский колониальный роющий грызун, имеющий социальную организацию, напоминающую таковую у социальных насекомых).

Гетеротермия может носить сезонный (ежи, суслики, сурки) или даже суточный (летучие мыши и колибри) характер. Чтобы разогреваться, гетеротермные организмы должны иметь альтернативную систему разогрева.

К примеру, если температура тела человека снизится ниже 35°C , скорость его обмена веществ также сильно упадет, при этом температуру он сам уже не сможет поднять до необходимого уровня. В медицинских учреждениях переохладившегося человека разогревают, подводя к его организму тепло снаружи. А у гетеротермных животных для быстрого подъема температуры тела после охлаждения служит специфическая ткань (бурый жир), способная к большому выделению тепла.

Терморегуляция динозавров — один из вопросов, который достаточно интенсивно обсуждается в популярной литературе. Как ни странно, притом, что прямое изучение этой проблемы невозможно, мы знаем о ней не так уж и мало.

Крупные динозавры были гигантотермными (иное название — инерциально теплокровными) животными. Как показывают расчеты, в субтропическом климате у животного со средним диаметром тела 1 м (а многие динозавры были крупнее) температура тела будет равняться 34°C с колебаниями в течение суток менее, чем на 1°C , причем без каких бы то ни было дополнительных

затрат энергии со стороны самого животного. Самые крупные динозавры вовсе не рисковали переохладиться, так как они были по-настоящему велики. Скорее им мог угрожать перегрев. В этом случае наши реконструкции динозавров страдают серьезным недостатком: мы не отражаем на них органы, которые могли бы выполнять функции сброса излишнего тепла (как уши слона или влажный язык собаки).

Гигантотермия могла быть переходом от пойкилотермии к гомойотермии. Ферменты животных-гигантотермов специализировались для работы при постоянно высокой температуре тела. В то же время у таких организмов развиваются физиологические механизмы, позволяющие контролировать верхнюю границу температур, избегая перегрева. Фактически гигантотермы пользуются преимуществами гомойотермии, не затрачивая на это энергии! А что может «принудить» гигантотермов начать поддерживать постоянную температуру тела, идя ради этого на затраты энергии? Уменьшение размеров.

Гомойотермия возникла в истории жизни несколько раз. Согласно одной из точек зрения, в большинстве случаев ее возникновение оказывалось сопряжено с уменьшением размеров организмов. Так, осваивая полет, уменьшали свои размеры предки птиц и летающих ящеров (вы помните, что некрупному животному летать проще). Предки млекопитающих уменьшили свои размеры, проиграв динозаврам в конкуренции в высшем размерном классе (иногда тактический проигрыш ведет к стратегическому выигрышу). А вот крокодилы, например, хоть и уменьшили свои размеры, но сделали это в ходе приспособления к затаиванию на дне водоемов, которое не позволяло тратить энергию на терморегуляцию. В результате этого крокодилы остались пойкилотермными.

А существуют ли современные гигантотермные животные? В определенной степени элементы гигантотермии можно найти в тепловом балансе крупных ящериц, змей, крокодилов и черепах. Особо интересен способ терморегуляции самого крупного вида современных черепах — кожистой черепахи.

«Удивительная особенность этого рода — его способность поддерживать температуру тела по крайней мере на 18°C выше, чем у воды. ... Как и у млекопитающих и птиц, она обеспечивается работой мышц и поддерживается за счет наружного теплоизоляционного слоя жира и противоточного теплообмена кровеносных сосудов конечностей» (Роберт Кэрролл, 1992).

Видимо, кожистую черепаху можно считать животным, более всего похожим по типу своей терморегуляции на средних по своему размеру динозавров. Крупным динозаврам не приходилось экономить тепло, а мелкие были гомойотермными!

5.20. Концепция эффективных температур

Мы уже не раз указывали, что температура является одним из важнейших экологических факторов. Одна из причин этого заключается в том, что скорость химических реакций существенно зависит от температуры. Для грубой оценки такого влияния может использоваться **правило Вант-Гоффа**: скорость химических реакций при увеличении температуры на 10°C удваивается или утраивается. Особенно существенно такое влияние температуры внешней среды на пойкилотермные организмы. Изменение скорости некоторых био-

логических процессов также подчиняется правилу Вант-Гоффа. Например, этим закономерностям хорошо отвечает изменение выделения углекислого газа почвой (зависящее от активности почвенных бактерий), скорости перемещения многоножек, перистальтики кишечника у гусениц и т.д.

В некоторых случаях температурный режим оказывает регуляторное влияние на развитие. Так, известно явление **яровизации** (вернализации) у пшеницы и других растений. Чтобы объяснить его действие, нужно указать, что у пшеницы (а также ржи, капусты и т.д.) существуют озимые и яровые формы. В теплых и влажных условиях озимые растения начинают прорастать, но затем останавливают свое развитие, ожидая зимних холодов. После воздействия холодом в течение 1-3 месяцев озимые возобновляют свое развитие и, в конечном итоге, переходят к цветению и плодоношению. Яровые растения лишены такой фазы жизненного цикла и могут проходить все развитие при положительных температурах. Явление яровизации заключается в том, что действие низких положительных температур (например, выдерживание при температуре от $+1^{\circ}\text{C}$ до $+10^{\circ}\text{C}$ в течение нескольких дней) вызывает переход озимых к нормальному развитию, которое заканчивается цветением и плодоношением. Для ряда организмов выдерживание при низких температурах (холодовая диапауза) является необходимым условием начала развития семян (у растений), яиц (у насекомых или ракообразных) или других покоящихся стадий.

Однако даже когда процесс развития начат, его скорость очень зависит от температуры. Развитие многих пойкилотермных организмов неплохо описывается с помощью **концепции эффективных температур**, рассматривающей количество тепла как необходимый для развития ресурс.

Изучение влияния количества тепла на развитие начато еще известным физиком Рене Реомюром в 1735 г. Получив задание установить, почему в разных районах Франции плодовые культуры развиваются по-разному, он установил, что необходимое для развития растений количество тепла можно вычислить, просто суммируя среднесуточные температуры за теплый период года. Если в результате такого суммирования количество тепла, необходимое для определенного сорта, набирается — он вызреет, нет — не успеет.

Вначале при исследовании необходимого количества тепла суммировали положительные (превышающие 0°C) температуры, однако со временем стало ясно, что для некоторых видов надо использовать иной температурный порог. В конечном итоге потребовалось ввести понятие физиологического нуля.

Физиологический нуль (T_0) — температура, превышение которой дает начало развитию пойкилотермного организма.

Хотя значения физиологического нуля для многих организмов близки к 0°C , животные, живущие в снегах, растут и развиваются при отрицательных температурах, а некоторые другие организмы прекращают рост и развитие еще при положительных. Более точно можно определить физиологический нуль, исследуя зависимость скорости развития от температуры, показанную на рис. 5.20.1.

Зависимость срока развития пойкилотермного организма от температуры носит гиперболический характер. Зато скорость развития (величина, обратная сроку) линейно зависит от температуры на достаточно большом диапазоне значений этого фактора. Кстати, из рисунка понятно, что не всегда такой

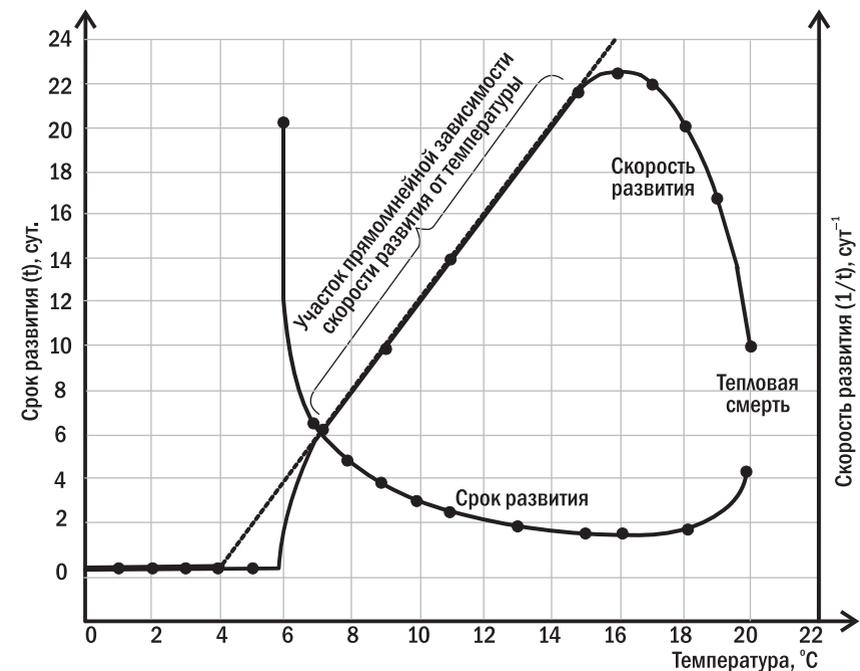


Рис. 5.20.1. Зависимость скорости и срока развития от температуры у пойкилотермных организмов. Определенный участок зависимости скорости развития от температуры (в этом примере — от 7 до 15°C) можно рассматривать как линейный; срок развития на этом участке описывается гиперболической зависимостью. В пределах этого участка возможен расчет скорости развития с помощью концепции эффективных температур. Физиологический нуль (в примере — 4°C) — точка пересечения этой линии с уровнем нулевой скорости развития

характер зависимости сохраняется при очень низких температурах, близких к T_0 . Это значит, что приведенное выше определение физиологического нуля не вполне корректно. На графике этому определению соответствует температура, превышающая 5°C , в то время как $T_0 = 4^{\circ}\text{C}$. Вычислять T_0 следует, продолжая линейный участок зависимости скорости развития от температуры до уровня нулевой скорости развития. Кроме того, следует отметить, что для разных стадий развития физиологический нуль может быть различным (на рисунке это обстоятельство не отражено).

Разобравшись с понятием физиологического нуля, можно определить понятие эффективной температуры. **Эффективная температура** (T_e) — разность между физической температурой (T) и физиологическим нулем (T_0): $T_e = T - T_0$.

Суть концепции эффективных температур заключается в том, что для прохождения каждой стадии развития пойкилотермного организма требуется определенная **сумма среднесуточных эффективных температур**, называемая

Таблица 5.20.1

Примеры тепловых параметров развития некоторых организмов

Вид	Физиологический нуль (T_0)	Вид	Стадии развития	Тепловая постоянная (T_{Const})
Колорадский жук	+13,5°C	Колорадский жук	Полный цикл	285 градусо-суточных
Совка <i>Agrotis segetum</i>	+10°C			
Треска (икра)	-3,6°C	Совка <i>Agrotis segetum</i>	Полный цикл	955 градусо-суточных
Ледничник	-3°C			
Пшеница	0°C	Треска	Развитие икры	150 градусо-суточных
Сосна	+7°C			
Горох	-2°C			
Куриное яйцо	+20,5°C			

тепловой постоянной (T_{Const}). Примеры значений физиологического нуля и тепловой постоянной у некоторых организмов приведены в табл. 5.20.1.

Фактически сумма эффективных температур является мерой физиологического времени пойкилотермного организма.

Итак, если развитие пойкилотермного организма происходит при переменной температуре, мы для каждого суток должны вычислить среднесуточную эффективную температуру. Условием прохождения этапа развития является достижение суммой эффективных температур значения тепловой постоянной. При постоянной температуре развития вычисления упрощаются: мы можем просто указать, что $T_{Const} = t \times T_0$, а также $T_{Const} = t \times (T - T_0)$, где t — срок развития (в сутках).

Единица измерения суммы эффективных температур и тепловой постоянной — градусодни, результат умножения градусов Цельсия на сутки.

Естественно, при вычислениях полученного организмом количества тепла имеет смысл вычислять эффективные температуры только для тех суток, когда T не опускалась ниже T_0 , так как при снижении температуры ниже физиологического нуля развитие останавливается. Впрочем, если часть времени в таких сутках температура превышала критический предел, время имеет смысл измерять не в сутках, а в других единицах (например, в часах). Часы, а не сутки, следует использовать и для процессов, протекающих с высокой скоростью.

«Для оценки скорости развития микроорганизмов возможно использование «градусочасов», о чем знает любая хозяйка, имеющая дело с дрожжевыми грибами. При более высокой температуре они развиваются более интенсивно, и потому тесто или квас будут готовы быстрее, чем при низкой температуре. Температура влияет и на интенсивность размножения молочнокислых бактерий: молоко, подолгу сохраняющее свежесть в холодильнике, в теплом помещении скисает в течение нескольких часов» (Б.М. Миркин, Л.Г. Наумова, 2005).

Из сказанного вытекает, что, зная срок развития организма при двух различных температурах (соответствующих участку линейной за-

висимости на рис. 5.20.1), мы можем установить срок его развития и при других температурах. Предположим, при температуре T_1 организм развивается в течение t_1 суток, а при температуре T_2 — в течение t_2 суток. Поскольку $t_1 \times (T_1 - T_0) = t_2 \times (T_2 - T_0) = T_{Const}$, то $t_1 T_1 - t_1 T_0 = t_2 T_2 - t_2 T_0$, и, значит, $t_2 T_0 - t_1 T_0 = t_2 T_2 - t_1 T_1$. Определив T_0 , легко вычислить T_{Const} . Срок развития при температуре T_3 можно вычислить по формуле $t_3 = T_{Const} / (T_3 - T_0)$.

Например, мы знаем, что яйца кузнечиков проходят при 20°C развитие за 17,5 суток, а при 30°C — за 5 суток. Подставляя соответствующие значения в формулу $t_1 \times (T_1 - T_0) = t_2 \times (T_2 - T_0)$, мы можем установить, что $17,5 \times (20 - T_0) = 5 \times (30 - T_0)$, откуда вывести, что $T_0 = 16^\circ\text{C}$, а $T_{Const} = 70$ градусо-суточных. Исходя из этого, можно прийти к выводу, что, предположим, 10 суток развитие займет при 23°C.

Некоторые данные по значению физиологического нуля и тепловых постоянных для тех или иных стадий развития приведены в таблице 5.20.1.

Всегда ли расчеты в соответствии с концепцией эффективных температур оказываются точными? Нет. Описанная логика применима лишь к узким диапазонам температур, не ко всем организмам и не ко всем процессам в этих организмах. Самый существенный недостаток данной концепции заключается в различии в сроках развития при постоянной и переменной температуре. Так, куриное яйцо развивается 21 день при температуре 40–41°C, увеличение температуры не дает выигрыша. Колорадский жук развивается при 20°C за 23 дня, при 25°C — за 15 дней, а в условиях переменных температур — за 19 дней, независимо от того, было среднее значение равно 20°C или 25°C. Переменные температуры более естественны!

Тем не менее, даже простые математические модели дают выигрыш в упрощении управлением биосистемами. Представьте себе, что вам нужно спланировать агротехническое мероприятие по защите посевов от какого-то вредителя, причем это мероприятие окажется наиболее эффективным на определенной стадии развития этого организма (предположим, перед его переходом к окукливанию). Зная время массового откладывания яиц и прогноз погоды, вы сможете заранее установить примерный срок, в который ваши усилия окажутся наиболее эффективными. Столь ли принципиально, что в ваших расчетах будет некоторая неточность?

5.21. Клиальная изменчивость и некоторые экологические правила

Сравнивая условия в разных частях земной поверхности, мы можем убедиться, что многие важные экологические факторы изменяются постепенно, образуя **градиент** (плавную последовательность изменений). Например, путешествуя в каком-то направлении, мы можем увидеть, как постепенно уменьшается высота над уровнем моря, растет влажность и температура. На каком-то рубеже произойдет **дискретное** (резкое) изменение условий среды — например, от суши мы перейдем к морю. Но при продолжении нашего движения, уже по морю, мы опять увидим, что многие факторы (глубина, освещенность) меняются градиентно.

Сравнивая друг с другом организмы, населяющие область с градиентным изменением какого-либо фактора, мы можем увидеть закономерное измене-

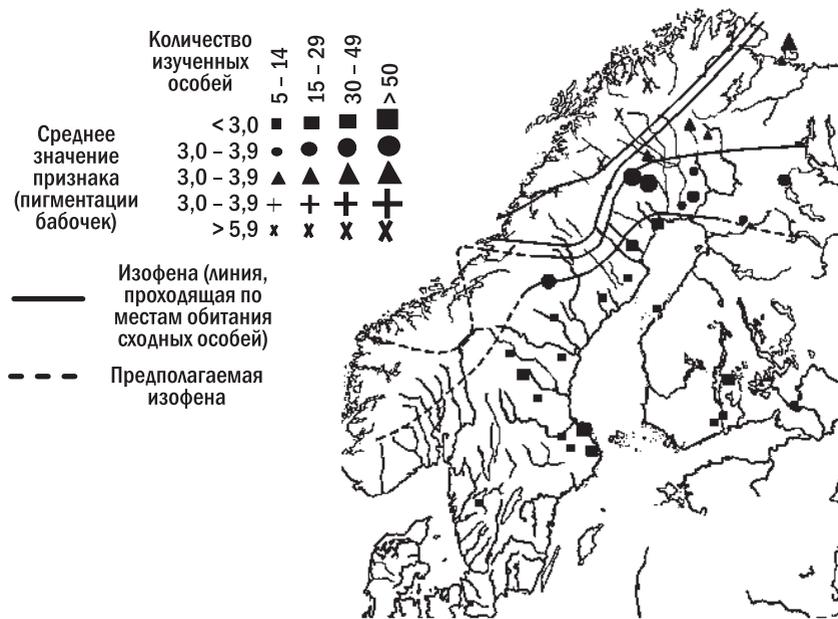


Рис. 5.21.1. На этой схеме показана клинальная изменчивость по пигментации крыльев одного из видов бабочек, бруквенниц (*Pieris napi*), по результатам исследования, выполненного в начале XX века. Изофены — линии, соединяющие области распространения организмов с одинаковой выраженностью исследуемого признака

ние тех или иных признаков этих организмов. Когда речь идет о внутривидовой изменчивости, такая постепенная географическая изменчивость называется **клинальной**. Говоря о признаках, можно сказать, что они образуют **клины**. Например, и в широколиственных лесах, и в лесостепи, и даже в степной и полупустынной зонах мы можем найти дубравы — дубовые леса. Переход между названными зонами определяется в первую очередь количеством доступной для растений воды. Если в зоне широколиственных лесов дубы растут на ровных поверхностях вне связи с руслами рек, то в степи и полупустыне они привязаны к понижениям (балкам) и речным долинам — местам с повышенной влажностью. Сравнивая дубы из этих дубрав друг с другом, мы убедимся, что у них меняется множество признаков: рост, диаметр стебля, размер листьев и особенности строения листовой пластинки. Эти отличия связаны с реакцией растений на плавно изменяющиеся климатические признаки.

Изучение клинальной изменчивости представляет особый интерес для выяснения особенностей связи организмов со средой (рис. 5.21.1). Клинальная изменчивость является результатом отбора, приспособляющего каждую популяцию к локальным условиям среды, и взаимодействия между соседними популяциями (скрещивания, миграции), сглаживающего различия между ними. Фактически клинальная изменчивость «проявляет», делает наглядными и доступными для изучения эти обычно скрытые от исследователя процессы.

Как правило, клинальная изменчивость организмов не считается основанием для выделения подвидов. Географические подвиды (формы внутри вида с самостоятельным статусом в системе организмов) выделяют в случае дискретной (прерывистой, скачкообразной) изменчивости. Впрочем, иногда между подвидами или даже видами, которые способны к гибридизации, существуют переходные зоны — зоны интерградации.

В большинстве случаев понятие клин применяют для описания внутривидовой изменчивости, хотя аналогичные изменения можно зарегистрировать, рассматривая разнообразие различных видов одного рода или даже семейства, если они ведут сходный образ жизни и населяют среду с градиентным изменением какого-либо важного для этих организмов фактора.

Некоторые правила, описывающие клинальную, а также межвидовую географическую изменчивость, сформулированы достаточно давно. Например, еще в XIX веке сформулированы правила Бергмана и Аллена, которые касаются как внутривидовой изменчивости, так и различий между близкими видами, ведущими сходный образ жизни.

Правило Бергмана (1847): среди родственных форм гомойотермных животных те, которые обитают в более холодном климате, имеют более крупные размеры тела.

Правило Аллена (1877): среди родственных форм гомойотермных животных те, которые обитают в более холодном климате, имеют меньшие выступающие части тела: уши, ноги, хвосты и т.д.

Например, географическая изменчивость обыкновенной лисицы соответствует обоим названным правилам. Линейные размеры тела южных лисиц примерно на 10-15 % меньше, чем у северных. Кроме того, южные лисицы имеют относительно более длинные уши и хвост. Если мы выйдем за пределы этого вида и рассмотрим более северных и более южных родственников лисиц, мы увидим, что они подчиняются тому же правилу. Приполярные песцы имеют довольно крупное тело, короткие лапы, морды, хвост и уши. Пустынные фенеки — это довольно мелкие лисички, имеющие длинные лапы, морду и хвост и прямо-таки огромные уши.

Самые крупные тигры — амурские, обитающие в самом суровом климате, а самые мелкие — суматранские. В тундре обитают волки, достигающие 50 кг веса, а в пустынях их размеры составляют всего 35 кг. Применимо правило Бергмана и к межвидовой географической изменчивости. Ему замечательно подчиняются медведи — от гигантских белого медведя и гризли до мелкого гималайского медведя. Самые крупные пингвины (императорский и королевский) обитают в Антарктиде, а самые мелкие — на Галапагосских островах.

Правило Бергмана и Аллена имеют сходную физиологическую природу: они отражают тот факт, что в холодном климате проще поддерживать постоянную температуру тела тем животным, которые имеют меньшую относительную площадь поверхности тела. Теплоотдача через поверхность тела пропорциональна площади его поверхности, а теплоемкость и теплопродукция — объему тела. Уменьшать относительную площадь поверхности можно увеличивая линейные размеры тела, а можно и «скругляя» его, уменьшая выступающие его части.

Как всякие правила, правила Бергмана и Аллена имеют множество исключений. Например, им не подчиняются роющие млекопитающие. На

их размеры и пропорции существенное влияние оказывают особенности перемещения в почвенной среде, которая, кроме прочего, защищает их от холодного воздуха.

Например, слоны подчиняются правилу Аллена, но не подчиняются правилу Бергмана. Африканские слоны крупнее индийских, хотя обитают в более жарком климате. Это связано с тем, что африканские слоны обитают преимущественно на открытых пространствах (в саванне), а индийские связаны с лесами. Кстати, лесные африканские слоны меньше, чем индийские! Зато, как и следовало ожидать, африканские слоны имеют большие сложности со снижением температуры при перегреве, поэтому у них намного более крупные уши, чем у индийских.

А можно ли сравнивать друг с другом животных, ведущих несходный образ жизни? Можем ли мы утверждать, что правило Бергмана опровергают, например, тропические крыланы (летучие лисицы, летучие собаки и т.д.), которые намного крупнее летучих мышей умеренных широт? Конечно, такой вывод был бы неверен. Эти животные ведут принципиально разный образ жизни. Крыланы питаются в основном плодами, а наши летучие мыши специализированы на ловле летающих ночных насекомых. Разный характер питания приводит к значительным отличиям в тепловом балансе этих животных, что и обуславливает различия в их размерах.

Применимы ли правила Бергмана и Аллена к внутривидовой изменчивости человека? Хотя все люди и принадлежат к одному виду, наша экологическая пластичность столь велика, что в разных частях ареала люди ведут различный образ жизни. Эти отличия препятствуют проявлению правила Бергмана. В то же время при сравнении многих народов удается увидеть проявления правила Аллена. Так, эскимосы и другие коренные народы Крайнего Севера имеют коренастые тела с короткими руками, ногами и шеей. Жители открытых пространств экваториальной Африки (например, масаи) худощавы и имеют относительно длинные и тонкие ноги и руки. Естественно, наблюдать проявления правила Аллена можно только на коренных народах, существующих в тесном взаимодействии со средой своего обитания. Представители современного глобального человечества, многие из которых переселились по всему свету и живут в искусственно измененной среде, обычно не демонстрируют проявления названных экологических правил.

Еще одним из известных экологических правил, описывающих климатическую изменчивость, является **правило Глогера**, предложенное в 1833 г. Оно заключается в том, что среди родственных форм (подвидов или видов) гомойотермных животных те, которые обитают в условиях теплого и влажного климата, окрашены ярче, чем обитающие в условиях холодного и сухого климата.

Вероятными причинами, приводящими к такому характеру изменчивости, могут быть соображения, связанные с покровительственной окраской — почвы (или поверхность снега) в холодном и сухом климате обычно светлее, чем в теплом и влажном. Впрочем, для объяснения правила Глогера этого обстоятельства недостаточно, ведь оно распространяется даже на ночных животных. Не исключено, что влажный и теплый климат более способствует синтезу пигментов животных. В определенной степени правило Глогера применимо и к человеку.

5.22. Основные среды обитания и их особенности

Область обитания живых организмов (арена жизни) может быть разделена на **четыре основные среды**: водную, наземно-воздушную, почвенную и внутриорганизменную. Среда обитания отличается по своим свойствам и относительной важности действующих в них экологических факторов. Например, для водной среды обитания, которая является филогенетически первичной для земных организмов, характерна высокая плотность, возможность распределения биогенов по всему объему, относительно небольшие колебания температур, невысокая растворимость газов, особенно O_2 . Достаточная для фотосинтеза освещенность характерна лишь для поверхностных слоев водоемов. Ультрафиолетовое излучение поглощается в приповерхностном слое воды. На водный обмен водных организмов основное влияние оказывает такой фактор, как соленость. Существенным в водной среде является также ее pH — водородный показатель.

Поскольку **водная среда** является достаточно плотной, многие водные организмы имеют приспособления к парению в ее толще (выросты, полости с газом, жировые включения и т.д.). Активно плавающие организмы обычно имеют обтекаемую форму тела и приспособления для отталкивания от воды (плавники, ласты) или реактивного движения. Парящие в толще воды организмы называются **планктоном**, активно перемещающиеся в ее толще — **нектоном**, а обитающие на дне водоемов — **бентосом**.

В водной среде преобладает дыхание, а не фотосинтез, и разнообразие животной жизни обычно выше, чем растительной.

Осваивая сушу, наземные организмы были вынуждены приспособиться к особенностям **наземно-воздушной среды**. В их числе можно назвать: малую плотность воздуха, его достаточно частую сухость, относительно резкие скачки температуры. Водный обмен организмов зависит в первую очередь от влажности. Тепловой поток от солнца намного интенсивнее, чем в других средах, а поскольку воздух отличается малой теплопроводностью, организмы наземно-воздушной среды часто имеют температуру тела, отличающуюся от температуры их окружения. В вертикальном отношении воздушно-наземная среда состоит из двух отчетливо различных частей: воздушной (прозрачной, подвижной среды с высокой доступностью газов и почти полным отсутствием большинства питательных веществ) и наземной (твердой опоры, где нет света, но обычно достаточно много биогенов и других необходимых веществ). Эта противоречивость наглядно проявляется в строении высших растений, имеющих подземную часть, служащую для минерального питания, и наземную, фототрофно питающуюся часть. Многие наземные животные отталкиваются от твердой опоры конечностями при ходьбе или беге, некоторые смогли освоить полет, требующий достаточно глубокого преобразования строения организма.

Почвенная среда обитания характеризуется весьма высокой плотностью. Это сложная, многофазная среда с отчетливым вертикальным градиентом. Для перемещения в ней нужно использовать или имеющиеся пустоты (что доступно для мелких организмов), или обладать органами для разгребания почвы или протискивания между ее слоями. Для крупных организмов обитание в почвенной среде нехарактерно. На водный обмен влияет и влажность (обычно достаточно высокая), и засоленность (соленость почвенного раствора).

Динамика климатических факторов в почве сглажена. Наличие в почве водной фазы, а также обогащенность газовой фазы парами воды и углекислотой (при недостаточности кислорода) сближает почвенную среду с водной.

Самая «сложная» для обитания среда — **другие организмы**. В этой среде обычно достаточно питательных веществ и достаточно благоприятные значения «климатических» факторов, однако сама среда противодействует обитанию в ней организмов. Средой первого порядка по отношению к паразиту будет тело хозяина органы и другие паразиты, населяющие его. Внешняя среда действует на паразитов опосредовано и называется вторичной. Совокупность всех паразитов, одновременно обитающих в каком-либо организме, называется **паразитоценозом**, а все симбионты вместе с организмом-хозяином — **симбиоценозом**. Паразитам постоянно приходится преодолевать сопротивление иммунной системы их хозяев. Еще одна особенность других организмов как среды обитания заключается в том, что эта среда не является непрерывной и паразитам приходится вырабатывать сложные приспособления для заселения новых хозяев.

5.23. Адаптации организмов

Для живых существ с глубоко пронизывающими всю их организацию корреляциями и взаимозависимостями компромисс между противоречивыми требованиями оптимизации различных адаптивных функций должен быть особенно напряженным. Поэтому устойчивый эпигенотип (надежная для определенного круга условий система обеспечения индивидуального развития) должен быть организован по принципу глубоко проработанного компромисса между противоречивыми потребностями максимальной оптимизации всех адаптивных функций.

А.П. Расницын

Многие живые организмы достигают совершенства с точки зрения того или иного параметра. Рассмотрим только широкоизвестные примеры. Вы знаете, сколь совершенны орлиное зрение, собачий нюх, черепашие долгожительство, скорость стрижа и выносливость верблюда. Почему эти замечательные качества встречаются порознь, а не соединяются в одном организме? Видимо, потому, что они плохо сочетаются друг с другом. Как это ни печально, совершенствование приспособлений по какому-то одному параметру означает снижение уровня приспособленности по другим. Выигрывая в чем-то одном, организмы неизбежно должны проигрывать в другом...

Вам, наверное, известно, что те организмы, которые заботятся о потомстве, рожают намного меньшее количество потомков, чем те, кто оставляет следующую популяцию без заботы. Чем мельче икра у рыб, тем большее количество (при прочих равных) икринок будет выметывать каждая самка. Чтобы понять, почему это происходит, можно оценить количество энергии, которое каждый из видов тратит на размножение. В этом случае мы убедимся, что

затраты на производство потомства у разных видов примерно сравнимы. Это количество энергии может быть потрачено на выработку небольшого количества энергоемких икринок или множества мелких; кроме производства икры, энергию можно потратить на заботу об икре и мальках (обустройство гнезда, защиту, кормление). В каждом случае особенности размножения того или иного вида будут компромиссом между необходимостью оставить потомство и необходимостью экономить энергию. При определенных затратах на размножение стратегия каждого вида — компромисс между разными формами таких затрат.

Всегда ли условия, в которых живут организмы, оказываются для них оптимальными? Естественно, не всегда. Неблагоприятные условия могут характеризовать какое-то местообитание постоянно, а могут наступать время от времени, периодически (в течение суток, года или солнечного цикла) или нерегулярно (как например, погодные аномалии). Как реагируют организмы на неблагоприятную для них среду? Вырабатывают те или иные адаптации к ним.

Адаптации — приспособления к определенным условиям среды, которые проявляются в соответствии морфологических, физиологических и поведенческих признаков организма его образу жизни в определенных условиях среды. Адаптации наблюдаются как результат, который можно исследовать через целесообразность живых организмов и других биосистем (по Аристотелю проблема целесообразности является главной проблемой биологии). Тот же термин иногда используется для процесса выработки адаптаций, что может вносить определенную терминологическую путаницу.

Преадаптации — признаки, которые возникнув как приспособление к одному фактору, оказываются полезны для преодоления действия другого фактора. Легкие первых четвероногих возникли как орган дыхания воздухом из богатой органикой воды, а конечности с пальцами — как средство для перемещения по мелководью. В комплексе они оказались преадаптацией к освоению суши.

Если условия среды чрезвычайно неблагоприятны, бороться с ней оказывается невозможным. Например, ни в Арктике, ни в Антарктике нет ни амфибий, ни рептилий — преодоление холода оказывается невозможным для этих пойкилотермных животных. В не столь жестких условиях среды можно выделить три группы адаптаций организмов к неблагоприятным условиям: преодоление, уход и претерпевание. Рассмотрим их по очереди.

Преодоление. Мы сказали, что ни амфибий, ни рептилий в фауне полярных областей нет. Зато млекопитающих и птиц там немало. Основной путь их приспособления к жестокому холоду заключается в активном поддержании постоянной температуры тела. Пусть подавляющая часть энергии пищи уйдет на поддержание постоянной температуры тела: если остатка хватит на удовлетворение основных жизненных потребностей, выжить можно будет и среди вечных льдов.

Кроме холода, одной из основных проблем, ограничивающих разнообразие арктической фауны, является почти полное отсутствие растительной пищи на суше. Высшим растениям для развития нужны длительные положительные температуры; там, где их нет, весь наземный фотосинтез связан с водорослями и цианобактериями, обитающими на поверхности камней и

льда. Зато полярные воды богаты жизнью, особенно животными. Благодаря своей исключительно высокой теплоемкости, вода не дает замерзнуть ни водным животным, ни водорослям. Хорошая растворимость газов в холодной воде обеспечивает благоприятные условия для их функционирования. Раз так — многие наземные млекопитающие и птицы полярных областей живут благодаря продукции моря. Одним из примеров чудесных приспособлений к жизни в чрезвычайно негостеприимной среде является белый медведь.

Среди отряда Хищные представители семейства Медвежьи характеризуются наивысшей долей растительной пищи в их рационе. Единственный вид, к которому это не относится, — белый медведь, исключительно плотоядное животное. Некоторые виды медведей (как бурый медведь) способны дополнять свой рацион рыбой, которую они ловят в реках (например, лососями во время их нереста), но в своем большинстве они питаются на суше. Питание белого медведя в основном связано с морем, и этот хищник в совершенстве освоил плавание и ныряние в ледяной воде. «Сушей» для белого медведя в существенной степени служат плавающие по поверхности Ледовитого океана льды (увы, сокращение площади льдов из-за глобального потепления оборачивается для белых медведей катастрофой). Крупные размеры тела, мощная жировая прослойка и высокий уровень обмена веществ позволяют медведю поддерживать постоянно высокую температуру тела в самые жестокие холода. Даже белая шерсть медведя является чудом приспособления: ее цвет маскирует медведя на льде и снегу, а проникаемость для солнечного излучения позволяет пропускать свет к темной, хорошо нагревающейся коже зверя.

Как вы понимаете, рассмотренный нами случай является далеко не единственным примером преодоления неблагоприятных условий организмами. А чем является поведение и образ жизни человека, как не преодолением бесчисленных ограничений со стороны среды?

Уход от неблагоприятных условий. Формы ухода от неблагоприятных условий разнообразны. Можно считать, что сурок, прячущийся от дождя в свою нору, или пустынная ящерица, перемещающаяся вокруг куста саксаула с учетом движения тени от него уходят от неблагоприятных для них условий. С другой стороны, эти формы поведения лучше рассматривать скорее как выбор благоприятных, предпочитаемых условий. Фактически речь идет о том, что внутри постоянного местообитания того или иного животного меняются локальные условия, и оно выбирает те из них, которые являются для него наиболее подходящими. А что делать, если во всем местообитании условия для жизни испортились? Одно из распространенных «решений» — миграции.

Миграциями называют закономерные перемещения животных между различными местообитаниями, отстоящими друг от друга на значительные (для этих животных) расстояния. Оговорка о значительности расстояний для животных не случайна. Мигрирующие птицы могут перемещаться на другую сторону Земного шара, а мигрирующие почвенные беспозвоночные уходить из слоя листового опада на глубину в несколько десятков сантиметров. И то, и другое можно считать миграциями, соразмерными способности рассматриваемых животных к перемещению.

Как ясно из приведенных примеров, миграции могут быть горизонтальными (географическими) и вертикальными. В зависимости от того, какая

причина (регулярно действующая или нерегулярная) вызывает эти перелеты, миграции можно разделить на периодические и непериодические.

Самая известная категория миграций — **перелеты** птиц. Так, для большинства наших перелетных птиц причиной, которая заставляет их отправляться в путь, является зимняя бескормица (а сигнальным фактором, запускающим соответствующее поведение, — сокращение длины светового дня). К числу самых дальних перелетов относятся миграции полярной крачки — птицы, которая гнездится в Арктике, а на зимовку улетает в Антарктику (где во время зимы в Северном полушарии наступает «теплое» время года). Протяженность этого перелета (только в один конец) превышает 30 000 км! В тех случаях, когда изменения условий не является очень резкими, птицы могут совершать не перелеты, а **кочевки**, при которых они остаются в пределах одного региона, где перемещаются в зависимости от погоды или наличия подходящего корма.

Сезонные миграции характерны также для многих копытных Африки или Средней Азии. Их причина — изменение влажности и наличия доступной пищи.

Вертикальные миграции типичны для жителей гор, почвы и, в особенности, водоемов. Так, для зоопланктона очень характерны суточные перемещения к поверхности ночью, и на глубину в десятки и сотни метров днем. Дело в том, что пищей зоопланктона является фитопланктон. Фитопланктон связан в своем распространении с приповерхностными слоями воды — глубже нет света для фотосинтеза. Чтобы питаться фитопланктоном, зоопланктону нужно находиться рядом с ним. Но днем у поверхности воды легко стать добычей рыб, полагающихся в своем питании на зрение. Поэтому многие планктонные животные, в частности, ракообразные, прячутся днем в темноту на глубине, а ночью поднимаются к поверхности за собственной пищей. Кстати, эти перемещения вносят довольно существенный вклад в перемешивание слоев морской воды, влияя на круговорот многих биогенов.

Следует отметить, что миграции не всегда являются формой ухода от неблагоприятных условий. Например, для проходных рыб характерны нерестовые миграции из морских вод в пресные (анадромные миграции, как у лососей) или из пресных вод в морские (катадромные миграции, как у угрей). Конечно, можно рассматривать эти миграции и как уход от неблагоприятных условий (морская вода неблагоприятна для икры и личинок лососей, а пресная — для ранних стадий развития угрей), но в целом эти миграции скорее отражают эволюционную историю вида и стратегию его приспособления к среде обитания. Такие миграции называются онтогенетическими. Онтогенетические миграции морских черепах, которые в своих путешествиях могут обогнуть Земной шар, не уступают по своей протяженности перелетам полярных крачек.

Претерпевание неблагоприятных условий. Мы уже говорили, сколь тяжело пойклотермным четвероногим жить в условиях сурового холодного климата. Тем не менее, некоторые из амфибий и рептилий приспособились к жизни за Полярным кругом. Антарктика окружена океаном, а к Арктике приближаются и Евразия, и Северная Америка. Например, за Полярный круг заходят ареалы обыкновенной гадюки и живородящей ящерицы. Однако дальше всех амфибий и рептилий (до 72° северной широты!) расселяется к северу сибирский углозуб. Это небольшое (около 15 см с хвостом) хвостатое земноводное переходит Полярный круг на Северном Урале, в Магаданском крае и в Якутии.

Углубы обитают даже в окрестностях «полюса холода», якутского города Оймякон! Какие особенности помогают им выживать в этих условиях?

Прежде всего, это способность переносить холод. Эти животные выдерживают вмораживание в вечную мерзлоту (зарегистрированный рекорд пребывания в замороженном состоянии — 90 лет) и сохраняют активность при 0 °С. Способность претерпевать холод связана с низким уровнем обмена, холодостойкостью ферментов и наличием в тканях криопротекторных веществ, препятствующих образованию разрушающих и иссушающих клетки кристаллов льда.

Если условия среды не подходят для активной жизнедеятельности, многие организмы могут переходить в то или иное физиологическое состояние, в котором их способность претерпевать действие неблагоприятных факторов усиливается. К числу таких состояний относится **анабиоз** (или **криптобиоз**) — состояние, при котором жизненные процессы настолько замедлены, что протекают без внешних проявлений. Анабиоз является приспособлением к холоду, сухости и другим неблагоприятным факторам; после улучшения условий организм возвращается в физиологическую норму.

Так, при увлажнении во мхах и лишайниках переходят к активности тихоходки — восьминогие беспозвоночные животные, представители небольшого типа *Tardigrada*, принадлежащего к той же ветви развития животных, что и членистоногие. Длина этих животных чаще всего измеряется долями миллиметра. Неторопливо перемещаясь по мху, тихоходки питаются клетками растений, бактериями или беспозвоночными животными. Тихоходки характеризуются исключительной устойчивостью к неблагоприятным факторам среды на покоящейся стадии. Когда влажность мха снижается, тихоходка сжимается, открывает рот, втягивает конечности и переходит в стадию «бочоночка» — впадает в анабиоз. В этом состоянии тихоходка способна длительно выдерживать сухость, низкие температуры, действие токсических веществ, вакуум, высокие дозы радиации и многие другие неблагоприятные факторы. На стадии «бочоночка» тихоходки, вероятно, могут даже вынести путешествие через открытый космос! На этой стадии такие животные могут проводить большую часть своей жизни. Вероятно, в редко увлажняемых местообитаниях срок жизни одной особи (менее миллиметра в длину!) может превышать 100 лет! Попав во влажную среду, тихоходка выходит из покоящейся стадии и оказывается достаточно чувствительной ко многим неблагоприятным факторам среды.

Некоторые животные, например гетеротермные млекопитающие и птицы, способны впасть в **спячку** — замедление жизненных процессов, сопровождающееся значительным снижением температуры тела и снижением частоты сердцебиения. Все же, при спячке, в отличие от анабиоза, проявления жизнедеятельности остаются заметными. Спячка может быть сезонной (сурки, ежи и др.), суточной (летучие мыши, колибри) и нерегулярной, при неожиданном ухудшении условий (стрижи, енотовидные собаки).

Парадоксальным образом, в качестве примера животных, впадающих в анабиоз или спячку, часто называют медведей, для которых эти состояния как раз и нехарактерны. Холода медведи (как и барсуки) переносят в состоянии зимнего сна (попругу, более глубокого сна, чем обычный), а не анабиоза. Эти животные достаточно крупны (вспомните о правиле Бергмана), чтобы длительное время поддерживать постоянную температуру тела, не получая

при этом энергии из пищи. Охотник, провалившийся в берлогу к медведю, быстро его разбудит. Самки медведей рожают в таком состоянии детенышей и вскармливают их молоком! В отличие от медведя, например, сурок, находящийся в состоянии настоящей спячки, имеет крайне пониженную температуру, многократно замедленную частоту сердечных сокращений и может «проснуться» лишь после достаточно длительных и энергозатратных физиологических процессов (выделения тепла клетками бурого жира).

Спячкой (а также оцепенением) обычно называют и то состояние, в котором зимуют амфибии и рептилии умеренных широт. Например, болотная черепаха осенью (в октябре-ноябре) ныряет на дно водоема, откуда вынырнет уже весной (в апреле). Физиологические процессы черепахи резко тормозятся, и ей для жизнедеятельности хватает газообмена через поверхность ротовой полости, глотки и клоаки. Черепаха в таком состоянии может проявлять определенную активность (например, переместиться на дне водоема с места на место).

Среднеазиатская черепаха в пустынях Туркмении выходит из зимней спячки (гибернации) в феврале и сохраняет активность до конца мая. Когда пустынная трава высыхает, черепахи уходят в летнюю спячку (эстивацию). В конце сентября — начале октября осенние дожди могут пробудить небольшое количество травянистой растительности. В это время черепахи на короткий срок выходят из спячки. Если дождей было мало, эстивация переходит в гибернацию (режим пониженной активности при высокой температуре тела сменяется таковым при низкой). В особо суровых условиях общая продолжительность периода активности среднеазиатской черепахи составляет менее 3 месяцев!

В нормальный жизненный цикл человека спячка, конечно, не входит, но наши достаточно далекие предки были к ней, вероятно, способны. И сегодня некоторые млекопитающие, не впадающие в спячку, могут быть в нее искусственно погружены. Так, заставляя вдыхать газовую смесь с сероводородом, можно погрузить в спячку лабораторных мышей (а затем вывести из нее, вентилируя их легкие обогащенной кислородом смесью и согревая их тело).

По целому ряду несчастных случаев известно, что человека можно вернуть к жизни, если его тело охлаждается в условиях, когда центр терморегуляции не обеспечивает попыток удерживать нормальную температуру тела. Это может произойти при резком охлаждении (ребенок провалился под лед), в атмосфере углекислоты (водитель автомобиля-рефрижератора случайно закрыл себя в камере с «сухим льдом» — твердой углекислотой) или при каких-то иных, еще недостаточно изученных условиях. Замерзнувшие (но не остывшие до отрицательных температур) в таком состоянии люди в случае правильных спасательных действий могут быть выведены из своего состояния даже через несколько часов.

Потенциальная способность человека к пребыванию в физиологически неактивном состоянии послужила основанием для идеи вводить в такие состояния космонавтов во время длительных космических перелетов. Не отвергая эту идею напрочь, следует отметить, что пока она находится в области чистой фантастики.

Для выживания денег из богатых клиентов на Западе существует услуга посмертного замораживания (крионики). Сразу после смерти тело человека

подвергают глубокому охлаждению и погружают в жидкий азот (-196°C). Затем его помещают в сосуд Дьюара (попросту — термос), где хранят в азоте, подвивая свежий взамен испарившегося. Обычно это деятельность производится на проценты от капитала, который замороженный клиент оставил фирме, отвечающей за хранение его тела. Окаменевшие от холода тела клиентов держат при этом в особых хранилищах в вертикальном положении вниз головой, чтобы в случае снижения уровня азота пострадали ступни, а не голова. При этом следует принимать на веру, что когда в будущем люди научатся лечить болезни, от которых умерли замороженные клиенты таких фирм, они разморозят их тела, вылечат последствия смертельных болезней и предоставят возможность новой жизни в счастливом будущем. Не говоря о том, что прогнозировать возможности и действия наших потомков чрезвычайно тяжело, по всей видимости, используемая в таких фирмах технология заморозки трупов приводит к необратимому разрушению клеток людей, чей страх смерти выразился в столь странной форме.

Наконец, переживать неблагоприятные периоды могут помочь **покоящиеся стадии** жизненного цикла. К их числу относятся цисты простейших, споры бактерий, грибов и некоторых растений, семена растений, покоящиеся яйца животных и многое другое. Кроме переживания неблагоприятных условий покоящиеся стадии могут выполнять и другие функции, например, расселения. Например, покоящиеся яйца щитней (ракообразных из отряда Листоногие, куда, кроме прочего, относятся и более известные широкой публике дафнии) служат как для переживания сухого сезона, так и для распространения с переносимой ветром пылью.

Для многих растений характерно, что при наступлении благоприятных условий их семена не прорастают одновременно, образуя покоящийся **почвенный банк семян**. Даже если какая-то катастрофа уничтожит лес, если хотя бы где-то сохранится лесная почва, в ней будут ждать подходящего часа семена большинства образовывавших этот лес популяций цветковых растений (а также споры характерной для этого леса бактериофлоры — совокупности бактерий и микобиоты — совокупности грибов).

Заканчивая рассмотрение подробных примеров, укажем, что способность организмов претерпевать неблагоприятные условия чрезвычайно важна для поддержания наблюдаемого нами состояния биосферы.

5.24. Жизненные формы организмов

Жизненная форма — устойчивый комплекс адаптаций к определенному образу жизни. Начал их изучение Теофраст, разделивший растения на деревья, кустарники и травы; более подробно описал А. Гумбольдт.

«Морфологическая конвергенция далеких таксонов может быть полной. Даже великий Карл Линней пал ее жертвой и отнес голосеменное растение саговник к однодольным цветковым растениям — пальмам» (М.Б. Миркин, Л.Г. Наумова, 2005).

Викаристы (лат. *vicarius* — заместитель, наместник) — виды, принадлежащие к одной жизненной форме и занимающие сходные экологические ниши, но населяющие различные географические регионы. Классические примеры

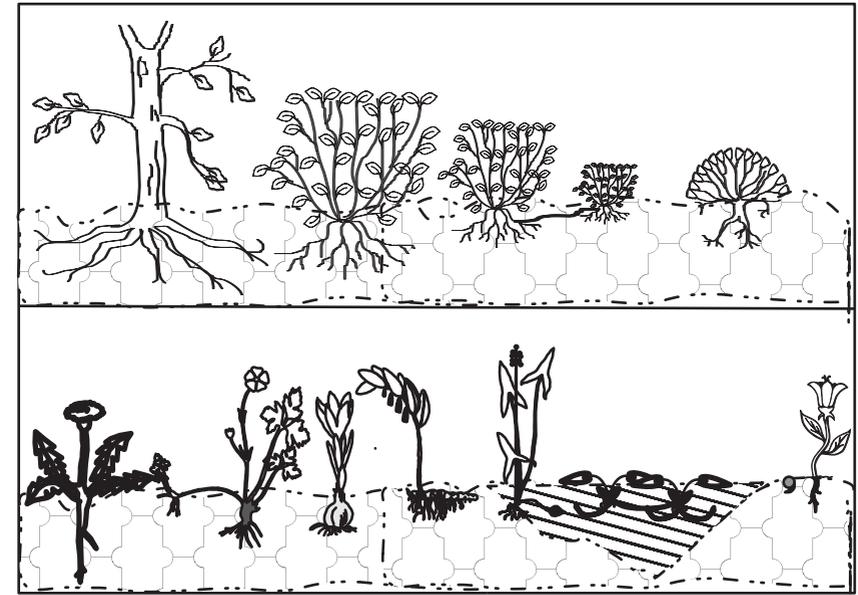


Рис. 5.24.1. Классификация жизненных форм растений по Х. Раункиеру, основанная на положении почек возобновления в зимний период:
фанерофиты (почки высоко над почвой: деревья, кустарники, лианы и эпифиты);
хамефиты (почки над поверхностью почвы);
гемикриптофиты (почки у поверхности почвы);
криптофиты: геофиты (в почве) и гидрофиты (в воде);
терофиты (не имеют почек возобновления, переживают зиму на стадии семян)

викаризма дают сумчатые и плацентарные млекопитающие, а также пары агамы — игуаны; удавы — питоны.

Примером распространенной классификации жизненных форм растений, позволяющей проводить сравнение разных экосистем, является классификация Христыны Раункиера (рис. 5.24.1). В основу его системы положены признаки размещения и зимней защиты органов возобновления: **терофиты** — однолетники, сохраняющиеся в неблагоприятный период года (зимой или во время засухи) в виде семян; **криптофиты** — многолетние растения, органы возобновления которых в зимнее время или в засушливый период находятся под землей или под водой; **гемикриптофиты** — многолетники с органами возобновления, находящимися на уровне земной поверхности (большинство цветковых растений); **хамефиты** — растения, у которых органы возобновления находятся невысоко над землей и защищены почечными чешуями, а зимой покрываются снегом, например полукустарники; **фанерофиты** — растения, почки которых находятся над землей не менее, чем на 25 см и, как правило, не покрываются снегом (деревья и кустарники).

5.25. (дополнение) Обмен веществом, энергией и информацией

Смыслами я называю ответы на вопросы. То, что ни на какой вопрос не отвечает, лишено всякого смысла.

Михаил Бахтин

Мы сказали, что каждый организм обменивается со средой веществом, энергией и информацией. Чем отличаются компоненты этой триады?

Веществом называется материя, обладающая массой покоя. Энергия (от греч. *energeia* — действие, деятельность) лишена массы покоя и является общей мерой количества движения, причиной изменений вещества. Вещество и энергия, как две основные формы материи, являются основой наблюдаемого нами мира.

Понятие «информация» (от лат. *informatio* — разъяснение, изложение) первоначально использовалось для обозначения сведений, передаваемых от человека к человеку. В XX веке это понятие стало обозначать любые сведения и данные, передаваемые с помощью любых вещественных или энергетических носителей.

Для вещества и энергии действуют законы сохранения. В силу этих законов и вещество, и энергия не появляются и не исчезают, а только переходят из одной формы в другую. Уравнение Эйнштейна отражает фундаментальную связь между веществом и энергией. Для информации законы сохранения не действуют. Информация может появляться и исчезать. Как это ни удивительно, информацию можно передать другому, не лишаясь ее самому (это совсем несложно сделать, например, с компьютерным файлом и совершенно невозможно, к примеру, с пищей или электроэнергией...).

Однако действие законов сохранения для вещества и энергии различно. Вещество может бесконечно переходить из одной формы в другую. Вы сделали выдох. В выдыхаемом вами воздухе содержатся молекулы воды в виде пара. Некоторые из этих молекул образовались в результате обмена веществ из атомов водорода и кислорода, входивших в состав органических веществ, которые разрушил ваш организм. Эти молекулы могут выпасть с паром на растения. Некоторые из поглощенных растениями молекул воды окажутся расщеплены ими и войдут в состав новых органических веществ. Атомы водорода и кислорода, как и других важных для организмов элементов, могут путешествовать по такому или иным подобным маршрутам на протяжении тысяч (или сотен миллионов...) лет.

Итак, круговорот веществ вполне возможен, в отличие от круговорота энергии. И через каждый организм, и через биосферу в целом течет поток энергии, а ее неограниченный круговорот невозможен. Чтобы понять это, необходимо вспомнить первое и второе начала термодинамики. Первое начало термодинамики является законом сохранения энергии. Для обсуждения данного вопроса удобнее всего выразить его в следующей форме: КПД (коэффициент полезного действия) любого преобразования энергии не может превышать 100%. Значит, при преобразовании энергии нельзя ее получить больше, чем ее было потрачено. В этом отношении энергия ведет себя так же, как вещество. Второе начало термодинамики более парадоксально. Согласно ему, КПД преобразования энергии не может составлять даже 100%: часть энергии перейдет в форму, в которой ее нельзя будет использовать для выполнения полезной работы. В результате этого при каждом преобразовании энергии в живых системах ее часть превращается в тепло, тратится на повышение неупорядоченности окружающей среды. Иными словами, «играть» с природой, выиграть невозможно. Более того, с ней даже нельзя сыграть вничью!

Еще одно существенное отличие между веществом, энергией и информацией связано с возможностью измерения их количества. Количество вещества можно измерить абсолютно, независимо от способа измерения. Его количество, оцененное, например, по его массе и по энергии, которая нужна, чтобы привести его в движение, окажется одним и тем же. Количество энергии можно измерить только в сравнении с неким иным ее уровнем. Лишь упомянутое уравнение Эйнштейна дает полную оценку энергии, содержащейся в том или ином количестве вещества. А для информации вообще невозможна оценка ее количества, независимая от ее приемника, адресата этой информации.

Сколько информации содержится в CD-диске? Пользователь CD-привода может скачать с диска то количество информации, которое записывается на него в соответствии с определенным стандартом (например, 700 Mb). Для умеющего читать человека количество считываемой информации определяется рисунком и надписями, нанесенными на нерабочую сторону. Для продавца дисков основная информация нанесена на ценнике. Технолог в первую очередь обратит внимание на особенности изготовления этого предмета, реконструировав детали технологического процесса по важным для него одному внешним признакам. Но самое главное даже не в этих отличиях. Мы не знаем, чем является эта информация для разных получателей, насколько она для них значима. Для того, для кого информация на CD не нужна или скучна, записана на неизвестном языке или в неизвестном формате, информации там все равно что нет (или она заключается в том, что место на диске занято). Для кого-то другого она жизненно важна и поможет сделать существенные выводы. А вне связи с получателем, информации «самой по себе», быть не может!

Вы выглянули в окно и увидели там человека. Сколько информации вы получили? Можно посчитать количество фотонов, попавших в ваши глаза. Можно измерить количество нервных импульсов, произведенных клетками вашей сетчатки. Можно оценить вероятность того, что в данное время в данном месте в зоне вашей видимости окажется этот человек, и считать количеством информации величину, обратную вероятности данного события (чем неожиданней событие, тем больше информации вы получили, узнав о нем). Но чтобы оценить информацию, которую вы получили на самом деле, нужно знать, кем для вас является этот человек (матерью; кем-то незнакомым; другом, которого считали пропавшим без вести; почтальоном, который может принести телеграмму...) и что для вас следует из того, что вы его увидели.

5.26. (дополнение) Факторы, влияющие на развитие организма

Наследственность, окружение, случайность — вот три вещи, управляющие нашей судьбой.
Акутагава Рюноскэ

Положение человека в обществе определяет троица — дар, труд, случай.
Владимир Васильевич Шкода

Тесная взаимосвязь организма и среды проявляется и во влиянии среды на развитие. В настоящее время широкое распространение сохраняют представления о том, что наследственные задатки организма (связанные прежде всего с ДНК) задают «норму реакции» — диапазон возможных результатов развития. Роль среды, в этих представлениях, состоит в том, чтобы определить, какой вариант из этой нормы реакции будет

избран. Изменчивость, связанную с изменением нормы реакции, принято считать наследственной, генотипической (мутационной) изменчивостью и отождествлять с неопределенной изменчивостью по Ч. Дарвину. Разнообразие внутри нормы реакции принято рассматривать как проявление ненаследственной, фенотипической (модификационной) изменчивости. Ее принято считать тем, что Дарвин назвал определенной изменчивостью. Изложенное описание вполне согласуется с точкой зрения синтетической теории эволюции (СТЭ). По мнению авторов данной работы, эта теория плохо согласуется с современными данными и значительно уступает одной из своих альтернатив — эпигенетической теории эволюции (ЭТЭ).

Прежде всего, следует отметить, что наследственная изменчивость вовсе не является неопределенной, не зависящей от экологической потребности в ней. Классические опыты, показавшие, что изменения в генах не зависят от потребностей в них, были выполнены Дж. Ледербергом на кишечных палочках, которые в результате мутации потеряли способность расщеплять лактозу (молочный сахар). Таких бактерий выращивали на среде, где не было лактозы, а потом пересевали туда, где единственным источником пищи было это вещество. Большинство таких бактерий гибло, но некоторые (те, у кого произошла обратная мутация, давшая им возможность питаться лактозой) выживали. Экспериментаторы показали, что мутация, позволявшая расщеплять нужное вещество, происходила еще на исходной, безлактозной среде, то есть была случайной и ненаправленной.

Казалось бы, все ясно. Но в 1988 году Nature напечатал статью Дж. Кэйрнса (J. Cairns), который лишь слегка изменил условия классического эксперимента. У Кэйрнса неспособные питаться на новой среде бактерии не погибали. Они оставались живы, однако из-за недостаточного питания не могли делиться (М.Д. Голубовский, 2001). В этих условиях бактерии интенсивно перестраивали свой наследственный аппарат, и многие из них вскорости приобретали нужный признак. Поставленному перед выбором погибнуть или вернуться к норме мутанту удается «подобрать» обратную мутацию и стать нормальным!

Второе из упрощений, приведенных выше, заключается в том, что все приобретенные признаки носят ненаследственный характер. В свое время поиск наследственных изменений, вызванных воздействием среды велся весьма прямолинейно. Например, Август Вейсман доказывал ненаследственность приобретенных признаков, попросту отрезая мышам хвосты. Действительно, на протяжении значительного числа поколений длина образующихся хвостов у потомков таких мышей оставалась постоянной. И. И. Мечников отметил по этому поводу, что мучить мышей не было смысла: поколение за поколением женщины, перед тем как оставить потомков, лишаются девственной плевы, а та поколение за поколением образуется у их дочерей. Если результаты травм не наследуются, это не означает, что не наследуются никакие признаки вообще.

Т.Д. Лысенко на своем опытном хозяйстве в Горках Ленинских кормил коров шоколадом. Коровы давали очень жирное молоко (еще бы!), а Лысенко надеялся, что это свойство передается их потомкам. Не передалось. Но в 1984 году журнал Science опубликовал статью Дж. Л. Маркса, в которой тот вспомнил о «призраке Лысенко». Когда растения льна выращивали на почве с избытком минерального питания, те вырастали высокими и мощными. Однако когда их потомков выращивали на обычной почве, те все равно во многих поколениях сохраняли часть родительской высокорослости. Как было показано в ряде статей (обзор — см. Грант, 1991), при избытке питания в хромосомы льна встраивались (и устойчиво передавались потомкам) дополнительные копии гена, ускоряющего рост.

В 2005 году обнаружено (статья Р. Пруитта в Nature), что у резуховидки Таля (*Arabidopsis thaliana*), классического объекта молекулярной генетики, при скрещивании двух особей, гомозиготных по дефектной версии гена *hothead* 10% потомков имеют нормальное строение и восстанавливают дикое состояние гена. По всей видимости, в данном случае речь идет о коррекции ДНК по молекулам РНК, которые были синтезированы на нормальных генах родителей растений-мутантов и сохранялись в их генах.

В 2006 году тот же журнал опубликовал результаты работы М. Рассользадегана и других сотрудников института INSERM во Франции. Они работали с генетически измененными бурмы хомячками (*Scotinomys*), используя линию с искусственно вызванной мутацией гена *Kit*. Хомячки с двумя мутантными версиями гена *Kit* гибнут, носители мутантной и нормальной версий несут характерные белые отметины на шерсти, а носители двух нормальных генов имеют (должны иметь!) нормальный внешний вид. Однако выяснилось, что внешние признаки мутации сохранялись и у тех генетически нормальных хомячков, отцом, матерью или более отдаленным предком которых были хомячки с мутантными генами. Этот феномен называется **парамутацией** и заключается в том, что генетически нормальные, но внешне измененные особи передают проявления аномалии в потомстве в течение нескольких поколений (хотя и с постепенным ослаблением). Видимо, синтезированная на мутантных генах РНК разбивается на фрагменты, но сохраняется в клетке, связываясь с какими-то переносчиками. Особенно много таких фрагментов оказывается в половых клетках. В клетках генетически нормальных потомков эти РНК вмешиваются в работу нормальных генов и воспроизводят аналогичные себе молекулы. Вероятно, в их присутствии синтезируемая по нормальному гену РНК оказывается аномальной.

Австралийские иммунологи Э. Стил, Р. Линдли и Р. Бланден в книге с характерным названием «Что, если Ламарк прав? Иммуногенетика и эволюция» (2002) выступили с хорошо обоснованной концепцией, согласно которой иммунные клетки передают в гаметы информацию о тех антигенах, с которыми сталкивались, обеспечивая наследование приобретенных признаков. Хотя в прямой форме предположения этих авторов не подтвердились, возвращение к идеям, которые на протяжении столетия считали «отжившими», весьма характерно.

С другой стороны, действительные мутации проявляются и наследуются очень неустойчиво. Их проявление у особей с одинаковой наследственностью весьма неустойчиво и колеблется от их полного проявления до отсутствия. Исключением из этого правила являются мутации, связанные с блокированием синтеза какого-то продукта генной активности, который присутствует у нормальных клеток. Например, блокирование синтеза пигмента приведет к альбинизму. С другой стороны, появление генной последовательности, которая может обеспечить синтез нового пигмента, вовсе не обязательно приведет к изменению окраски. Сторонники синтетической теории эволюции (СТЭ) иллюстрируют действие мутаций на примерах, когда у того или иного вида существуют два устойчивых возможных пути развития и наличествует хорошо отлаженный генетический переключатель между ними (растения гороха с желтыми/зелеными и гладкими/морщинистыми семенами в опытах Грегора Менделя). Впервые возникшие мутации не обладают такими свойствами.

Неустойчивость воплощения мутаций можно наблюдать даже на разных сторонах тела у двустороннесимметричных организмов, или на разных сегментах тела метамерных существ. Правая и левая стороны, разные сегменты оказываются отличающимися друг от друга по степени проявления мутации. С точки зрения эпигенетической теории эволюции причина этого состоит в том, что мутации не проходили отбора на устойчивость воплощения в онтогенезе.

Напротив, в случае, если даже нестабильные признаки проходят стабилизирующий отбор, их воплощение в онтогенезе становится все более устойчивым. Это было убедительно показано в опытах К. Х. Уоддингтона. В этих опытах отбор у дрозофил на способность формировать абберации *dimpy* или *bithorax* в ответ на температурные или токсические воздействия приводил к тому, что они начинали развиваться и при нормальных условиях (Waddington, 1957). В экспериментах Г. Х. Шапошникова (1978) в результате отбора аббераций тлей, вызванных сменой кормового растения, возникали новые, морфологически и экологически своеобразные формы экспериментальных животных, репродуктивно изолированные от исходных (фактически был получен новый вид организмов).

Как было впервые показано Р. Гольдшмидтом, внешним воздействием на развивающийся организм можно вызвать эффект, эквивалентный мутации. Внешним воздействием на развитие мутантного организма можно обеспечить формирование нормального фенотипа. Это означает, что онтогенез может привести к фиксированному числу конечных состояний, выбор которых зависит как от наследственности, так и от влияний среды. Для их демонстрации удобна модель, предложенная К. Х. Уоддингтоном. Развитие организма сравнивается в этой модели со скатыванием шарика по поверх-

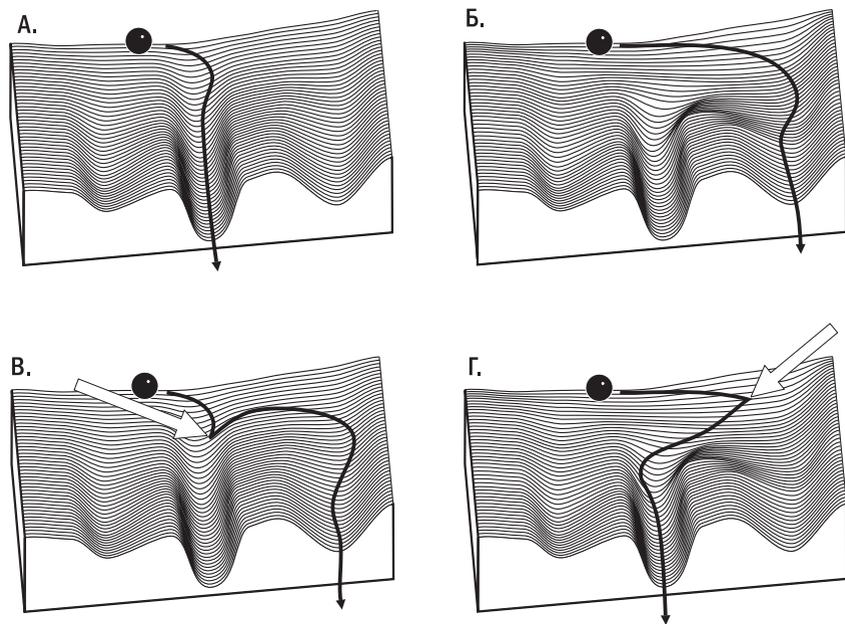


Рис. 5.26.1. Эпигенетический ландшафт по Уоддингтону. А. Типичный генотип с хорошо зарегулированным развитием; самый устойчивый креод ведет к нормальному фенотипу. Б. Изменение генотипа вызвало перестройку эпигенетического ландшафта и сделало вероятным развитие по одному из абберантных креодов. В. Внешнее воздействие может быть причиной абберантного развития даже при нормальном генотипе. Г. Внешнее воздействие может быть причиной нормального развития даже при измененном генотипе

ности сложной формы — **эпигенетическому** (*epi* — над, после) ландшафту. Эмергентное свойство системы управления развитием — наличие канализованных (от канала — направленного пути) вариантов развития — **креодов**. На эпигенетическом ландшафте креодам соответствуют углубления (канавки; рис. 5.26.1).

Эпигенетический ландшафт моделирует работу эпигенетической системы — системы управления развитием. Эпигенетическая система может быть описана как распределение вероятности различных итогов развития при определенном значении действующих на это развитие факторов (наследственных, связанных с ДНК; наследственных, не связанных с ДНК; средовых).

Те или иные креоды практически никогда не являются результатом работы одного гена. Система с очень большим числом степеней свободы самоорганизуется, значительно уменьшая их количество на выходе. Еще в 1920-х годах С. С. Четвериков выяснил, что особи с нормальным фенотипом генетически весьма разнообразны. По подавляющему большинству признаков не существует «гена нормы», нормальность задана всем генотипом (рис. 5.26.2). Когда становление нормального фенотипа оказывается невозможным, появляются абберации (отклонения). Особи с одинаковыми отклонениями развития оказываются генетически разнообразными (как и нормальные особи). То, что особи с разным генотипом развиваются нормально, является следствием длительного стабилизирующего отбора на нормальность развития. Дело в том, что норма — это фенотип, соответствующий наиболее часто встречающимся условиям. Вопреки мифологии СТЭ, жизненный успех или неудача особи зависит не от наличия или отсутствия у нее «хорошего» или «плохого» алеля, а от ее фенотипа, как целого. Если из поколения в поколение преимущественно выживают носители нормального фенотипа, это приводит к тому, что все более разнообразные генотипы начинают развиваться по нормальному пути.

Как видно из приведенных примеров, «наследственные» и «ненаследственные» признаки — это лишь крайние точки единой шкалы, на который выстроены признаки, развитие которых в результате стабилизирующего отбора зарегулировано лучше (и осуществляется в широком

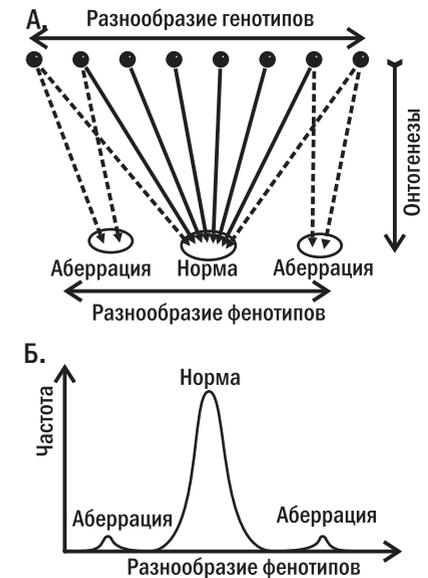


Рис. 5.26.2. Если бы онтогенез не был самоорганизующимся процессом, в постоянных условиях разнообразие фенотипов повторяло бы разнообразие генотипов (с учетом случайного влияния внешней среды). Эмергентное взаимодействие разных факторов в процессе развития приводит к тому, что распределение фенотипов оказывается сильно отличающимся от нормального. Канализованность развития приводит к тому, что фенотипической норме соответствуют весьма различные генотипы. В то же время результат развития каждой отдельной зиготы не может быть предсказан со 100% вероятностью

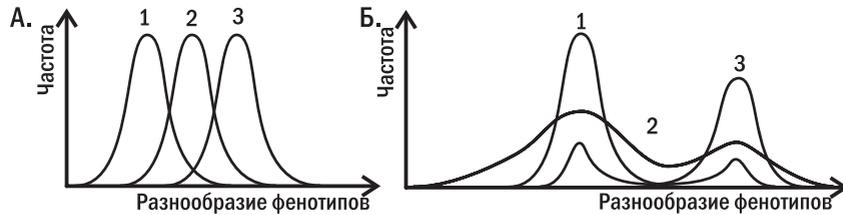


Рис. 5.26.3. Результаты отбора (на большее значение показанного по оси абсцисс признака) в соответствии с различными представлениями. А. Результат, ожидаемый с точки зрения синтетической теории эволюции (СТЭ). Отбор приводит к смещению нормы реакции. Б. Результат, ожидаемый с точки зрения эпигенетической теории эволюции (ЭТЭ). Отбор приводит к дестабилизации развития, а потом — к его стабилизации на новой норме. Регистрируемые в экспериментах результаты в большей степени соответствуют второму варианту

диапазоне условий) или хуже (и происходит только в определенных случаях). Наконец, как указывает создатель современной версии эпигенетической теории эволюции М.А. Шишкин, понятия генотипической и фенотипической изменчивости вообще относятся к разным ситуациям. О генотипической изменчивости принято говорить, сравнивая развитие разных генотипов в одинаковых условиях, а о фенотипической — при сравнении развития одинаковых генотипов в разных условиях. Как показывают данные экспериментов, во всех случаях результат развития организма может быть предсказан лишь вероятностным образом, через описание набора возможных результатов развития и вероятности каждого из них.

Главной формой отбора с этой точки зрения оказывается стабилизирующий отбор (рис. 5.26.3). Пока условия среды соответствуют норме, особи, которые прошли в своем развитии по наиболее вероятному креоду, будут иметь максимальные шансы на выживание и оставление потомства. При этом неважно, какой вклад в нормальное развитие задан «наследственными» и «ненаследственными» признаками: оно определено всем эпигенетическим ландшафтом. «Движущий» отбор, как его представляют сторонники СТЭ, является выдумкой, никогда не регистрировавшейся в экспериментах. Отбор против нормы приводит к дестабилизации нормы и расширению диапазона изменчивости. В изменяющихся условиях этот эффект как раз позволяет «нащупать» те варианты развития, которые смогут стать новой нормой. При этом неважно, на какой основе будут развиваться эти новые варианты. Даже если их развитие соответствует классической схеме «модификаций» (всецело зависит от специфического воздействия среды), отбор на способность развивать такой фенотип приведет к стабилизации ведущего к нему онтогенетического пути.

5.27. (дополнение) Давление на глубине: претерпевание и преодоление

Иногда воздействия среды столь суровы, что им практически невозможно сопротивляться. Например, это относится к давлению воды на большой глубине.

Мы живем под толстым слоем атмосферы и привыкли не обращать внимания на ее давление, составляющее примерно 1 кг на см² поверхности (приблизительно 10 м водного столба). Но при погружении на глубину давление быстро растет. На глубине 10

м оно составляет уже 2 атмосферы (одна — давление воздуха, другая — давление десятиметрового столба воды). Наибольшая глубина океана превышает 11 км, и до самых своих больших глубин Мировой океан населен животными, включая рыб, ракообразных, моллюсков и иглокожих! Как вы можете вычислить, на этой глубине давление превышает 1 100 атмосфер, составляя более 11 тонн на квадратный сантиметр поверхности тела. Может ли живое существо выдержать такое давление?

Представьте себе, что вы опускаете на глубину пустую (то есть заполненную воздухом) жестяную банку. Внешнее давление в 1 100 атмосфер неминуемо сплющит эту банку, уменьшив ее объем в 1 100 раз. Изготовление батискафов (глубоководных аппаратов) позволяющих выдержать такое давление, представляет собой исключительную техническую задачу и требует значительной толщины стенок и иллюминаторов! А что произойдет, если на такую же глубину будет опущена такая же банка, но открытая или хотя бы имеющая отверстие? Ничего особенного! Вода под давлением заполнит банку, не изменив ее формы, ведь внешнее давление на ее стенки будет уравновешено внутренним. Глубоководные организмы противостоят давлению благодаря тому же механизму, что и открытые банки — не сопротивляясь его действию. Ткани земных организмов имеют водную основу. Вода под давлением практически не сжимается. Внешнее давление на ткани глубоководных рыб уравновешивается внутренним, и потому они его не ощущают.

Можно ли считать, что в таком случае пребывание на большой глубине и на поверхности эквивалентны? Нет. При высоком давлении ускоряются химические реакции, и увеличивается растворимость газов в воде. «Вскипание» (образование пузырьков газа) при уменьшении давления ответственно не только за «игру» газированной воды в открываемой бутылке, но и за раздувание глубоководных рыб, поднятых сетями на поверхность и кессонную болезнь аквалангистов.

А можно ли противостоять чудовищному давлению на глубине? Как ни странно, в некоторой степени можно. И способен к этому кашалот — самый крупный из зубатых китов, приспособленный к охоте на глубоководных кальмаров. Самая примечательная черта внешнего облика кашалота — огромная голова. Она занимает до трети длины тела кашалота и сбоку кажется прямоугольной из-за расположенной над верхней челюстью емкости с восковидным веществом — спермацетом. Название этого вещества связано с тем, что в древности это вещество считали китовой спермой (и предполагали, что кашалот держит в голове огромный запас!). Кстати, именно из-за спермацета кашалотов усиленно истребляли — он является исключительно удачной основой для парфюмерии, обеспечивая фиксацию (стойкость) запахов дорогих духов. Его настоящее предназначение стало понятно совсем недавно.

У наземных четвероногих (включая человека) при нырянии могут возникать сложности из-за наличия воздуха в легких. Ведь прежде чем нырнуть, мы делаем хороший вдох. Наполненные воздухом легкие придают телу положительную плавучесть, которую приходится преодолевать при погружении. Но стоит только, интенсивно работая конечностями, опуститься поглубже, ситуация меняется. С учетом того, что давление десяти метров водного столба примерно соответствует атмосфере, на этой глубине давление удваивается, а объем легких уменьшается вдвое. Плавучесть тела становится отрицательной, и его тянет дальше на глубину — а тут как раз надо всплывать, преодолевая этот эффект.

Кашалот систематически ныряет на глубину более километра (зарегистрированный рекорд — 2 200 м, и нет никакой уверенности в том, что это предел его возможности), чтобы охотиться там на гигантских кальмаров. Естественно, для этого необходимо иметь грудную клетку, выдерживающую более чем двухсоткратное уменьшение объема (ребра человека начнут ломаться при куда меньшем сжатии). Но даже при такой «складной»

грудной клетке кашалоту приходилось бы и нырять, и всплывать, преодолевая силы, связанные с неблагоприятной плавучестью. Приходилось бы, если бы он не использовал емкость со спермацетом. Это вещество переходит в жидкое состояние при температуре тела и затвердевает, существенно увеличивая свой объем, при небольшом понижении температуры. Перед тем как нырнуть, кашалот усиливает кровоснабжение емкости со спермацетом. Спермацет тает, голова кита уменьшается в объеме и начинает тянуть его на глубину. Кашалот ныряет. Когда наступает пора всплывать, он охлаждает спермацет (то ли ослабляя кровообращение, то ли набирая в ноздри «забортную» воду). Спермацет расширяется и увеличивает объем головы, преодолевая ужасающее внешнее давление. Головой вперед кашалот взмывает к поверхности, удерживая в челюстях слабеющего кальмара...

Для батискафов и подводных лодок изменение плавучести связано с расходом определенных веществ — сбрасыванием балласта, выпуском керосина из подвесных баков, расходом сжатого воздуха на продувку емкостей. Аквалангист-ныряльщик надевает на себя избыточно тяжелый грузовой пояс (который при необходимости можно сбросить), и уравнивает свою плавучесть благодаря компенсатору — емкости, в которую он может добавить воздух из баллонов для дыхания или «стравить» его. Кашалот же, изменяя плавучесть, тратит лишь энергию, полученную благодаря окислению пищи, пойманной на глубине, кислородом воздуха, который он черпает на поверхности. Можно ли не восхититься совершенству этого приспособления?

Глава 6. Экология человека и охрана природы

6.1. Экологический кризис современности

Когда о худшем слушать не хотите,
Оно на вас обрушится неслышно...
Вильям Шекспир

Всем нам приходилось неоднократно слышать о том, что мы являемся свидетелями глобального экологического кризиса. Что означает это понятие?

Прежде всего, следует разделить понятия кризиса, катастрофы и коллапса. **Кризис** является обратимым состоянием системы, в ходе которого она может как вернуться в нормальное состояние, так и перейти в иное. **Катастрофа** связана с разрушением механизмов регуляции, подерживавших прежнее состояние системы, и переходом в иное качество. **Коллапс** — необратимое изменение, приводящее к разрушению существовавшей системы как таковой. Экологический коллапс связан с переходом среды в состояние, исключающее существование в ней ранее населявших ее организмов. Итак, кризис — нарушение функционирования системы, катастрофа — ее перестройка, а коллапс — разрушение.

Следует различать локальные, региональные и глобальные кризисы. Локальные связаны с проблемами отдельных местообитаний и отдельных популяций человека, региональные охватывают крупные области, а глобальные распространяются на весь земной шар.

Таким образом, говоря об экологическом кризисе, мы утверждаем, что нынешняя биосфера неустойчива и может перейти в какое-то новое состояние, существенно отличающееся от того, к которому приспособились мы и другие жители нашей планеты. С этой точки зрения, экологический кризис — наблюдаемая нами даность. Вероятно, стоящая перед нами задача — не «побороть» кризис, а избежать перехода экологической катастрофы в коллапс биосферы.

Биосфера проходила через кризисы и катастрофы задолго до появления человечества. Широкую известность получило массовое вымирание (в палеонтологии его называют «кризисом», хотя в приведенном выше смысле ясно, что речь идет о катастрофе) на границе мела и палеогена. Еще масштабнее была катастрофа на границе перми и триаса. То, что палеозойская, мезозойская и кайнозойская эры разделяются именно по этим катастрофам, совсем не удивительно: каждая из них означала переход биосферы в новое качество. Однако говоря об этих кризисах и катастрофах, надо заметить, что их продолжительность составляла не менее десятков и сотен тысяч лет. Особенность нынешнего кризиса — в его быстротечности (по меркам истории биосферы).

Многочисленные кризисы приходилось переживать и нашему виду. Например, популяционно-генетические исследования свидетельствуют, что на каком-то этапе нашей истории (еще до расселения *Homo sapiens* за пределы Африки) численность всего нашего вида снижалась до нескольких десятков человек. В популяционной генетике такие падения численности называют прохождением через «бутылочное горлышко»; его следствием является существенное снижение генетического разнообразия. Как ни странно, несмотря на расовые и на-

циональные отличия, представители нашего вида генетически намного более однообразны, чем, к примеру, шимпанзе. Можно предположить, что шансы на вымирание у нашего вида в тот момент были достаточно велики.

В эпоху раздробленности (до того, как стать глобальным) человечество не раз проходило через локальные экологические кризисы и катастрофы (а возможно, и через коллапсы отдельных экосистем). Эти катастрофы вызывались как независимыми от популяций человека причинами, так и являлись следствием его деятельности. К первым можно отнести локальные экологические катастрофы, вызванные нашествиями саранчи, или коллапс средневековых поселений норвежцев в Гренландии, вызванный похолоданием климата. Однако неблагоприятные последствия человеческой деятельности были куда более масштабными.

Наш вид был сформирован образом жизни неспециализированного хищника и собирателя африканских саванн. По мере усовершенствования механизмов взаимодействия членов в группе и планирования своих действий представители нашего вида стали самыми эффективными охотниками, каких знала история Земли. Расселяясь по планете, люди начинали эксплуатировать разнообразные популяции крупных копытных. По мере роста их численности росла их способность сокращать численность своих жертв. Кризис разразился примерно 10–12 тысяч лет назад, когда возможности для поддержания такого образа жизни были исчерпаны. Возросшая численность человечества, интенсивная охота и не зависящие от человека климатические изменения привели к полному вымиранию или резкому сокращению фауны крупных млекопитающих. В наибольшей степени это изменение коснулось Евразии, но затронуло также и Африку, Австралию и Америку. Численность человечества сократилась в несколько раз. Вероятно, многие популяции древнего человека погибли. Тем не менее, человечеству удалось выйти из кризиса, коренным образом изменив свой характер отношений со средой. Решением стоящей перед человечеством проблемы стал переход к земледелию и скотоводству, который привел к резкому сокращению охотничьей нагрузки на естественные экосистемы. Этот перелом в истории человечества получил название неолитического кризиса или неолитической революции.

Описанный переход происходил в разных частях света по-разному. В зависимости от того, в каком регионе находились приспособившиеся к среде популяции человека, они использовали разные сельскохозяйственные культуры и переходили к выращиванию различных животных. Наиболее совершенные земледельческие цивилизации возникли на Ближнем Востоке, а менее всего преобразованной оказалась культура коренного населения Австралии. Дальнейший ход мировой истории оказался в значительной степени предопределен этими обстоятельствами.

Интересно, что выращиваемый сейчас набор культур является следствием того выбора, который был сделан неолитическим человеком.

В течение нашей эры «в культуру (если не считать эфирно-масличные, лекарственные и декоративные растения) были введены лишь сахарная свекла, хинное и каучуковое дерево (гевея)» (Н.Н. Воронцов, 1999).

Возможно, приведенный Воронцовым список растений можно дополнить несколькими видами (например, рапсом — технической культурой), но ис-

ключительную зависимость нынешнего сельского хозяйства от последствий неолитической революции это не отменяет. Итак, человечество имеет «опыт» выхода из глобального кризиса, сопровождавшегося климатическими изменениями. Этот выход был сопряжен с болезненной ломкой прежних устоев и изменением характера отношений со средой. К сожалению, этот выход привел к возникновению новых локальных кризисов.

«Крупнейшим экологическим результатом неолитического скотоводства стало возникновение пустыни Сахара. ... Еще 10 тыс. лет назад на территории Сахары была саванна, жили бегемоты, жирафы, африканские слоны, страусы. Человек перевыпасом стад крупного рогатого скота и овец превратил саванну в пустыню. Пересохли реки и озера — исчезли бегемоты — исчезла саванна — исчезли жирафы, страусы, большинство видов антилоп. Вслед за исчезновением североафриканских саванн исчез и некогда многочисленный здесь крупный рогатый скот» (Н.Н. Воронцов, 1999).

Вероятно, и многие азиатские пустыни, как например Каракумы, имеют такое же происхождение.

Современное человечество проходит через новый кризис в своей истории. Это первый кризис, через который наш вид проходит с тех пор, как стал глобальным видом. В силу взаимосвязанности разных частей человечества можно предположить, что оно или как целое пройдет через нынешний кризис (с большими или меньшими потерями), или подорвет возможности для своего существования в ходе масштабной экологической катастрофы или коллапса земной среды обитания. Нынешний характер отношений человечества со средой, основанный на стремительном расходовании запасов ископаемого топлива, не может продолжаться долго. Уже в течение XXI века образ жизни человечества должен будет измениться. Как? Мы пока этого не знаем. В какой-то степени это зависит от наших действий.

Чем вызван нынешний кризис?

Составляющие современного экологического кризиса таковы. Рост численности человечества вызвал недостаток продовольствия, недостаток энергии и пресной воды. Преодоление этих проблем усугубляется изменением климата, разрушением естественных экосистем, снижением биоразнообразия, загрязнением среды и военной угрозой.

Каждый из упомянутых здесь факторов весьма сложен. К примеру, загрязнение — целый комплекс изменений окружающей среды. Его частичные составляющие:

- изменение газового состава и свойств атмосферы (проблемы CO₂ и O₃);
- рассеивание продуктов сгорания топлива и его последствия — смог, кислотные дожди;
- отравление воды, воздуха и почвы токсическими веществами;
- рассеивание чуждых элементов и ксенобиотиков;
- заражение воздуха, воды и почвы радионуклидами;
- загрязнение природных сред болезнетворными микроорганизмами из отходов;
- деградация водоемов из-за избыточного поступления биогенов, заморов из-за избытка органики, заиливания смывными наносами;
- тепловое, шумовое, электромагнитное загрязнение;

— локальное загрязнение ближайшей среды обитания человека: пищи, воздуха в помещениях, предметов быта и т.д.

Основные причины нынешнего кризиса связаны с деятельностью человечества. В то же время его могут усугублять и внешние факторы, не зависящие от нашей деятельности. Например, одним из проявлений глобального кризиса является глобальное потепление. Международные комиссии климатологов пришли к выводу, что, скорее всего, человек влияет на этот процесс. Тем весомее данные НАСА (космического агентства США), которое зарегистрировало глобальное потепление на Марсе. Вероятно, в этом явлении проявляется и изменение солнечной активности, и последствия промышленной активности человечества. Мы рассмотрим перечисленные компоненты кризиса, а потом обсудим возможные пути выхода из него.

6.2. Демографический взрыв

Вас не удивило, что главной причиной экологического кризиса современности мы назвали рост численности человечества? Прежде всего, следует рассмотреть, как именно он происходил. Разные источники приводят разные оценки, однако общий характер роста численности человечества не вызывает сомнений.

Когда наш вид возник в Африке, его численность не могла превышать сотен тысяч особей, а в некоторые промежутки времени она, как мы уже говорили, снижалась до нескольких десятков особей. Расселившись по Евразии, наш вид достиг численности в несколько миллионов, прошел кризис неолитической революции и начал неуклонно расти (табл. 6.2.1). Этот рост тормозился только

Таблица 6.2.1

Рост численности человечества (N)

Год	N, млн.	Год	N, млн.	Год	N, млн.	Год	N, млн.
10000 до н.э.	4	400	190	1500	425	1940	2300
8000 до н.э.	5	500	190	1600	545	1950	2400
5000 до н.э.	5	600	200	1650	470	1960	3020
4000 до н.э.	7	700	210	1700	600	1970	3700
3000 до н.э.	14	800	220	1750	790	1974	4000
2000 до н.э.	27	900	226	1800	980	1980	4430
1000 до н.э.	50	1000	310	1815	1000	11.07.1987	5000
750 до н.э.	60	1100	301	1850	1260	1990	5260
500 до н.э.	100	1200	360	1900	1650	12.10.1999	6000
400 до н.э.	160	1250	400	1910	1750	2000	6070
200 до н.э.	150	1300	360	1920	1860	19.12.2005	6500
0	170	1340	443	1927	2000	2007	6576
200	190	1400	350	1930	2070	? 2050	~8500

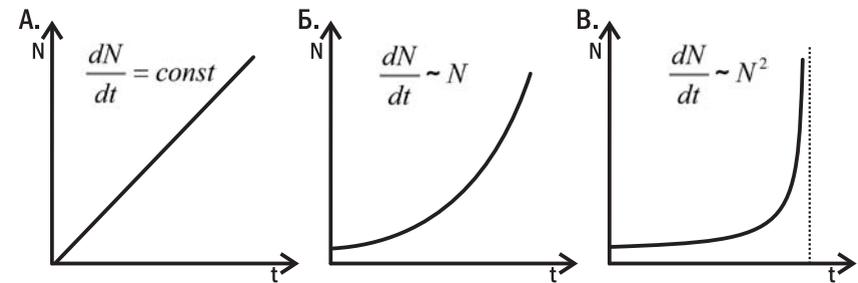


Рис. 6.2.1. Линейный (А.), экспоненциальный (Б.) и гиперболический (В.) рост (Капица, 1999)

во время эпидемий «черной смерти» в средневековой Европе, где тогда жила значительная часть всего человечества. Как вы можете увидеть, этот рост был ускоряющимся, и при этом он ускорялся даже быстрее, чем должен был бы в соответствии с экспоненциальной моделью. Именно такое лавинообразное ускорение роста численности человечества дает основание называть его демографическим взрывом.

Результаты моделирования роста человечества показывают, что его прирост пропорционален не численности особей, как в экспоненциальной модели, а ее квадрату. Рост человечества ускоряется не пропорционально его численности, а существенно быстрее, удвоению численности человечества соответствует увеличение скорости его роста в четыре раза! Такой рост называется гиперболическим (рис. 6.2.1). Прирост населения согласно этой гиперболической модели описывается уравнением $dN/dt = N^2/C$, где C — константа (сравните эту формулу с экспоненциальным уравнением!).

В парадоксальной форме о гиперболическом росте человечества сообщил один из основоположников кибернетики Хайнц фон Ферстер, который опубликовал (вместе со своими коллегами) в 1960 г. статью под названием «Конец света: пятница 13 ноября 2026 года». По имевшимся в распоряжении фон Ферстера данным, если бы численность человечества продолжала расти теми же темпами, что и ранее, в этот день она достигла бы бесконечности! Естественно, это невозможно. Значит, следует ожидать каких-то принципиальных изменений, которые остановят рост численности человечества. Осталось понять, какими будут эти изменения.

Ханцу фон Ферстеру и его коллегам удалось показать, что изменение численности человечества (в промежутке времени с 1 года нашей эры до 1958 года) удивительно точно описывается неожиданно простой формулой: $N_t = C/(t_0 - t)$, где N_t — численность человечества в момент времени t , а C и t_0 — константы. Величину t_0 можно интерпретировать, как момент, когда численность человечества достигает бесконечности. В вычислениях фон Ферстера он оказался равен 2026,87, что соответствует 13 ноября 2026 года. Надо же, этот день оказался не просто тринадцатым числом, а еще и пятницей! Знаменатель дроби, выражение $t_0 - t$, означает просто количество лет до «конца света». С подстановкой соответствующих коэффициентов уравнение фон Ферстера имеет вид $N_t = 215\,000 / (2027 - t)$.

После работы фон Ферстера и соавторов их выводы были многократно перепроверены и подтверждены. Описываемый этим уравнением рост продолжался до 1970-х годов (а потом человечество начало «отставать»). Более того, как показал российский ученый С.П. Капица, гиперболическое уравнение начало с приличной точностью «работать» при описании численности человечества еще за несколько миллионов лет до нашей эры — т.е. еще до появления вида *Homo sapiens*!

«С раннего детства я помню, что тогда в мире жило 2 млрд. человек, а сейчас нас 6 млрд. Тем самым моя жизнь протекала в период самого крутого роста численности населения планеты» (С.П. Капица, 1999).

Естественно, у нас нет точных данных о численности населения планеты за какой бы то ни было период ее истории. Даже сейчас, в эпоху всеобщих переписей населения, данные о численности Земли весьма приблизительны. А к примеру, численность населения Земли, когда ее населял *Homo erectus*, приходится определять по косвенным данным. Однако от уравнения фон Ферстера, как от всякой модели, не следует требовать абсолютной точности. Зато получить оценку, неплохо согласующуюся с имеющимися данными, оно позволяет вполне.

Гиперболическая зависимость применима только к численности всего человечества как целого, а не к населению отдельных стран. Это определяется взаимодействием частей человечества, как единого целого. Самое вероятное объяснение описанной особенности роста численности человечества таково. Чем больше людей живет на Земле, тем интенсивнее идет технологический прогресс, тем шире становится экологическая ниша нашего вида и больше доступная для него емкость среды, тем быстрее растет численность человечества, тем больше в нем появляется потенциальных изобретателей и тем быстрее идет технологический прогресс...

Мы знаем, что никакая популяция не способна расти экспоненциально в течение неограниченного времени — рано или поздно ее рост сменится или торможением, или катастрофой. Рост человечества также неизбежно должен остановиться.

Сейчас каждую секунду на Земле рождается 4,1 человека и 1,8 человека умирает.

Самые населенные страны мира: Китай (1,3 млрд. человек), Индия (1,1 млрд.), США (297 млн.), Индонезия (223 млн.), Бразилия (181 млн.), Пакистан (146 млн.), Бангладеш (144 млн.), Россия (142 млн.) и Нигерия (138 млн. жителей).

Около половины ожидаемого прироста населения за 2005-2050 годы придется на 9 стран. Это (в порядке важности) Индия, Пакистан, Нигерия, Конго, Бангладеш, Уганда, США, Эфиопия и Китай.

Население Африки увеличивается на 2,3% в год, а Европы — сокращается на 0,02%. Начиная с 1993 года население Украины непрерывно снижается. Перепись в декабре 2001 года зарегистрировала 48 миллионов 457 тысяч человек, а в 1989 году — 51 миллион 450 тысяч.

Из 454 городов Украины пять имеют численность населения более миллиона, 9 — от 500 тыс. жителей до миллиона, 37 — от 100 до 500 тыс. человек.

В Киеве живет более 2,6 млн. человек, в Харькове — 1470 тыс., в Днепрпетровске — 1065 тыс., Одессе — 1029 тыс., Донецке — 1016 тыс.

Сообщается, что снижение численности населения несколько затормозилось. Неизвестно, насколько эта тенденция будет сохраняться. Правительства и Украины, и России исходят из предположения, что для стимулирования рождаемости необходимо увеличивать денежную поддержку матерей. При всей важности такой поддержки, снижение численности населения — процесс не столько экономический, сколько социальный.

Особенно существенно изменение приоритетов в городах, где оно может быть обусловлено не только социальными, но и биологическими процессами. Всякое социальное взаимодействие — это стресс. При избытке стрессовой нагрузки происходит существенное снижение репродуктивного потенциала, особенно у мужчин.

На Земле растет не только численность населения, но и уровень жизни и промышленности. Более поздние исследования показали, что если бы фон Ферстер и его коллеги имели бы данные о росте мирового валового внутреннего продукта (ВВП) за период с 1 года нашей эры до 1973 года, они смогли бы вычислить также и срок наступления экономического «конца света». Как ни сложно сравнить изготовление сушеных фиников в Древнем Риме и выпуск самолетов в современном мире, какая-то сравнительная оценка объемов этих производств возможна. ВВП растет еще быстрее, чем численность населения — в квадратично-гиперболической зависимости. В соответствии с квадратично-гиперболической моделью, ВВП человечества должен был бы стать бесконечно большим в субботу, 23 июля 2005 года. Вы ничего не заметили в этот день? Это означает, что те зависимости, которые определяли рост мировой экономики на протяжении всей ее истории, перестали действовать. Это произошло во время жизни значительной части сегодняшнего населения Земли. Обратите внимание: «перелом» коснулся и экономики, и роста численности населения, которые сейчас изменяются с нарастающим отставанием от описанных нами моделей.

Кстати говоря, в соответствии со значением терминов «кризис», «катастрофа» и «коллапс», о которых мы говорили в начале главы, кризис УЖЕ перешел в катастрофу — изменение характера системы. Теперь стоящая перед нами задача — не допустить перехода катастрофы в коллапс.

«У тех читателей, которым не знакомы математические модели гиперболического роста численности населения мира, может к этому моменту уже накопиться много недоуменных вопросов. Каким образом долгосрочная макроэкономика самой сложной социальной системы может описываться со столь высокой точностью такими простыми уравнениями? Почему эти уравнения столь странно выглядят? В самом деле, почему мы можем получить столь точную оценку численности населения мира в год x (вплоть до 70-х гг. прошлого века) путем вычитания x из некоего «года Конца света» с последующим делением некоей константы на полученную разность? И почему для получения оценки мирового производства ВВП на этот год мы должны перед делением данную разность еще возвести в квадрат? Почему гиперболический рост численности населения мира сопровождался квадратично-гиперболическим ростом мирового ВВП? Что это — совпадение? Или гиперболический рост численности населения мира и квадратично-гиперболический рост мирового ВВП являются просто двумя

сторонами одной медали, двумя тесно взаимосвязанными составляющими некоего единого процесса?» (А.В. Коротаев и др., 2007).

Вероятно, данные процессы действительно тесно взаимосвязаны. Рост численности населения влияет на технологический прогресс и на повышение эффективности экономики, а эти факторы, в свою очередь, стимулируют дальнейший рост численности населения.

Итак, перелом роста численности человечества произошел в 70-х годах XX века. Именно тогда человечество отстало от темпов роста, «предписываемых» уравнением гиперболического роста, войдя в демографический переход (см. пункт 6.3). Ориентировочно можно сказать, что до 70-х гг. население возросло на 2% в год, сейчас — менее чем на 1,5% (пик преодолён). До того, как рост человечества начал замедляться, производство пищи росло на 2,3% в год, а сейчас оно составляет менее 2%. Но биосфере приходится платить за этот рост очень серьезную цену. При нынешней технологии двухпроцентный рост производства пищи обеспечивается ростом потребления энергии на 5%, водопотребления — на 7%, производства удобрений — на 7%, ядохимикатов — на 10%. Вероятно, в XXI веке численность населения увеличится менее чем вдвое, а потребление ресурсов и энергии возрастет в 5–6 раз. Впрочем, главная проблема нынешнего человечества состоит даже не в этом. Оно живет благодаря использованию энергии ископаемого топлива, которое неминуемо закончится. Даже нынешнее существование оказывается возможным только благодаря использованию ресурсов нынешних экосистем — продукции, воды, почвы. Что будет после того, как ископаемое топливо закончится, а увеличить нагрузку на экосистемы станет невозможным?

Одна из версий ответа на этот вопрос предусматривает, что человечество «что-нибудь придумает», как придумывало до сих пор. К сожалению, до сих пор нет надежды на то, что человечество сможет поддерживать необходимые качества среды благодаря своим технологиям. Самый масштабный эксперимент такого рода был проведен в конце XX века в Аризоне. Там была создана «Биосфера-2» («Биосферой-1» строители эксперимента посчитали земную биосферу). На площади 1,3 га разместился изолированный купол с разнообразными элементами экосистем, которые должны были поддерживать жизнь 8 людей-добровольцев. В 1991 году оболочка «Биосферы-2» была замкнута. Через 15 месяцев герметичность оболочки пришлось нарушить, так как внутри нее интенсивность фотосинтеза и количество кислорода упали ниже критического уровня. Из 25 видов позвоночных, помещенных под купол, 18 вымерло; вымерли все насекомые-опылители; нарушилась «естественная» очистка воды и воздуха. Основным итогом эксперимента стало признание того, что нам неизвестны многие детали механизма, обеспечивающего стабильное существование экосистем.

6.3. Демографический переход

С чем связан рост численности населения, описанный в предыдущем параграфе? Кому-то может показаться, что с более высокой рождаемостью: раз людей стало больше, значит, их больше рождается. Как ни странно, ситуация обратная: рост численности связан с изменением характера смертности. Естественно, всем, кто родился на свет, предстоит умереть, но для динамики

численности населения очень важно, когда это произойдет. «Рывок» численности человечества в конце XX века связан с тем, что пререпродуктивная (до возраста размножения) смертность сменилась пострепродуктивной (после оставления потомков). Иными словами, если век назад большинство новорожденных погибало в первые дни и месяцы жизни, то в последние десятилетия большинство из них доживало до детородного возраста и оставляло какое-то количество потомков. Изменение соотношения рождаемости и смертности, которое сопровождается стремительным ростом численности популяции, а затем ее стабилизацией, называется **демографическим переходом**.

Чтобы понять, почему численность населения растет, следует выяснить, при каких условиях она остается постоянной. Численность населения не изменяется, если численность каждого следующего поколения такая же, как предыдущего. Это возможно, если в среднем на каждую зрелую женщину приходится одна доживающая до зрелости дочь (или, при условии равенства полов, на каждую пару родителей приходится двое доживающих до зрелости детей). Если бы все новорожденные доживали до взрослого возраста и со временем заводили детей, двух детей на пару родителей было бы достаточно. Поскольку хотя бы небольшая часть людей всегда не будет доживать до детородного возраста, а еще какая-то часть не будет заводить детей, даже в обществе в очень низком уровне пререпродуктивной смертности для поддержания постоянной численности населения необходимо несколько более двух детей на родительскую пару. В обществе с недостаточным развитием медицины и высокой детской смертностью даже для поддержания постоянной численности населения на пару родителей должно приходиться довольно много детей. В условиях, когда до детородного возраста доживает лишь каждый пятый новорожденный, постоянной численности популяции соответствует рождение более чем 10 детей на каждую супружескую пару (и каждую женщину). Сколь ни удивительным кажется такое количество детей для современного человека, для нашего вида оно является нормальным! Еще век назад такое количество детей было нормальным для многих семей.

Успехи медицины привели к тому, что детская смертность резко уменьшилась — вначале в «развитых» странах, а потом и в «развивающихся». К счастью, детская смертность резко сокращается, однако это слабо сказывается на рождаемости. Люди, рожденные в многодетных семьях, и сами заводят много детей. Рождаемость значительно опережает смертность, численность популяции стремительно растет. Технологический прогресс позволяет прокормить значительно возросшему населению.

В доиндустриальную эпоху подавляющая часть населения жила в селах. С ростом численности населения земельных наделов на всех не хватает, многие из крестьянских детей отправляются в города и начинают жить новой жизнью. Разрыв с традиционными ценностями и с крестьянской культурой приводит к тому, что люди заводят относительно небольшое количество детей. Наконец, рождаемость снижается до того уровня, который соответствует уровню смертности. Численность населения стабилизируется, причем на значительно более высоком уровне, чем тот, который был характерен для патриархального общества.

Описанная последовательность изменений соответствует четырем этапам демографического перехода, показанным на рис. 6.3.1. На территории

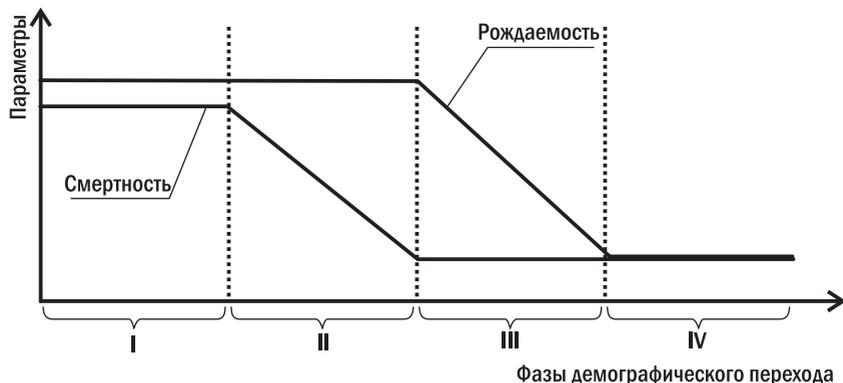


Рис. 6.3.1. Схема демографического перехода (изменения уровня смертности и рождаемости вследствие социального «созревания» и влияния современных технологий)

бывшего СССР, и в России в том числе, демографический переход происходил с 1885 по 1965 г. В целом во всем мире демографический переход будет закончен к 2050 году.

Происходящие при демографическом переходе изменения касаются не только численности населения, но и структуры общества. Так, на II и III этапах демографического перехода популяция сильно «молодеет» — ее значительную долю составляют молодые люди. Наоборот, после достижения IV этапа демографического перехода в обществе начинает быстро нарастать доля пожилых людей.

Каждая страна на Земле имеет свои особенности, но, все же, оценивая динамику численности населения, удобно делить страны на «развитые» и «развивающиеся» (следует иметь в виду, что эти названия условны; табл. 6.3.1). К числу «развитых» стран относятся страны Западной и Восточной Европы, США, Канада, Австралия, Япония а также существенная часть стран, входивших в состав бывшего СССР (Россия, Украина, страны Прибалтики). Эти страны уже прошли демографический переход и находятся на его IV этапе. Большинство

Таблица 6.3.1
Динамика населения мира (по данным ООН на 1997 год)

Страны	Население, млрд		Рождений на 1000 чел. в год	Смертей на 1000 чел. в год	Прирост, % в год	Время удвоения, лет	Продолжительность жизни, лет	Возрастной состав, %	
	1997	2025						Младше 15 лет	Старше 65 лет
Весь мир	5,84	8,04	24	9	1,5	47	66	32	7
«Развитые»	1,18	1,23	11	10	0,1	564	75	20	14
«Развивающиеся»	4,67	6,81	27	9	1,8	38	63	35	5

остальных стран могут быть условно отнесены к группе «развивающихся»; они находятся на III этапе демографического перехода.

Еще совсем недавно понятия «развитые» и «развивающиеся» относились в первую очередь к экономикам этих стран. Сейчас многие из «развивающихся» стран имеют мощные и динамичные экономики, а самыми характерными признаками стран этой группы являются особенности их населения. «Развитые» страны имеют стабильное или сокращающееся население со значительной долей пожилых людей (рис. 6.3.2). Население «развивающихся» стран остается молодым и быстро увеличивается (рис. 6.3.3).

Технологии, которые обеспечили нынешний рост численности человечества, были разработаны в «развитых» странах. Успех этих стран — следствие внедрения таких технологий, относящихся и к области здравоохранения, и

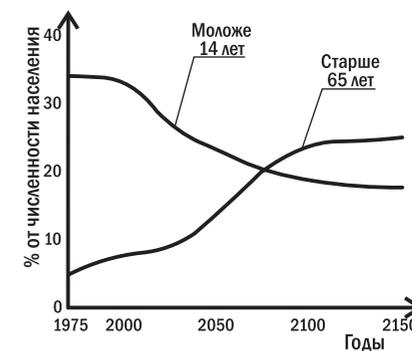


Рис. 6.3.2. Изменение доли молодых и пожилых людей в среднем для всего человечества. Данные на будущее соответствуют прогнозам ООН

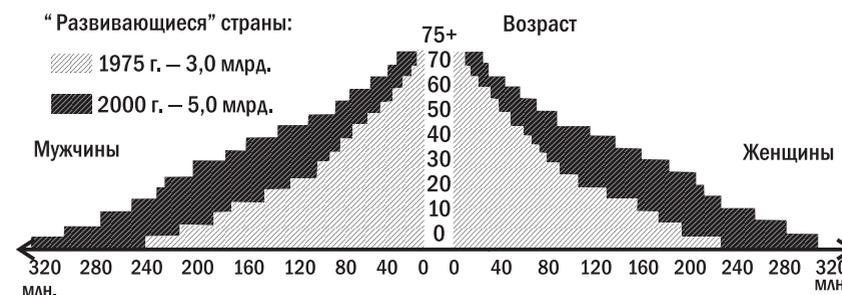
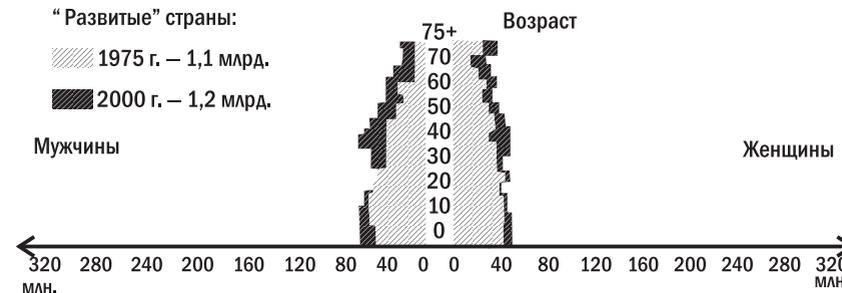


Рис. 6.3.3. Демографические пирамиды, характерные для «развитых» и «развивающихся» стран

к промышленности, и к сельскому хозяйству. После того, как современные технологии преобразили «развитые» страны, эти технологии были экспортированы в «развивающиеся», чем и обусловили значительный рост численности их населения.

Разница в динамике населения только увеличивает мировую экономическую диспропорцию: подавляющее большинство экономических активов принадлежит «развитым» странам; эти же страны потребляют подавляющую часть используемых человечеством ресурсов. Естественно, такая диспропорция приводит к нарастающему напряжению между бедными и богатыми странами. Пока что «развитые» страны благодаря значительному военному преимуществу могут поддерживать свой статус. Однако со временем такое положение может измениться. Доля населения «развитых» стран в составе всего населения планеты будет уменьшаться и далее. Меняется и характер современных конфликтов. Все большее значение будет иметь не противостояние регулярных армий, а способность наносить быстрые и чувствительные удары по противнику. Такие удары могут наноситься как с помощью высокоточного оружия, так и с использованием террористических групп.

Может ли это означать, что повышенный уровень агрессивности между различными группами человечества затормозит его рост? Нет. На нынешнем этапе, в «развивающихся» странах с их многочисленным молодым населением, катастрофы и войны весьма слабо влияют на рост численности населения! Сейчас от голода и неполноценного питания гибнет 3–6 млн. человек в год, но эти потери компенсируются благодаря рождаемости за несколько дней.

«Социальные и культурные факторы больше, чем что-либо другое, определяют уровень рождаемости. Наиболее важной из них является роль, которую женщины играют в семье, экономике и в обществе в целом. Коэффициент рождаемости снижается по мере расширения возможностей женщины в плане трудоустройства за пределами дома и фермы, по мере расширения ее доступа к образованию и повышению брачного возраста. ... Бедность порождает высокие темпы прироста населения. Семьи, имеющие низкие доходы и недостаточное социальное обеспечение, нуждаются в детях, сначала чтобы вовлечь их в работу, а затем, чтобы они смогли кормить своих родителей» (Доклад Международной комиссии ООН по окружающей среде и развитию, 1987).

Неравномерность в производстве пищи может частично компенсироваться благодаря ее перераспределению, например, в виде так называемой гуманитарной помощи, которую богатые страны передают бедным. Однако в ходе оказания гуманитарной помощи могут возникать новые проблемы. Одна из них получила название «крайне печальной теоремы». Гуманитарная помощь (дешевые избытки пищи), поступающая из развитых стран в голодающие, приводит к краткосрочному смягчению голода и долгосрочному его обострению в результате разорения местных производителей.

Ведущая концепция помощи, принятая сейчас западными странами, — «адекватная технология». Составляющие этой концепции таковы:

— непосредственное удовлетворение нужд населения без разрушения существующей социальной структуры;

— нетребовательность к уровню образования и мастерства; упор на такие методы, которым граждане могут обучать друг друга;

— использование обильных и дешевых местных ресурсов;
— опора на существующее материальное обеспечение и мелких производителей.

Позволяя решить самые острые проблемы, такая помощь консервирует отличия между «развитыми» и «развивающимися» странами. Закономерной реакцией граждан «развивающихся» стран на такую помощь является страх, что их собираются запереть в прошлом. С другой стороны, в долгосрочной перспективе может оказаться, что опирающаяся на использование колоссальных количеств ископаемой энергии экономика «развитых» стран окажется более чувствительной к неизбежным перестройкам, чем относительно примитивная экономика «отсталых» стран.

6.4. Можно ли ограничить численность населения Земли?

Нет возврата в пещеры: нас слишком много.

Ежи Лец

Следствием перенаселенности Земли стали разнообразные предложения обеспечить снижение численности ее населения. Может показаться, что это не такая сложная задача: вначале выяснить, сколько человек без ущерба для себя может «вынести» Земля, а потом договориться, ограничить рождаемость и снизить численность населения до требуемого уровня...

«На сколько человек рассчитана Земля? Оказывается, на этот несколько странный вопрос биологи могут ответить вполне определенно. Дело в том, что биосфера устроена вполне «разумно». В ней довольно строго соблюдается зависимость между размерами организмов, потребляющих органическую пищу, и их численностью. Главную роль в потоках вещества и энергии в биосфере играют мелкие организмы, крупные же — вспомогательную.

Человек вместе с домашними животными нарушил эту зависимость, превысив свою долю в биосфере. Но биосфера — саморегулирующаяся система, и она стремится вернуть численность людей к дозволению уровню. А он в двадцать пять раз ниже современного — двести миллионов — на всю планету. И вымирание нужных человеку видов, и невключение в биосферные круговороты производимых нами загрязнений, и падение продуктивности ценных для нас экосистем — все это может быть понято как действие обратной связи, действие биосферного механизма, стремящегося ограничить рост человечества.

Пока человек вооружен ископаемыми источниками энергии, у него есть возможность противостоять давлению. Но когда эти источники исчерпаются, неограниченно долгое стабильное существование человека сможет обеспечить только солнечная энергия. Однако реалистические оценки показывают, что даже при наиболее полном использовании солнечной энергии (частично прямо, в энергетических установках, частично с помощью растений и бактерий, перерабатывая их продукцию в горючее, частично же в форме урожая, поедаемого людьми и домашними животными), без ущерба для биосферы удастся использовать только около одного процента мощности биосферы. Это в десять раз меньше современного энергопотребления человечества. За счет энергии Солнца сможет существовать неограниченно долго лишь около 500 миллионов человек,

потребляющих на душу населения столько же энергии, сколько потребляется в среднем в мире сейчас» (В.Р. Дольник, 1990).

С тех времен, как была высказана эта оценка, численность человечества еще выросла, как и уровень энергопотребления на душу населения. Теперь, чтобы достигнуть требуемого уровня, наш вид должен сократить численность не в 10 раз, а существенно сильнее! Однако действительно ли нынешнее энергопотребление является нормой для человечества? По некоторым моделям, емкость среды для человечества составляет около 8 миллиардов, что является вполне приемлемой оценкой и ненамного ниже той численности, на которой может стабилизироваться рост нашего вида. Как определить, какая модель более реалистична? В том случае, если станет ясно, что необходимо снижение численности населения Земли, как будет происходить это снижение?

«Сколько же времени потребуется человечеству для десятикратного сокращения численности населения без угрозы подрыва достигнутого уровня цивилизации после того, как оно осознает необходимость этого сокращения? Ответ однозначный, минимальное время — это средняя продолжительность жизни человека (~ 70 лет в развитых странах). Для этого необходимо сократить рождаемость до одного ребенка на десять женщин репродуктивного возраста. Это вполне возможно при быстром расширении сообществ свободных от детей (child-free) во всем мире и полной отмене пенсионного возраста с введением пенсионного обеспечения только для нетрудоспособных пожилых людей. При этом валовой внутренний продукт на душу населения может остаться без изменения или даже возрасти, так как время смены технологий примерно на порядок меньше продолжительности жизни одного поколения. Двукратное сокращение численности за время жизни одного поколения происходит при переходе на однодетное рождение, к чему близки уже сейчас все цивилизованные страны» (А.М. Макарьева, В.Г. Горшков, 2007).

«Рецепты» наподобие последнего имеют только один недостаток — они совершенно умозрительны. Ни разу за всю историю человечества и за всю историю попыток управления рождаемостью не удавалось осуществить даже значительно менее масштабные перестройки демографических процессов. На сегодня самый успешный опыт ограничения численности населения накоплен в Китае, стране с самым многочисленным населением, где этот опыт реализуется под жестким контролем правящей Коммунистической партии Китая. Успех этой программы заключается в некотором снижении темпов роста населения, а вовсе не в сокращении численности населения. Следствием этого станет то, что через какое-то время Китай уступит Индии пальму первенства самой многочисленной страны мира; индийская программа сокращения численности населения (включавшая, кроме прочего, насильственную стерилизацию людей — с применением армейских подразделений для подавления протестов) провалилась.

Может быть, недостаток ресурсов и голод приведут к постепенному снижению численности человечества до указанного специалистами уровня? Такой сценарий также невозможен. При недостатке ресурсов люди, оставшиеся без средств к существованию, предпринимают усилия к своему спасению и перераспределению ресурсов. Борьба за недостающие ресурсы приводит к их еще более резкому исчерпанию.

На то, что достигшее титанических, невиданных для земной биосферы размеров человечество само сократит свою численность, рассчитывать не приходится. Видимо, нынешнее человечество или сможет выжить при сохранении своей численности, которая еще продолжит возрастать в течение нескольких десятилетий, или исчезнет с лица Земли полностью или практически полностью...

6.5. Проблема обеспечения продовольствием

Существование человечества зависит от использования первичной продукции. Каждому человеку требуется в год примерно 1 млн. ккал, численность человечества превысила 6 млрд. Производится больше (на несколько десятков процентов) пищи, но из-за высоких потерь и плохого распределения ее не хватает. Пища человека — около 1% чистой продукции биосферы, пища скота — в 5 раз больше. Частичное уменьшение нагрузки человечества на биосферу может быть связано с сокращением мясоедения, а в дальнейшем — с сокращением населения.

В зависимости от того, с какой целью эксплуатируются экосистемы, их продуктивность может быть различной. Примером могут быть рыбозаводные пруды. В Западной Европе и Северной Америке рыбоводство ориентировано на выращивание хищной рыбы для спортивной рыбной ловли (вторичная продуктивность даже с подкормкой достигает 112-175 кг/га), а в «развивающихся» странах — на получение детритоидной и растительной рыбы (без подкормки — 1750 кг/га).

Снижение потребления мяса жителями «развитых» стран до того уровня, который характерен для «развивающихся», высвободит избыток продовольствия, способный прокормить 2-3 млрд. человек (при превращении в мясо теряется более 90% растительной пищи).

В XX веке технологические достижения «развитых» стран пришли в «развивающиеся» и обеспечили рост численности их населения. Кроме успехов медицины, этот рост был обеспечен развитием сельского хозяйства, которое получило название «зеленой революции». В ее ходе в 50-60-х годах при помощи ООН в Азии и Латинской Америке были распространены высокоурожайные сорта риса, пшеницы и других культур, внедрены прогрессивные методы сельского хозяйства, что позволило в 3-5 раз поднять урожайность. Именно благодаря «зеленой революции» численность человечества достигла того уровня, который мы можем сейчас наблюдать.

К сожалению, те методы повышения урожайности, которые обеспечили успех зеленой революции, уже практически не могут помочь в дальнейшем повышении урожайности Земли. Например, до сих пор рост продовольствия обеспечивался освоением новых пахотных земель. Площадь пашни возросла с 1950 г. до 1981 г., когда она достигла своего пика, на 24%. Сейчас площадь пашни сокращается в результате эрозии (разрушения) почв, засоления, обезжизнения и отчуждения под города и дороги. Вырубка лесов и распашка целины не могут компенсировать потери пахотных земель из-за неэффективного хозяйствования.

Важным компонентом повышения урожайности в XX веке стало орошение. За несколько десятилетий объем пресных вод, используемых для орошения

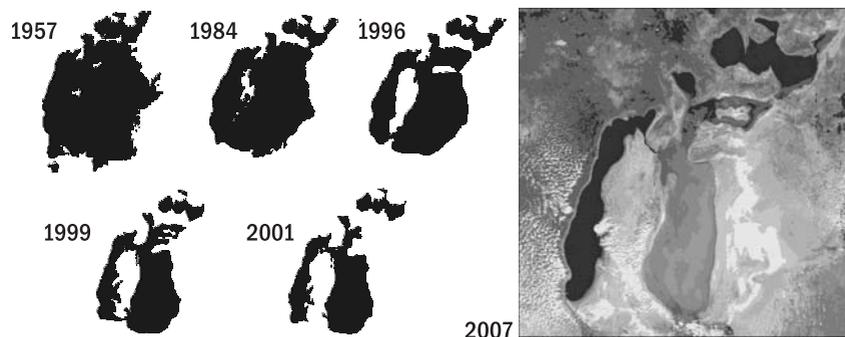


Рис. 6.5.1. Сокращение площади Аральского моря и его фотографии из космоса, сделанная в 2007 г. Белый цвет на фотографии — цвет солончаков

полей, увеличился в несколько раз, достиг своего максимума и начал снижаться. Это связано с исчерпанием источников пресных вод и засолением полей. Вероятно, самым катастрофичным проявлением избыточного изъятия пресной воды для нужд орошения стало исчезновение Аральского моря, которое когда-то было четвертым по величине внутренним морем планеты. Это море, находящееся на территории Узбекистана и Казахстана, пересохло и разбилось на несколько относительно небольших водоемов вследствие использования вод Амударьи и Сырдарьи для орошения (рис. 6.5.1).

Некоторые резервы в использовании орошения еще сохранились. Они связаны с внедрением систем капельного орошения, подводящих воду непосредственно к корням каждого растения. Увы, внедрение таких систем требует значительного количества ресурсов, как и все методы механизации сельского хозяйства. В настоящее время такие меры требуют расходования значительного количества энергии ископаемого топлива.

Еще одним путем повышения эффективности сельского хозяйства является применение удобрений. Поскольку любое сельское хозяйство связано с изъятием с полей части произведенной на них продукции, без пополнения запасов биогенов поля быстро оскудеют. Этот пополнение может обеспечиваться внесением как органики (например, навоза скота или растительной биомассы), так и химических удобрений. К сожалению, обойтись внесением органических удобрений невозможно: чтобы восполнить убыль биогенов с полей, их нужно изъять из других экосистем. Использовать те же самые биогены, которые были изъят с полей, на нынешнем уровне развития технологии невозможно: они попадают в городские отходы, где смешиваются с различными токсическими веществами. Общества, которые используют для удобрения полей отходы человеческой жизнедеятельности, страдают от паразитарных заболеваний. Сказанное означает необходимость использования химических удобрений. Их широкое внедрение в практику сельского хозяйства обеспечило подъем урожайности, но на сегодняшний день связанные с этим методом резервы исчерпаны. На главных сельскохозяйственных угодьях планеты оптимум обеспеченности биогенами практически достигнут. Конечно, здесь возможен определенный прогресс, связанный с переходом на удобрения,

которые лучше связываются в почве и не вымываются из нее дождями, а также на менее токсичные и более дешевые соединения.

Наконец, одной из основ «зеленой революции» было создание высокоурожайных сортов сельскохозяйственных растений. Потенциал традиционных методов, к сожалению, в существенной степени использован и здесь. Рассмотрим, к примеру, давнюю мечту селекционеров: обеспечить возможность мутуализма с азотфиксирующими бактериями у зерновых культур. Попытки решить эту задачу предпринимаются на протяжении нескольких десятилетий. Можно предположить, что рано или поздно она будет решена, вероятно, с использованием методов генетической инженерии. Приведет ли это к существенному повышению урожайности полей? Как ни странно, нет. Зерновые культуры и так обеспечиваются азотом — в первую очередь, из удобрений. Мутуализм с азотфиксаторами позволит решить немало проблем (уменьшить затраты энергии на производство и внесение удобрений, сократить вынос удобрений с полей в водоемы и т.п.), но не приведет к существенному увеличению доступной для человечества пищи.

По оценкам ООН главные региональные проблемы, касающиеся сельского хозяйства, таковы:

- Европа — промышленное загрязнение земель, уничтожение лесов;
- Северная Америка — широкое распространение монокультур;
- Юго-Западная Азия — перенаселение, перевыпас скота, угроза генофонду;
- Юго-Восточная Азия — уничтожение тропических лесов, угроза генофонду;
- Южная Америка — уничтожение тропических лесов, уничтожение традиционных сельскохозяйственных культур.
- Африка — перенаселение, уничтожение тропических лесов, перевыпас скота, опустынивание.

Существенно, что ожидаемое разогревание Земли приведет к смещению климатических зон, которое не сможет сопровождаться адекватным изменением почв.

6.6. Проблема пестицидов

Развитие сельского хозяйства в последние десятилетия тесно связано с использованием возрастающего количества пестицидов («ядохимикатов»).

«Применение пестицидов широкого спектра действия чревато «возрождением» вредителей, то есть появлением их после обработки в большем, чем до нее, количестве. Это обусловлено тем, что препарат убивает не только вредителей, но и хищников, уничтоживших их. Хороший пример такого рода — использование ДДТ для борьбы с гусеницами репной белянки, или просто репницы (*Pieris rapae*), паразитирующей на брюссельской капусте. Сначала обработки ДДТ давали заметный эффект, но постепенно обилие вредителей стало даже выше, чем на контрольных (неопрыскиваемых) участках. Разница была даже более выраженной при повторных применениях ДДТ для «подавления» новых вспышек численности вредителя. Анализ агроэкосистемы показал, что концентрация пестицида в листьях, которые объедают гусеницы, быстро снижается за счет общего роста зеленых частей капусты. Однако уровень ядохимиката в почве остается высоким, особенно если в нее запахиваются послеуборочные остатки растений. В результате гусеницы, вылупляющиеся из яиц, отложенных на листья после обработки,

страдают слабо, зато численность их главных врагов — жуужелиц (*Harpalus rufipes*) и сенокосцев (*Phalangium opilio*) — снижается. Меньше страдая от хищников, вредители существенно повышают свои шансы на выживание, что не компенсируется даже ядохимикатом. Дальнейшее его применение только ухудшает ситуацию» (Материал из Википедии — свободной энциклопедии, 2007).

К сказанному следует добавить, что, поскольку «вредителями» становятся быстро размножающиеся виды животных, для многих из них регистрируется возникновение устойчивости к используемым пестицидам с последующим широким распространением устойчивых форм. Решают эту проблему переходом к использованию новых, более эффективных пестицидов.

В целом можно сказать, что применение пестицидов вначале приводит к скачку урожайности, за которым следует ее снижение.

Одной из опасных особенностей пестицидов (как и многих других загрязнителей) является их способность концентрироваться при передаче по трофическим цепям. Особенно хорошо этот эффект был изучен на примере **ДДТ** (дихлордифенилтрихлорэтана), первого пестицида, который получил широко распространение. Инсектицидные свойства ДДТ были открыты в 1938 г. (за это открытие была присуждена Нобелевская премия). После II мировой войны ДДТ стал почти панацеей от всех бед, связанных с насекомыми. Почти полное уничтожение вшей в развитых странах — результат его применения. Увы, со временем начали проявляться и неблагоприятные последствия от его использования.

ДДТ и продукты его распада способны накапливаться в жировых тканях. Так, при исследовании одного из водоемов были зарегистрированы следующие значения концентрации ДДТ (в ppm — весовых частях на миллион): вода — 0,00005; планктон — 0,04; рыбы — от 0,2 до 2 (хищные); цапля — 3,5; яйцо скопы — 6; баклан — 26 (Одум, 1975). Как можно убедиться, по мере перехода ко все более высоким трофическим уровням происходит концентрирование (биологическое накопление) загрязнителя в биомассе. Накопление ДДТ в яйцах крупных птиц приводит к нарушению кальциевого обмена и повышенной ломкости скорлупы. Распространение ДДТ по трофическим цепям привело к загрязнению им всей биосферы; например, он вызвал поражение скорлупы яиц пингвинов в Антарктиде, где никогда не применялся.

«В грудном молоке кормящих матерей в США содержится в 4 раза больше ДДТ, чем допускается санитарными нормами для коровьего молока. В США это комментируют следующим образом: «Если бы материнское молоко находилось в другой упаковке, его вообще не разрешили бы пускать в продажу» (В. Эйхлер, 1993).

В результате выяснения путей передачи ДДТ и накопления его в организмах производство и употребление этого вещества было запрещено. Специалисты указывают, что ДДТ не является более опасным, чем другие пестициды, которые продолжают использоваться. ДДТ просто не «повезло» — он оказался первым пестицидом, вред которого оказался хорошо изучен.

В целом можно сказать, что применение пестицидов приводит к следующим неблагоприятным последствиям:

- развитие устойчивости у вредителей;
- возрождение вредителей и вторичные вспышки их численности;
- рост затрат на производство продовольствия;

- уничтожение естественных регуляторов численности вредителей;
- неблагоприятное действие на среду и здоровье человека.

Частичным решением проблемы пестицидов является использование устойчивых, быстро разрушающихся в естественной среде пестицидов. Полным — использование биологических мер борьбы с «вредителями», в том числе:

- использование естественных врагов;
- использование культур, устойчивых к поражению растительными насекомыми;
- выпуск искусственно стерилизованных самцов (такие самцы спариваются с «дикими» самками, которые в результате этого не оставляют потомства);
- агротехнические методы борьбы (изменение параметров среды: санитарно-гигиенические мероприятия, изменение агротехники, севооборот, поликультура, таможенный контроль и т.п.);
- использование природных соединений, влияющих на «вредителей», — гормонов, привлекающих веществ (аттрактантов) и т.д.

Пестицид — достаточно широкое понятие, обозначающее любое вещество, которое используется для уничтожения вредителей или сорняков. К пестицидам относятся инсектициды, бактерициды, фунгициды, акарициды, зооциды (нацеленные на грызунов), нематоды (направленные против моллюсков), гербициды (средства против сорняков). Некоторые наиболее распространенные категории пестицидов таковы.

— **Фосфорорганические соединения** (ФОС): хлорофос, карбофос, метилнитрофос, авенин, метилацетофос и т.д. Нейротропные яды. Легкое отравление — головная боль, потливость, вялость, бессонница. Далее — страх, депрессия, поражение органов пищеварения и дыхания. Хроническое отравление — токсическая неврастения, вегетососудистая дистония. Часты поражения психики — раздражительность, нарушения памяти, снижение интеллекта.

— **Хлорорганические соединения**: ДДТ, ГЧЦГ (гексахлорциклопексан), гептахлор, хлориндан-полихлорпинен, полихлоркамфен, хлорбензол. Высокоустойчивы, жирорастворимы, способны накапливаться в организмах (в липидных средах, откуда они не переходят в воду). Мощный канал выведения (и заражения) — с грудным молоком. Наиболее чувствительна нервная ткань и сердечная мышца. Хроническое отравление — головная боль, головокружения, мурашки в конечностях, боль в печени, нарушения пищеварения.

— **Ртутьорганические соединения**: гранозан, меркурам, меркурпексан. Предназначение — протравка зерна. Отравления возможны при краже зерна. С поедающими зерно птицами и рыбой из водоемов, куда стекает вода с полей, ртуть в форме метилртути распространяется по экосистемам. Вызывают разнообразные нарушения обмена. Хроническое отравление: эмоциональная неустойчивость, головная боль, головокружение, ухудшение памяти, бессонница, утомляемость, потливость, дрожание пальцев рук.

— **Карбаматы**: севим, тиурам, цирам, цинеб — продукты карбаминовой кислоты и ее производных. Не очень токсичны, близки по действию к ФОС, канцерогенны, обладают очень широким действием.

— **Нитрофенольные соединения**: нитрофен, динитрофен — продукты обработки каменноугольных фенолов. Острое отравление — синдром «теплого удара», хроническое — эйфория, сонливость, головная боль, потливость, дерматозы.

— **Медьсодержащие препараты:** медный купорос, сульфат меди, бордосская смесь, хлорокись меди, трихлорфенолят меди. Фунгициды и протравки. Поражения ЖКТ, органов дыхания, дерматиты.

Некоторые другие токсиканты, хотя и не относятся к пестицидам, экологически оказываются достаточно сходны с ними. К их числу относятся такие вещества.

— **Нитраты (нитриты)** — чаще всего результат избыточного или неправильного удобрения почв. Нитриты связываются с оксигемоглобином, получается метгемоглобин. Летальная доза — от 3,5 г нитрата натрия. Хронические отравления проявляются вялостью и депрессией, в больших дозах нитриты поражают почки, печень, ЦНС, ЖКТ.

— **Свинец.** Главный источник — тетраэтилсвинец, применяемый для повышения октанового числа бензина, полиграфическое оборудование, радиозащита (много свинца рассеяно после аварии на ЧАЭС). Легко поглощается в виде пыли. Депонируется в тканях, особенно в костях. Протоплазматический токсин. Повышает возбудимость мозга. Ранние симптомы — темные полосы на передних зубах. Поздние — свинцовая энцефалопатия.

— **Другие тяжелые металлы:** ртуть, цинк, марганец, хром, никель, кадмий и пр.

6.7. Проблема обеспечения энергией

В 1983-84 гг. Генеральная Ассамблея ООН создала МКСОР (Международную комиссию по окружающей среде и развитию), иначе называемую «комиссией Брундтланд» по имени ее председателя (председательницы) премьер-министра Норвегии Гро Харлем Брундтланд. В 1987 году эта комиссия представила доклад «Наше общее будущее», посвященный перспективам развития цивилизации в конце XX и XXI веке.

Потенциальная мощность возобновляемых источников энергии составляет примерно 10-13 тВт (тераватт, миллиардов киловатт) энергии, что по порядку соответствует потребности человечества. Во время подготовки доклада МКСОР (1987 г) использовалось около 2 тВт, то есть 21% мирового потребления, из них 15% приходилось на биомассу (дрова и сельскохозяйственные отходы), 6% — на гидроэлектроэнергию. Использование дров в качестве источника энергии возрастать уже не может и должно снижаться.

Возобновляемые источники энергии:

— энергия течения рек (солнечная энергия, преобразованная гидрологическим циклом) используется в наибольшей степени, но все равно недостаточно; за ее развитие приходится платить разрушением экосистем и выселением людей в местах затопления, выделением токсичных газов из затопленной оградики, развитием болезней типа шистосоматоза, препятствиями к передвижению рыб и наземных животных и риском катастроф при разрушении плотин;

— сжигание древесины уже не может базироваться на естественных лесах и требует специального выращивания топливной древесины в рамках агросистем; сжигание древесины загрязняет атмосферу, особенно опасно выделение с дымом остатков пестицидов;

— сжигание топлива полученного из биомассы; чревато выделением в среду ряда токсических веществ и требует развития технологии (в 1984 г. Бразилия заменила 60% бензина этанолом из сахарного тростника, произ-

ведя его около 10 млрд. л.; при снижении цены на нефть эта деятельность перестала быть рентабельной);

— использование солнечной энергии для нагрева и производства электричества — очень перспективная отрасль, развитие которой сдерживается относительной дороговизной необходимых материалов;

«Некоторые трудности использования солнечной энергии связаны, как это не удивительно, с увечьями при падении с крыш при обслуживании и ремонте солнечных установок и ущербом, причиняемом их спящими стеклянными поверхностями» (Доклад Международной комиссии ООН по окружающей среде и развитию, 1987).

— использование энергии ветра — один из самых старых и перспективных способов (существенная часть энергии в Нидерландах получается от ветряков); плата — шум и вибрация, отчуждение части территории;

— использование геотермальной энергии возможно в некоторых регионах и сейчас усиленно развивается;

— другие источники (приливные электростанции, использование энергии естественных перепадов температур и т.д.).

При использовании возобновляемых источников энергии не происходит дополнительного разогрева биосферы, так как энергия лишь переходит из одной формы в другую; их использование не приводит к тепловому загрязнению. Существует тепловой предел использования невозобновляемых источников, составляющий около 100 тВт (пока до него далеко, но при сохранении нынешних темпов развития он должен был бы быть достигнут к середине XXI века).

В 1900 году Рудольф Дизель представил на международной выставке в Париже двигатель, который работал на арахисовом масле. Сейчас перспективной считается технология получения из соевого и рапсового масла биодизельного топлива, которое может использоваться или в чистом виде, или в смеси с нефтепродуктами.

Растительные масла — эфиры жирных кислот с трехатомным спиртом глицерином. Заменяя глицерин одноатомными спиртами (метанолом или этанолом) получают биодизель — текучую желтоватую жидкость запахом попкорна или жареного картофеля.

6.8. Водообеспеченность и почвы в Украине

В среднем по планете на человека приходится около 11 000 м³ речной воды в год. Большая часть территории Украины принадлежит к регионам с ограниченными водными ресурсами (менее 1000 м³ на человека в год, сюда входят Крым, Восточная и Южная Украина. Достаточная (1-2 000 м³ на человека в год) обеспеченность на Западной Украине и в Полтавской области, избыточная — на части Западной Украины и в Сумской области. 70% стока рек приходится на Северо-Западную часть Украины, где живет 40% населения. От 1/4 до 1/3 малых рек Украины прекратили существование.

Существует тесная связь между разрушением почв и нарушением водооборота. Нарушение структуры почв приводит к уменьшению впитывания и пополнения грунтовых вод. Усиленный поверхностный сток увеличивает эрозию почв, а использование грунтовых вод усугубляет этот процесс.

С 1980 по 1990 гг. Украина утратила 463 тыс. га сельскохозяйственных угодий, сейчас, по некоторым оценкам, теряется до 200 тыс. гектаров в год. За 20 лет на 20% снизилось содержание гумуса в почвах. Треть пашни подвержена водной эрозии.

Катастрофа в Харькове в 1995 г. может быть примером опасности поверхностных стоков с больших территорий. Сильный ливень, обрушившийся на город, был направлен в системы городских стоков и поступил на очистную станцию. Поступление избытка воды вызвало разрушение очистных сооружений и выброс их содержимого (включая отходы из коммунальной канализации). Во время длительного ремонта (потребовавшего, кроме прочего, спуск водопроводов в жидкость с высоким содержанием фекальных масс) пришлось практически полностью прекратить подачу воды в городские водопроводы, чтобы минимизировать поступления стоков в очистные сооружения.

6.9. Глобальное потепление

Одним из самых ярких изменений окружающей среды последнего времени стало глобальное потепление — постепенное увеличение среднегодовой температуры атмосферы и гидросферы Земли. Как ни удивительно, до относительно недавнего времени сам факт глобального потепления вызывал ожесточенные споры. К сожалению, теперь споры, в каком направлении меняется климат, кажется, закончились: теплеет.

Зарегистрировано разогревание Мирового океана на $0,1^\circ\text{C}$ в год, уменьшение площади ледников и повышение уровня моря на $0,7\text{--}3$ мм в год. Летом 2003 года в Европе по данным ВОЗ из-за жары скончались 20 тысяч человек, а на юге континента погибло 30% урожая. ООН прогнозирует, что в результате глобального потепления в ближайшие десятилетия около одной трети миллиарда людей станет экологическими беженцами и почти 2 миллиарда жителей планеты будут лишены доступа к пресной воде.

«От того, как современный мир справится с климатическими изменениями, будут напрямую зависеть перспективы дальнейшего развития значительной части человечества. ... Неудача в решении этой проблемы обречет 40% беднейшего населения нашей планеты — порядка 2,6 млрд. человек — на будущее с прогрессивно уменьшающимися возможностями» (Доклад программы развития ООН, 2007).

Средняя температура планеты увеличилась с начала XIX века не менее чем на 1°C . Быстрее всего температуры растут на побережье Антарктики: в некоторых местах — на $2,5^\circ\text{C}$ за последние шестьдесят лет. Это приводит к ускоренному сползанию ледников в океан и дальнейшему их таянию. Еще одно следствие глобального потепления — возрастание количества разрушительных ураганов, засух и наводнений вследствие изменения атмосферной циркуляции. Кстати, повышение средней температуры Земли не означает, что на всей планете становится теплее: изменение циркуляции атмосферы и гидросферы может приводить к локальным похолоданиям.

Итак, факт потепления зарегистрирован. Казалось бы, причины его должны быть ясны. Межправительственная группа ООН по изменению климата представила в 2007 г. доклад, в котором заключила, что с вероятностью 90% основной причиной глобального потепления является деятельность человека, в первую очередь, — выбросы парниковых газов (углекислого газа и метана).

Тем не менее, некоторые ученые, в том числе российские, оспаривают это заключение, считая деятельность человека второстепенным фактором в климатических изменениях.

Казалось бы, о чем спорить? Надо построить модель изменений климата, отразить в ней все известные взаимосвязи и сделать научно обоснованный прогноз. Увы, земная атмосфера настолько сложна, что построение ее подробной модели невозможно. Небольшое изменение исходных параметров может привести к кардинальным изменениям ожидаемого будущего климатической системы. А мы знаем еще далеко не все причинно-следственные связи, влияющие на климат. Вот лишь несколько штрихов.

— По всей видимости, в последние годы наблюдается увеличение активности Солнца, ведущее к разогреву Земли.

— Рост концентрации углекислоты стимулирует фотосинтез и увеличивает продуктивность планеты.

— Разогрев приводит к увеличению испарения воды, росту облачного покрова и отражению от облаков большего количества солнечного света — то есть к самоохлаждению.

— Подъем уровня океана приведет к затоплению самых плодородных участков суши и уменьшению связывания углекислоты.

— Кислотные дожди стимулируют активность серных бактерий, которые подавляют метановые бактерии — поставщиков еще одного «парникового» газа.

— В ответ на избыточное ультрафиолетовое облучение фитопланктон выделяет вещества, способствующие образованию облаков.

— Деятельность человечества ведет не только к выбросам CO_2 , но и к загрязнению атмосферы пылью и сажей. Глобальное «затемнение» может вызвать похолодание.

И наконец, некоторые специалисты убедительно настаивают, что повышение концентрации углекислоты охлаждает, а не разогревает планету! Нагрев нижних слоев атмосферы может усиливать ее вертикальную циркуляцию и рассеивание энергии в космосе. Странники этой точки зрения утверждают, что из результатов антарктического бурения следует, что в недавней истории Земли рост концентрации углекислоты был следствием, а не причиной потепления.

Итак, мировое сообщество пытается бороться с глобальным потеплением, не будучи твердо уверенным в его причине. В качестве основной принята версия, что потепление вызывается выбросами в атмосферу углекислоты и метана, которые усиливают парниковый эффект. В качестве главной меры борьбы решено использовать сокращение выбросов CO_2 . Правильное ли это решение?

Сложно сказать. Ясно, что сокращение потребления ископаемого топлива, которое является необходимым условием сокращения выбросов, — благотворное изменение, вне зависимости от того, связано оно с глобальным потеплением или нет. И, кроме всего остального, надо же начинать что-то делать!

Как указывалось ранее, для биосферы характерен положительный итог экологического баланса на протяжении практически всей истории ее существования. Благодаря этому живые организмы не просто накопили запасы горючих ископаемых, за счет которых существует современное человечество, а и попросту создали среду своего обитания. Фотосинтез преобладает над дыханием и сейчас, не случайно кислорода в атмосфере около 21%, а углекислого газа — около 0,038%.

Но человечество все сильнее сдвигает равновесие в сторону углекислоты, ведь еще в начале XX века ее концентрация составляла всего 0.029%. Мы используем органику не только для нужд своих тел, но и «кормим» ископаемой органикой нашу технику. Горение аналогично дыханию, однако идет быстрее и сопровождается рассеиванием высвобожденной энергии. Нам не хватает органики, образуемой автотрофами в реальном времени, и мы используем запасы из иных эпох — горючие ископаемые. В результате мы выбрасываем CO_2 и сдвигаем глобальный экологический баланс. Но сжигание ископаемого топлива — это еще не все. Наш способ ведения сельского хозяйства приводит к быстрой деградации почв и разрушению накопленной в них органики. Важную роль в плодородии почв играет детрит — органика на разных стадиях разрушения. Все сильнее эксплуатируя пахотные земли, мы подстегиваем разрушение детрита и выделение в атмосферу CO_2 ! Измерить связанные с этим выбросы сложнее, чем промышленные, но вероятно, они сравнимы по интенсивности.

Сегодня концентрация углекислоты в атмосфере привлекает особое внимание из-за предположения, что она способствует усилению парникового эффекта. Парниковые свойства атмосферы отвечают за поддержание пригодных для жизни условий на поверхности Земли, и поэтому даже небольшое их изменение может оказаться для биосферы весьма существенным. Очевидно, что наша деятельность приводит к увеличению поступления углекислоты в атмосферу. Значит, надо его уменьшить. Решить эту задачу призван **Киотский протокол** к Рамочной конвенции ООН об изменении климата.

Как уменьшать содержание углекислоты? Обычный ответ — высаживая растения. Увы, находящаяся в состоянии климакса экосистема поглощает столько же CO_2 , сколько выделяет. В противном случае количество органики в экосистеме менялось бы и переводило ее в иное качество. Когда дрова сжигают, а органика в лесной почве деградирует, в атмосферу возвращается вся связанная лесом углекислота. Впрочем, пока леса растут, они связывают CO_2 .

Что же может помочь? Изменение технологий. Отработанный путь: совершенствовать сжигание топлива, повышать КПД тепловых машин, экономить энергию. Именно к таким мерам подталкивает экономикой подписавших его стран Киотский протокол. Впрочем, очевидно, что предпринимаемые меры пока недостаточны.

Киотский протокол к Рамочной конвенции ООН об изменении климата был подписан главами развитых стран в конце 1997 года. Его задача — значительно (например, для Западной Европы на 8%) сократить промышленные выбросы углекислого газа к 2010 году по сравнению с 1990-м. Это ограничение может замедлить темпы роста мировой экономики примерно на 1% в год. В дальнейшем, на втором этапе действия протокола, который начнется после 2012 года, следует добиться снижения выбросов углекислого газа примерно наполовину.

Согласно этому документу, высокоразвитые страны могут купить у других стран квоты на определенное количество выбросов. Кроме того, передовые державы могут зарабатывать право на перепроизводство углекислого газа, финансируя переход на современные технологии других стран. Чем сильнее отстает страна, тем выгоднее ее развивать. Чтобы сократить выбросы углекислого газа на одну тонну, в Украине нужно потратить \$7, в России — \$20, в ЕС — \$270, а в Японии — \$600!

А существуют ли более эффективные меры сокращения выбросов углекислоты, чем предусмотренные Киотским протоколом? Можно ускорить переход к иным источникам энергии: атомной, термоядерной (если получится), солнечной, геотермальной, ветровой и т.д. Все реальные альтернативы извлекаемой из ископаемого топлива энергии имеют свои недостатки, но развивать их все равно нужно.

Остановить эрозию почв. Для этого нужно перестроить мышление каждого землепользователя, переключив его эгоизм с ближних целей (получить сейчас) на дальние (устойчиво получать в будущем).

А можно ли сдвинуть экологический баланс в другую сторону? Да, обеспечив накопление неразложившейся органики: например, выращивать леса, вырубать их и заполнять древесиной заброшенные шахты. Но наша деятельность направлена в противоположном направлении: мы извлекаем органику из земной коры, а не прячем ее там! В США разрабатывается идея закачки в шахты сжиженной углекислоты. Но опять же, чтобы получить требуемую для сжигания CO_2 энергию, надо сжигать на 30% больше топлива. Замкнутый круг...

Ускорить бы связывание углекислого газа в известняк, карбонат кальция... Эту функцию без устали выполняют моллюски, рифообразующие кораллы, фораминиферы и другие морские существа с известковыми раковинами и скелетами. Увы, повышение кислотности Мирового океана препятствует их деятельности. Тут бы им и помочь! Но где без значительных затрат энергии (требуемых увеличения выбросов углекислоты) взять достаточное количество солей кальция?

Так что, выхода нет? По крайней мере, мы его пока не знаем. Значит, совершая сейчас те усилия, на которые мы способны, следует продолжать изучение взаимосвязей в климатической системе Земли.

Человек возник, когда нашу планету захлорудило. Это не случайность — изменения климата подтолкнули эволюцию животных. В истории Земли случались холодные времена (например, в конце палеозоя, 250–300 млн. лет назад), но относительно недавний период был теплым. Холоднее стало около 36 млн. лет назад. В результате движения литосферных плит Антарктида отделилась от Южной Америки и Австралии и обосновалась в районе Южного полюса. Вокруг нее возникло круговое течение, уменьшившее теплообмен с остальной частью планеты. Антарктида покрылась ледовым щитом, который уменьшил поглощение планетой солнечного света и «охладил» климат. Но оледенение начинается лишь тогда, когда год от года на ледники выпадает больше осадков, чем удаляется испарением и таянием. В изолированной же течениями Антарктиде осадков было мало.

Три-четыре миллиона лет назад Южная и Северная Америки сомкнулись в Панамском перешейке. Теплая вода Атлантики, дотоле уходившая в Тихий океан, устремилась на север Гольфстримом и Северо-Атлантическим течением, обеспечив тем самым обилие осадков. Ледники Гренландии, Северной Америки и севера Евразии начали расти и многокилометровыми пластами двинулись на юг. В них связались гигантские водные массы; охлаждение климата изменило циркуляцию атмосферы и океана. Но над ледниками установился холодный и сухой воздух, в результате оледенение «захлебнулось» и откатилось назад — началось теплое межледниковье. Восстановившиеся теплые течения обеспечили рост ледников — опять началось оледенение...

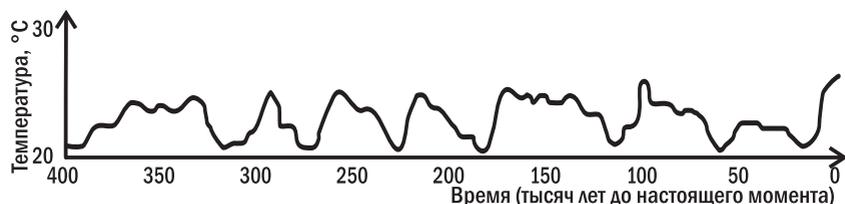


Рис. 6.9.1. Динамика средней температуры на поверхности Земли за последние 400 тысяч лет

С тех пор Земля пережила два десятка оледенений и межледниковых периодов (рис. 6.9.1). Колебания средних температур на протяжении цикла измеряются несколькими градусами (до 10°C), а изменения уровня моря — десятками и сотнями метров. В ходе последнего потепления (за 20 тысяч лет) океан поднялся на 120 метров; таяние полярных шапок Антарктиды и Гренландии может добавить еще 65–70.

Кроме «больших» оледенений и межледниковий, были и малые. Так, с конца IX до конца XII веков климат был особенно мягок. В это время норвежские викинги заселили Гренландию (Зеленую Страну) и основали поселение в Северной Америке. С похолоданием контакты с колониями прервались, и колонисты вымерли; останки последних из них несут печать хронического недоедания. А в 1450–1850 гг. «малое оледенение» покрывало льдом каналы в Голландии и даже Темзу.

6.10. Озон и разрушение озонового экрана

Под воздействием ионизирующего излучения молекула кислорода (O_2) может распадаться на атомарный кислород, который, присоединяясь к другим молекулам кислорода, образует **озон** (O_3). Озон задерживает ионизирующее излучения (от дальнего ультрафиолета с длиной волны от 315 нм до γ -лучей) намного лучше, чем кислород. В результате этого в верхних слоях атмосферы (от 12–25 до 45 километров над поверхностью Земли) образуется слой с повышенным содержанием озона (с концентрацией около 0,001%). Именно благодаря этому слою резко уменьшается доза ионизирующего излучения, поступающего на поверхность Земли.

Озон — газ, который иногда встречается и на поверхности планеты. Это он ответственен за запах «свежести» после грозы. Его можно почувствовать возле работающих ультрафиолетовых ламп, а также возле неисправных лазерных принтеров и копировальных аппаратов. На поверхности земли озон — опасный загрязнитель. Его опасность проявляется как в том, что он является намного более сильным окислителем, чем кислород (и может поэтому повреждать живые клетки, вызывая, например, рак легких), так и в том, что он может участвовать в преобразовании других атмосферных загрязнителей.

В 1985 г. над Южным полюсом была обнаружена «**озоновая дыра**» (зона с содержанием озона в пределах 40–50% от нормы), равная по площади территории США. Согласно наиболее вероятным предположениям, ее образование связано с фреонами (хлорфторуглеродами). Это вещества, которые используются в холодильных агрегатах, аэрозольных баллонах, при вспенивании

пластмасс и очистке компьютерных микросхем. Выпущенные в атмосферу, фреоны за 10–20 лет достигают верхней границы озонового слоя, где под действием ионизирующего излучения распадаются, образуя атомарный хлор и фтор. Реагируя с молекулами озона, фтор и хлор вызывают цепную реакцию их разрушения. Этот эффект проявляется особенно сильно при пониженных температурах (именно поэтому «озоновая дыра» образовалась над Антарктикой).

В настоящее время «озоновыми дырами» принято считать области, где содержание озона уменьшено на 30% по сравнению с нормой. В октябре 2000 года площадь «озоновой дыры» над Антарктикой достигла 29,53 млн. км². В зону её действия уже попал чилийский город Пунта-Аренас, под угрозой оказались Новая Зеландия, Аргентина, Австралия и ЮАР.

Под «озоновой дырой» регистрировалось существенное увеличение поступления к поверхности Земли ультрафиолета, причем не только ближнего (УФ-А с длиной волны 400–315 нм), но и дальнего (УФ-В с длиной волны 315–280 нм и УФ-С с длиной волны менее 280 нм). Это приводит к нарушению фотосинтеза у растений, неконтролируемому изменению в экосистемах, росту числа заболеваний раком кожи и катарактой.

Есть опасность катастрофического сокращения количества озона и над Арктикой, так как сравнительно недавно «озоновая дыра» была обнаружена и над Шпицбергом.

В 1985 году была заключена международная Венская конвенция об охране озонового слоя, а в 1987 году был подписан развивающий ее **Монреальский протокол**. Согласно этим соглашениям, развитые страны прекратили производство и продажу хлорфторуглеродных веществ, истощающих озоновый слой, а развивающиеся страны должны сделать это к 2010 году. Проведенные в 1998 году международные исследования показали эффективность Монреальского протокола. Суммарное содержание истощающих озоновый слой компонентов в тропосфере (нижний слой атмосферы) достигло наивысшего уровня в 1994 г. и начало снижаться. Если бы не были предприняты меры в соответствии с Протоколом, то озоновое истощение было бы гораздо сильнее. Хотя выбросы разрушающих озоновый слой веществ снизились, воздействие уже выпущенных в атмосферу химических веществ продолжается, а это означает, что истощение озонового слоя будет регистрироваться в течение длительного времени.

Разрушению озонового слоя способствуют также запуски баллистических и космических ракет и даже использование авиации. Так, во время Югославской войны авиация НАТО делала по 400–500 самолетовылетов ежедневно. Суммарная мощность использованных боеприпасов в несколько раз превысила мощность атомной бомбы, взорванной над Хиросимой. Действия авиации вызвали многочисленные пожары, в том числе на нефтеперерабатывающих и химических заводах. Выбросы авиации, продукты разрушения взрывчатых веществ и пожары создают соединения, способные разрушать озоновый слой. В 1999 г. по сравнению с 1998 г. над районом Косово содержание озона уменьшилось на 8–10%.

Осенью 2005 года Национальная администрация США по океанографическим и атмосферным явлениям сообщила, что состояние озонового слоя перестало ухудшаться. Хотя ситуация остается непростой, есть надежда на ее улучшение со временем.

Считается, что восстановление озонового слоя должно произойти к 2050 году при условии неукоснительного выполнения всех защитных мер. Успех Монреальского протокола — важный прецедент успеха международных природоохранных мер. Впрочем, успокаиваться рано: многие факторы могут вызвать обострение ситуации.

6.11. Кислотные дожди

Техническая экспансия человечества является сублимированным, то есть принявшим культурно приемлемые формы, садизмом.
Зигмунд Фрейд

Водородный показатель (рН) дождевой воды обычно составляет около 5,6 единиц из-за растворения в дождевой воде углекислоты (нейтральный раствор имеет рН 7). Однако если в состав дождевой воды будут попадать какие-то кислоты, ее рН будет понижаться. А откуда же в воздухе могут появляться кислоты?

Ископаемое топливо, «хлеб» современной экономики, образовывалось из биомассы прошлых геологических эпох. Помимо углерода и его соединений, в состав топлива входят сера и азот. Особенно много серы в буром угле, а азота — в торфе. При сжигании такого топлива сера и азот в виде своих оксидов выбрасываются в воздух. Растворяясь в воде, они превращаются в серную, сернистую, азотную и азотистую кислоты. В результате этих процессов над Западной Европой рН дождя обычно 4,5, часто 4,0. В районе Лос-Анжелеса рН тумана 2,5-3,0. Отмечены дожди с рН=1,5! Особо опасен кислотный снег.

Льющаяся с небес более-менее сильная кислота вызывает разнообразные изменения на земле. В их числе:

- повреждение листьев растений, что приводит к уничтожению лесов (особенно чувствительны кедр, бук и тис) и снижению урожайности сельскохозяйственных культур;
- вымывание Ca^{2+} , K^+ и Mg^{2+} , что усиливает деградацию почв;
- в подкисленной воде легче растворяются алюминий, кадмий, ртуть и свинец из донных отложений и почв, что приводит к усилению их воздействия на экосистемы;
- отравление озер, исчезновение рыбы, членистоногих, водоплавающих птиц;
- уничтожение горных лесов приводит к оползням и селям;
- ускоренно разрушаются памятники архитектуры, особенно из известняка и мрамора, сокращается срок службы техники;
- увеличивается число заболеваний людей, прежде всего за счет поражения дыхательных путей и глаз.

Как бороться с этим явлением? Использовать фильтры для выбросов, задерживающие оксиды серы и азота в продуктах горения. Лучше очищать топливо во время его подготовки к сжиганию. И наконец, самое главное — сокращать использование ископаемого топлива.

6.12. Смог

Смогом называется форма загрязнения воздуха, характерная для крупных городов и промышленных центров. В городах в воздух может выбрасываться несколько различных категорий загрязнителей, в числе которых:

- взвеси и пыль (дым);
- углеводороды и другие летучие органические соединения;
- угарный газ;
- оксиды азота;
- оксиды серы;
- свинец и тяжелые металлы;
- озон и другие фотохимические загрязнители;
- кислоты.

Когда несколько различных загрязнителей смешиваются и освещаются солнечным светом, они могут вступать друг с другом в химические (фотохимические) реакции. Результатом является синергизм (взаимоусиление) их действия и возникновение особенно опасных смесей. Именно их и называют смогом.

«Классическим» стал случай смога в декабре 1952 г. в Лондоне. Холод привел к интенсивной работе городских котелов, а безветрие — к накоплению их дыма, а также выбрасывавшихся в воздух диоксида серы и диоксида азота. В результате этого случая погибло не менее 4-х тысяч человек, десятки тысяч тяжело заболели. Такой смог, содержащий в себе угольный дым, называется «черным». От работы автотранспорта образуется не менее опасный «белый» смог.

К сожалению, пока наша города пересыщены автотранспортом и прямо в них производятся выбросы котельных и разнообразных предприятий, избавиться от опасности смога невозможно. Контроль количества выбросов и организация свободного движения воздуха над городом облегчают ситуацию, но не избавляют от проблемы.

6.13. Военная опасность

Как мы установили, глобальное человечество стоит перед серьезным вызовом, угрожающим самому его существованию. Если бы предпринимаемые людьми усилия были пропорциональны этой опасности, изменение характера отношений нашего вида со средой стало бы главной задачей каждого правительства и каждого человека. Но, несмотря на свою глобальность, человечество разделено на части, каждая из которых преследует в первую очередь свои узкоэгоистические интересы. «Развитые» страны стремятся сохранить контроль над основными богатствами планеты и не допустить его перераспределения. «Развивающиеся» страны стремятся изменить сложившееся геополитическое неравенство. Разнообразные террористические группировки готовы жертвовать человеческими жизнями для разрушения сложившегося положения дел. В результате этого прямые затраты на военные цели в мире существенно превышают затраты на охрану здоровья и образование. Косвенные расходы на оборону значительно выше. Военно-промышленные комплексы развитых стран являются мощнейшими экономическими группами со своими политическими интересами. Военные объекты представляют особую опасность с точки зрения катастроф, как диверсионного происхождения, так

и «случайных» и экологически обусловленных. Военная деятельность проходит под завесой секретности, что затрудняет контроль и создает условия для злоупотреблений.

Ядерные взрывы (примерно около трех тысяч) резко увеличили радиационное загрязнение среды. Взрывы в верхних слоях атмосферы, проведенные СССР в 60-е годы, существенно изменили строение магнитосферы и радиационных поясов Земли.

Разработаны и разрабатываются новые виды экологического оружия, например, технологии, вызывающие землетрясения и извержения вулканов, тайфуны и иные катастрофические изменения погоды, создание искусственных озоновых дыр над территорией противника. Продолжается усовершенствование химического и бактериологического оружия, способов воздействия на психику.

Подготовка к войне наносит огромный ущерб среде, но ведение боевых действий еще опаснее. Меняется характер жертв. В I мировой войне мирное население составляло среди жертв 5%, во II — около 50%, сейчас — до 95%.

Впервые массированно экологическое оружие было применено США во Вьетнаме (1964–1975 гг.). В этой войне рассеяно около 100 тыс. тонн ядохимикатов, уничтожающих растительность. 325 га тропических лесов (2% всей территории Вьетнама) срезано бульдозерами весом 33 т. Эти бульдозеры были остроумно названы «римскими плугами», в память об одном из первых применений экологического оружия в истории. Захватив Карфаген, Рим перепахивал поля побежденного противника, предварительно засыпав их морской солью.

Отступая в 1991 г. из Кувейта, Ирак разрушил и зажег около 700 нефтяных скважин, в результате чего в фонтанах пламени высотой более 100 м сгорало около 1 млн. т нефти в день. Пожары были потушены лишь через полгода. Огромные территории выводятся из использования в связи с минированием (мина-малютка стоит 3 доллара США, а ее обезвреживание — 300–1000 долларов; в Кувейте Ирак разместил не менее 7 млн. мин).

Специфика военных действий в том, что зачастую в ходе их проведения уничтожаются те ресурсы, для завладения которыми они и начинались.

Создание ядерного, а затем и термоядерного оружия стало одним из триумфальных достижений человеческого разума, представивших угрозу самому существованию человечества. Утверждение о том, что ядерная война вызовет «ядерную зиму», было высказано в 1983 году и явилось одним из важных результатов компьютерного моделирования климата. Модели, с которыми в СССР работал коллектив с участием Н.Н. Моисеев, и в США — группа К. Сагана, были построены по разным принципам. Тем не менее в обеих этих моделях ядерный конфликт с возникновением пожаров в крупных городах должен был приводить к образованию в верхних слоях атмосферы дымового слоя. В течение короткого времени такой слой должен был распространиться на всю планету. Нарушение нормальной циркуляции атмосферы, согласно этим моделям, должно было приводить к тому, что такой дымовой слой должен был сохраняться в течение нескольких лет. За это время поверхность практически всей планеты должен был сковать сильнейший мороз, который привел бы к разрушению всей биосферы.

Сценарий «ядерной зимы» получил широкую огласку и стал одной из причин, изменивших отношение человечества к накоплению ядерных арсеналов.

Прекращение холодной войны и даже распад СССР — события, определенным образом связанные с результатами описанного моделирования.

За прошедшее время не достигнуто существенного прогресса в моделировании климатических последствий ядерной войны. Вероятно, «ядерная зима» возможна, но какой конфликт может ее запустить, неясно до сих пор. Предположение Н.Н. Моисеева и К. Сагана, что она может быть следствием локального ядерного конфликта на территории крупного города, до сих пор не опровергнуто и не подтверждено. Противники сценария «ядерной зимы» утверждают, что, поскольку около 3 000 произведенных человечеством ядерных взрывов не запустили описанный эффект, его можно не опасаться. Это возражение не представляется достаточно обоснованным. За исключением американских бомбардировок Хиросимы и Нагасаки, ядерное оружие не применялось (пока еще не применялось...) в боевых действиях. Однако очевидно, что климатические изменения запускаются не суммой боезарядов, взорванных в разное время и в разных точках планеты, а определенным очагом конфликта, в котором будет поднято в атмосферу количество дыма, превышающее некий порог. Выброс дыма и пыли в атмосферу связаны при этом не только со взрывами самих атомных бомб, а с вызываемым ими эффектом «огненного смерча».

Самые страшные примеры огненных смерчей, известные человечеству, были связаны с бомбардировкой английской и американской авиацией Гамбурга 27 июля 1943 года, а также Дрездена 13 и 14 февраля 1945 года. Пожары от отдельных зданий сливались при этом в единые столбы огня. Стремительный подъем горячего воздуха (дым при этих бомбардировках поднимался на 8–12 километров!) вызывал мощный приток окружающего воздуха, способствующий интенсивному горению. очевидцы описывали, что мощный ветер подхватывал людей, метавшихся по горящему городу, и поднимал их вверх, в пламя.

Первая атомная бомба, взорванная над Хиросимой 6 августа 1945 года, вызвала огненный смерч, а вторая, сброшенная через 3 дня на Нагасаки, не привела к таким последствиям, хотя и была более мощной. Это было связано с тем, что Нагасаки располагается на сильно пересеченной местности и часть города была затенена от ядерной вспышки.

Какой извращенности должен был достичь человеческий разум, чтобы для «защиты мирного населения» создать оружие, применение которого может вызвать гибель всего человечества!

6.14. Концепция устойчивого развития

Необходимость изменения отношения человечества с его средой обитания служит не только предметом философского осмысления, но поводом для практической деятельности международных структур.

Международная комиссия по окружающей среде и развитию («комиссия Брундтланд») в 1987 году представила доклад «Наше общее будущее». В этом докладе была сформулирована концепция устойчивого развития.

Эта концепция была принята в качестве программной цели человечества на Конференции ООН по окружающей среде и развитию, состоявшейся в Рио-де-Жанейро в 1992 году. Эта конференция приняла документ, названный «Повесткой дня на XXI век». Промежуточные итоги выполнения этой про-

граммы рассматривались на Всемирной встрече по устойчивому развитию, состоявшейся в 2002 году в Йоханнесбурге (Южная Африка). Однозначно оценить успехи международного сообщества в решении поставленных задач нельзя, однако ясно, что предпринимаемых усилий явно недостает.

Согласно принятому международным сообществом определению, устойчивое развитие — это развитие человечества, при котором удовлетворение потребностей настоящего времени не подрывает способности будущих поколений удовлетворять свои потребности. Иными словами, **устойчивое развитие — это такое развитие человечества, которое удовлетворяет его потребности, не сужая его возможностей** (см. также пункт 6.23).

Очевидно, например, что ускоренное сжигание ископаемого топлива никак не соответствует идеям устойчивого развития. Что же делать? Как-то ограничивать нынешние потребности человечества, например, с помощью таких договоренностей, как Киотский протокол. Но ведь этих мер недостаточно? Увы, на сегодня у международного сообщества нет возможности обеспечить даже реализацию таких полумер. К сожалению, этот пример показывает, что человечество еще не доросло до того состояния, когда его развитие начнет управляться разумом, а не стихийными инстинктами и групповым эгоизмом.

К сожалению, чем дальше будет откладываться начало процесса изменений, тем более резкими должны будут эти изменения. Какими они будут? Будем надеяться, что наш вид справится со стоящим перед ним эволюционным вызовом, и у каждого из нас будет возможность внести в это посильный вклад.

6.15. (дополнение) О животной природе человека

Оскорбительно ли для человека то, что его относят к животным? Когда в обыденной жизни говорят о ком-то, что он «как животное», обычно хотят этим показать, что он действует недостойным человека образом. Многим из нас словосочетание «человек и другие животные» кажется невозможным или оскорбительным. Как, например, будет называться учебник физиологии для биологических факультетов университета? «Физиология человека и животных»? Такие грамматические конструкции подталкивают нас воспринимать себя как что-то принципиально отличное от других животных.

То, что человек является животным, — это хорошо или плохо? Заданный вопрос не имеет смысла. «Хорошо», «плохо» — это этические оценки. Они имеют смысл в тех случаях, когда относятся к ситуациям, допускающим моральный выбор. В какой-то ситуации человек мог ударить, а мог воздержаться — мы можем оценить его поступок как хороший или плохой. *Homo sapiens* Linneus, 1758 является животным, то есть принадлежит к земным многоклеточным эукариотам, которые питаются другими организмами или их частями, поедая их в виде отдельных частиц, — здесь никакого выбора не существует. Кстати, в предыдущем предложении приведено полное зоологическое название нашего вида, включающее фамилию присвоившего это название ученого и год описания. Как и другие естественнонаучные факты (что Земля вращается вокруг Солнца, что молекула воды состоит из двух атомов водорода и одного атома кислорода, что женщины отличаются от мужчин и т.п.), это обстоятельство не хорошо и не плохо, оно попросту имеет место — настолько, насколько это следует из научной картины мира.

Следует особенно подчеркнуть, что обсуждаемый факт не является также попыткой опровергнуть веру. Наука и религия принципиально отличаются друг от друга. Наука —

способ построения достоверного и практичного знания, основанного на фактах. Строго говоря, в науке не существует абсолютной истины — есть лишь согласующиеся с фактами умозаключения, которые заслуживают доверия. То, что наш вид является одним из многих видов животных, — не постулат, а единственное объяснение, хорошо согласующееся со всей совокупностью естественнонаучных фактов. В отличие от науки, религия основана на вере и чудесном откровении. Главные для религии вопросы не могут быть предметом проверки. Поскольку нас интересует наука, мы не будем вторгаться на территорию религии и просто подчеркнем, что наши выводы и рассуждения относятся к совершенно иной области. Один из величайших мыслителей XVIII века Вольфганг Гете утверждал, что всегда существует два главных вопроса: «зачем» и «как», и эти вопросы не надо смешивать. Второй вопрос полностью относится к компетенции науки; в нашем курсе мы занимаемся именно им.

Генетически, физиологически, биохимически человек — плоть от плоти земной фауны (и, шире, всей биосферы). На сегодня собрано множество доказательств его постепенного становления в ходе эволюции. Генеалогическое древо человека оказалось намного более сложным, чем казалось век назад, так как наша группа развивалась несколькими независимыми ветвями. К примеру, 50 тысяч лет назад на Земле обитало не менее трех (вероятнее — четыре или более) видов рода Человек!

Сравнительные исследования человека и так называемых человекообразных обезьян, проведенные в последнее время, показали их исключительную близость. Еще недавно человека и, к примеру, шимпанзе было принято относить к разным зоологическим семействам: человека к семейству *Hominidae* — Люди, а человекообразных обезьян — к семейству *Pongidae*. По недавнему решению ведущих приматологов (специалистов по изучению отряда *Primates*), шимпанзе, горилл и орангутанов следует относить к семейству *Hominidae*. Этот факт еще в должной мере не осознан общественным сознанием: по мнению зоологов, шимпанзе, гориллы и орангутаны являются людьми! С другой стороны, Человек разумный является обезьяной. Еще с XIX века отряд Приматы (*Primates*) принято делить на два подотряда: Полуобезьяны (*Prosimii*) и Обезьяны (*Anthropoidea*). Мы относимся ко второй группе.

Зачем мы уделяем столько внимания этому вопросу? Изучая мир, человек познает с его помощью сам себя. Одно из определений экологии, которое мы дали в начале этого курса, было таким: экология — это наука о взаимосвязях, обеспечивающих существование организмов (включая человека) и надорганизменных систем: популяций, экосистем и биосферы. Сегодня существование человека под угрозой. Если мы хотим решить стоящие перед нами задачи, мы должны рассматривать природу человека и его особенности, будучи свободными от любых предрассудков.

6.16. (дополнение) Чем человек отличается от других животных?

С появлением на Земле глобального человечества земная биосфера перешла в новое состояние. Как станет ясно из дальнейшего, человек обладает несколькими принципиальными отличиями от других животных. Однако, как ни странно, это не те отличия, о которых люди думают в первую очередь. Чтобы сформулировать принципиальные отличия человека от других животных, вначале рассмотрим те отличия, которые не являются принципиальными.

Несомненно, человек имеет немало важных количественных особенностей. Например, численность человечества (а также его домашних животных) необычно велика (рис. 6.16.1). Количество людей примерно в 100 000 раз превышает «нормальную» для

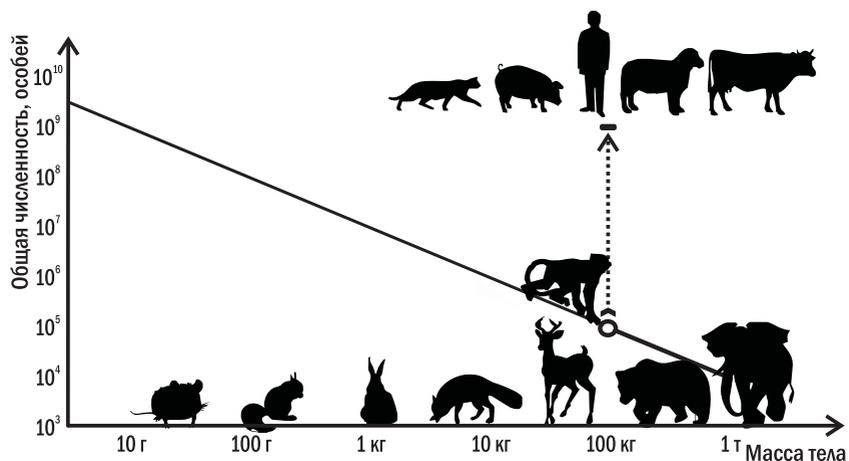


Рис. 6.16.1. Для млекопитающих характерна достаточно жесткая зависимость между размером тела особи и численностью вида в биосфере. Наш вид и тесно связанные с ним домашние животные «выламываются» из этой зависимости на несколько порядков

биосферы численность животных с нашим размером тела! Количество энергии, которую преобразует наш вид, несравнимо выше этого показателя для любого другого вида.

Признавая важность количественных отличий, обратим, тем не менее, внимание на другие, принципиальные. В чем человек кардинально отличается от других животных? По попытке обсуждения этой темы можно рассмотреть некоторые часто предлагаемые ответы.

«Человек разумен». Нам сложно узнать, что творится в психике ближнего, не говоря уж о животных. Так или иначе, психика высокоразвитых животных, и человека в том числе, обеспечивает их взаимодействие с окружающей средой и приспособление к ней. То, что творится внутри этого «черного ящика», описать и назвать весьма нелегко. Видимо, этот ответ правилен, но ограничиваться им не следует. В каких проявляющихся вовне особенностях выражаются уникальные свойства нашего вида?

«Человек использует абстрактные символы (вторую сигнальную систему)». Чтобы сообщить другим пчелам о местонахождении источника пищи, пчела-разведчица исполняет особый танец, бегая «по восьмерке». Количество колебаний брюшка при пробегании центральной части фигуры обозначает расстояние до источника пищи, а угол наклона этой части к вертикали обозначает угол направления полета по отношению к солнцу с учетом поправки на его суточное движение!

«Человек создает модель мира в своей психике и руководствуется ею». По наклону оси танца пчел можно установить, где по их «расчетам» находится солнце. Выясняется, что в их модели мира днем солнце равномерно движется с востока на запад над землей, а ночью — с запада на восток под землей (пчелы «используют» геоцентрическую систему). Этим они отличаются, например, от способных ориентироваться по солнцу рыб, для которых оно ночью «движется» с запада на восток над землей, оставаясь невидимым.

«Человек живет в обществе». В обществе живет еще множество видов животных — от социальных насекомых до стайных и стадных млекопитающих. Общественное поведение человека множеством похожих черт связано с таковым других приматов.

«Человек способен учиться». А вы видели, как отличается дрессированная собака от необученной? И разве старый заяц не превосходит молодого в умении спасаться от хищников?

«Все животные меняются сами, приспосабливаясь к среде, а человек меняет среду». Роющий нору сурок меняет в желаемом направлении среду. Привыкая за зиму к холоду, мы меняемся сами — вспомните, при 0°С лицу осенью холодно, а весной — нет.

«Человек способен трудиться». А что делают осы, добывая для себя кусочки сладкой, а для своих личинок — белковой пищи?

«Человек создает искусственные экосистемы». Бобры создают плотины до километра длиной, затапливая привлекательные участки леса. Этим они преследуют две цели: добраться до кормовых растений и защититься от хищников. Плотина зависит по своей конструкции от местных условий, постоянно ремонтируется и укрепляется ветками и грязью.

«Человек может уничтожить среду своего обитания». Задумайтесь о печальной истории дрожжей, поселившихся в виноградном соке и перерабатывавших сахар в спирт, пока проспиртованная среда не стала непригодной для их жизни.

«Человек строит города и использует другие виды». Муравьи-листорезы заполняют подземные помещения своих муравейников пережеванными листьями, выращивают там определенные грибы (борясь с «сорняками») и питаются их плодовыми телами. Способны муравьи и к «скотоводству».

«Действия человека целесообразны». Человек способен действовать как целесообразно, так и совершать удивительные ошибки и попросту бессмысленные действия. То же можно сказать о большинстве видов животных. Наверное, каждый из нас, обратившись к собственному опыту, найдет массу подтверждений этой мысли. Во время службы в Советской армии один из авторов этого пособия видел двух военнослужащих срочной службы, пиливших наклонное дерево двуручной пилой со стороны, куда оно клонилось. Предупреждение со стороны автора, что дерево зажмет их пилу, вызвало у них словесную агрессию. Когда пила застряла, они попытались вырвать ее топором, и опять рубили «под наклон». Когда застрял и топор, их начальник приказал дернуть дерево машиной. Упавшее дерево повредило и автомобиль, и шофера.

«Человек единственное животное, стыдящееся наготы!». Конечно, стыд — первое приобретение Адама и Евы после приобщения к плодам древа познания добра и зла. Впрочем, у многих приматов демонстрация самцом своих гениталий — вызов другим самцам, приводящий или к их подчинению, или к конфликту. Самка, демонстрируя гениталии «чужому» самцу, сообщает о своей сексуальной готовности и может вызвать агрессию доминирующего самца. Механизм ухода от чреватых конфликтами ситуаций преобразился в то, что мы называем стыдом.

«Человек способен наносить вред своему здоровью». В муравейниках могут жить жуки ломехузы, выделяющие наркотические вещества, от которых муравьи прекращают выполнять необходимые работы. Муравьи всячески заботятся об этих жуках и могут разводить их в количестве, приводящем к гибели муравейника.

«Человек испытывает дружеские чувства по отношению к близким». Головастики жаб плавают стаями. Они выбирают стаи, состоящие из их родственников (причем родные братья и сестры привлекательнее двоюродных), а из неродственных особей выбирают «знакомых» — тех, в чьем обществе находились ранее.

Что же, человек принципиально не отличается от других животных? Нет, отличается, и очень существенно. Эти отличия подробно рассмотрены далее.

6.17. (дополнение) Уникальные экологические особенности человека

Чтобы определить уникальные особенности нашего вида, следует сравнить популяции людей и популяции любых других видов животных экологически — то есть с точки зрения обмена веществом, энергией и информацией.

Все животные обитают в составе популяций — совокупностей особей, населяющих определенные местообитания и эксплуатирующих их ресурсы. Это относится и к видам-космополитам, встречающимся по всей Земле. Человек — не просто вид-космополит, а единственный **глобальный вид**. Человечество — не просто совокупность особей вида *Homo sapiens* Linnaeus, 1758, а сущность со свойствами, отсутствующими у ее частей. Попробуйте представить себе аналогичное понятие, относящееся к любому другому виду!

Разница между видом-космополитом и глобальным видом состоит не в широте распространения, а в характере взаимодействия между популяциями. Например, серая крыса (пасюк) является космополитом и обитает почти повсюду, где и человек, а также кое-где еще. Но каждая популяция крыс существует лишь за счет ресурсов своего местообитания. Опустеет амбар — исчезнет живущая в нем популяция крыс. Часть особей погибнет, часть мигрирует в другие места. Но никогда две популяции крыс не будут обмениваться ресурсами.

В скольких странах произведены предметы, которые каждодневно использует большинство из нас? **Обмен ресурсами между популяциями** — типичная особенность нашего вида. Мы знаем разные формы такого обмена — от торговли до войны или даже гуманитарной помощи. Сейчас не *n* популяций человека эксплуатирует ресурсы *n* мест обитания, а единое человечество эксплуатирует биосферу в целом.

Максимальный «потолок» потока энергии, трансформируемой всеми другими животными, определяется текущей первичной продукцией (количеством «связанной» солнечной энергии). Человечество превзошло эти пределы благодаря еще одному уникальному признаку: **использованию горючих ископаемых** (первичной продукции прошлых геологических эпох, сохраняющейся в виде угля, нефти, газа и пр.) и даже **использованию атомной энергии**.

Принципиально новой особенностью человека с этой точки зрения является то, что он поддерживает нынешний образ жизни благодаря **использованию невозобновимых ресурсов**. Для современного человека это — неотъемлемая часть его образа жизни (часть его экологической ниши). Это делает наше существование особенно неустойчивым — тот характер отношений человечества со средой, который сложился в последние десятилетия, не может быть продолжен в течение длительного времени. Согласно приблизительной оценке, человечество сейчас уничтожает за год столько горючих ископаемых, сколько их образовывалось в течение миллиона лет!

Все живые организмы используют те или иные способы обмена информацией, но только у человека информационный обмен преодолел расстояния (нас интересуют события на другой стороне планеты) и время — хотя бы только в одну сторону (мы читаем тексты, написанные давно умершими людьми). Это стало возможным благодаря появлению мощных каналов передачи информации, не связанных с функционированием нашего тела (письменности, электромагнитным и оптическим методам записи и передачи данных).

Большую часть используемой им энергии человек преобразует не своим телом, а с помощью **техносферы** — обособленной части неживой природы, обладающей многими свойствами живого (для техносферы характерен обмен веществ, техническая эволюция, «жизненный цикл» отдельных единиц и т.д.). С деятельностью техносферы связан и выброс в биосферу **ксенобиотиков** (веществ, чуждых живому).

Отходы техники, которые поступают в биосферу в результате деятельности человека, имеют важное качество, которое отсутствует у отходов всех видов организмов. Их количество в биосфере не регулируется. Количество любого вещества, которое поступает в биосферу в результате какого-то естественного процесса, исчерпывается в результате противоположенного процесса. Иначе быть не могло, раз наблюдаемая нами глобальная система оказалась относительно стабильной. А человек обеспечивает быстрые изменения, запуская новые процессы, результаты которых никак не регулируются в биосфере.

Начатый список можно продолжать, однако он не может исчерпать специфичные характеристики человека. Еще несколько тысяч лет назад перечисленные особенности не были характерны для нашего вида, но он уже стоял особняком среди других животных. За счет чего же?

6.18. (дополнение) О наследовании приобретенных признаков

Всякий вид эволюционирует, чтобы соответствовать определенному образу жизни в характерных для него условиях среды обитания. Приобретаемые в ходе эволюции приспособления могут быть связаны как с изменением тела (возникновением новых органов или новых функций), так и с изменением поведения (возникновением новых реакций или способов действия). Отличия образа жизни многих пауков связаны с тем, как они используют паутину, а не со строением их паутинных желез. Врановые птицы высокоприспособлены не столько из-за своих морфологических или физиологических особенностей, сколько благодаря гибкости поведения. Естественно, что необходимым условием поведенческого приспособления является наличие «базы» — мозга, органов чувств и органов, исполняющих «команды» мозга.

Чтобы понять дальнейшее, нужно обратиться к одной давней проблеме эволюционной биологии. В нашем понимании идея наследования приобретенных признаков связалась с именем Ж. Б. Ламарка, хотя в этом вопросе Ламарк лишь разделял взгляды, принятые в его время. Изменения, произошедшие с организмом в течение его жизни, передаются потомству — так, стало быть, и развивается соответствие организма его среде обитания. То, что приобретенные признаки не наследуются, провозгласил А. Вейсман. В дальнейшем представления об эволюции «по Дарвину» стали связывать со взглядами Вейсмана о ненаследовании приобретенных признаков. Важным исключением, которое стоит рассмотреть подробнее, была советская биология во времена господства Т.Д. Лысенко.

С окончательной победой советской власти в СССР потребовалась радикальная перестройка животноводства и растениеводства — переход от индивидуального к коллективному хозяйствованию. Нужны были новые породы животных и сорта растений. В рамках планового народного хозяйства научные институты и селекционные станции должны были выполнить задание партии и правительства в короткий и заранее указанный срок. К тому времени в СССР сложилась передовая школа генетики и селекции, лидером которой был Н.И. Вавилов. Учитывая, что наследуются предрасположения, а не качества организмов, специалисты должны были потребовать для своей работы достаточного времени. Даже если корова Манька дает много молока, ее дочери могут не унаследовать это качество; чтобы определить, как у них проявятся наследственные задатки, их нужно вырастить. Более того, выясняется, что количество молока у коров зависит от быка-производителя, их отца, а он не доится совсем... Итак, селекция — долгая и сложная работа.

Суть жизни в то время была ясна: Энгельс установил, что она заключается в обмене веществ. Утверждение о наличии «генов», которые не разрушаются и не создаются в

ходе обмена веществ, неизбежно воспринималось как идеалистическое. Его можно было понять так, что наследственная программа («идея») первична, а ее реализация в ходе обмена веществ («материя») вторична. Возник отчетливый социальный заказ на биологов, которые с помощью диалектического материализма будут управлять обменом наследственности и менять свойства организмов в желаемом направлении. Наиболее преуспел в обещаниях выполнить этот заказ Т.Д. Лысенко, небесталанный выдвигенец Н.И. Вавилова. Лысенко утверждал, что наследственность можно «расшатать» и в кратчайшие сроки добиться наследования необходимых партии и правительству приобретенных признаков. Естественно, руководство страны поддержало Лысенко и его сторонников, а когда генетики начали объяснять, почему у Лысенко ничего не получится, со всей суровостью подавило «антисоветскую агитацию». Вавилов умер в тюрьме от голода незадолго до того, как Сталин согласился с требованием Черчилля передать его Красному кресту; многие биологи рангом поменьше были стерты в лагерную пыль или запуганы.

Почему в данном пособии мы обратились к этой трагической истории? Для дальнейших рассуждений весьма важно, что наследование приобретенных признаков должно существенно ускорять эволюцию.

6.19. (дополнение) Культурное наследование

Приспособлением к каким-то требованиям среды может быть и структура, и определенная поведенческая реакция. На какой основе формируется поведение? Для большинства животных на той же, что и остальные признаки. В ходе развития, проходящего под генетическим контролем, в нервной системе формируется определенная структура, обеспечивающая требуемое поведение. Пчела рождается готовой сообщать о местонахождении пищи посредством танца, а енот-полоскун врожденно склонен к полосканию пищи в воде.

Однако существует и второй способ приобретения приспособительных поведенческих признаков, называемый **культурным наследованием**, то есть передачей признака в результате обучения. Хорошо описан пример культурного наследования у японских макак с острова Косима. В 1953 году наблюдатели зарегистрировали случай, когда молодая самка по кличке Имо уронила облепленный песком батат (клубень) в воду и съела его уже чистым. Она установила связь между этими событиями и стала макать в воду и другие бататы. Часть ее сородичей (кроме тех, кто был старше этой самки по возрасту) «созвьяничала» и переняла эту привычку. Через какое-то время та же самка попробовала бросить в воду и рис и отделила его тем самым от песчинок. За время жизни одного поколения эти признаки распространились среди всех обезьян данной популяции! Несомненно, что распространение этого признака благодаря биологическому наследованию (как это наблюдается у енотов-полоскунов) потребовало бы чрезвычайно длительного срока.

В Англии несколько десятилетий назад были распространены молочные бутылки с крышечкой из жести. Торговцы молоком объезжали с утра дома своих заказчиков и оставляли у их дверей бутылки. Некоторые синицы научились расклеивать крышки молочных бутылок и съедать сливки. Вскоре такие случаи стали систематическими, и молокозаводам пришлось переходить на более плотные упаковки. Скорость распространения нового признака однозначно доказывает, что он наследовался культурно, как и наследуются песни у певчих воробьиных птиц, некоторые приемы охоты у хищных млекопитающих и ряд других признаков животных.

Хотя культурное наследование встречается у многих видов животных, человек является единственным видом, для которого оно стало основным. Лишенный многих

специфических приспособлений, человек эволюционировал благодаря своей способности к гибкому поведению, подстраивавшемуся к разнообразным условиям среды. По мере совершенствования механизма культурного наследования (происходившего на биологическом фундаменте) приспособленность индивида все больше определялась не тем, что он унаследовал биологически, а тем, чему он научился. Обратите внимание: биологическое наследование в типичном случае идет без наследования приобретенных признаков, а социальное, культурное — с их наследованием!

Примерно 40–50 тысяч лет назад направленная биологическая эволюция человека прекратилась, продолжилось лишь отсеивание существенно отклоняющихся от биологической нормы особей. Человек стал адаптироваться к среде культурно. Именно поэтому человек является **биосоциальным существом** — он имеет две природы: биологическую и социальную (культурно наследуемую).

Для обозначения единицы культурной передачи (по аналогии с термином «ген») английский эволюционист Ричард Докинз предложил слово «**мем**». Мемом является любая культурно передающаяся единица: способ поливать устрици лимонным соком, модное словечко, привычка прекращать работу Windows командой Alt+F4, а не Shut Down и т.д. (в том числе и умение расклеивать крышки молочных бутылок).

Развитие человечества можно попытаться описать «на языке» мемов. Впрочем, последовательное применение предложенного Докинзом подхода столкнулось со сложностями. Чтобы понять эти сложности, нужно учесть, что поэлементное описание сложных систем, состоящих из многих взаимодействующих частей, оказывается неэффективным. Так, несмотря на всю плодотворность понятия «ген», описать наследственность сколь-нибудь сложного организма как сумму его генов невозможно. Еще в 30-х годах XX века генетики пришли к выводу, что не отдельные гены, а весь генотип в целом определяют свойства организма (что не опровергает существования некоторых просто кодируемых признаков). Причина этого — во взаимодействии генов. Видимо, компоненты культуры тоже тесно взаимодействуют друг с другом, и «разложить» культуру на мемы не представляется возможным.

Сказанное не означает, что концепция мема бесполезна. Например, с ее помощью можно описывать феномен культурного обмена между двумя родственными видами: человеком разумным и человеком неандертальским. От тех времен, когда эти виды сосуществовали, нам остались отдельные памятники материальной культуры. При их описании можно выделять отдельные мемы, а потом регистрировать их передачу от вида к виду.

Некоторые из мемов, зарегистрированных у неандертальцев, распространены до сих пор. Так, неандертальский охотник, похороненный 60 000 лет назад в находящейся на территории Ирана пещере Шанидар, лежал на слое сосновых веток и был усыпан цветами. Венки с цветами на основе сосновых ветвей, которые мы приносим на похороны, имеют давнюю предысторию...

Возникшее пространство культурного наследования имеет свои особенности. Оно развилось как средство приспособления к меняющейся среде. Увы, наиболее распространены не те мемы, которые имеют наибольшую приспособительную ценность, а те, которые передаются легче всего из-за своей примитивности или прилипчивости. С этим связаны печальные феномены массовой культуры и одичания толпы. С другой стороны, мы можем влиять на свою культурную эволюцию (например, при правильной организации образования) намного больше, чем на биологическую.

«Нейрофизиолог Джеймс У. Прескотт провел потрясающий крос-культурный статистический анализ 400 доиндустриальных обществ и обнаружил, что там,

где детям сполна достается физическая ласка, люди склонны отвергать насилие. Даже общества, где не принято ласкать детей, порождают несклонных к насилию взрослых, если в них не подавляется подростковая сексуальность. Прескотт считает, что культуры, тяготеющие к насилию, состоят из индивидуумов, лишенных телесных удовольствий на протяжении двух критических периодов жизни: в детстве или в отрочестве. Там, где поощряются физические ласки, нет склонности к воровству, организованной религии и показной роскоши; там же, где к детям применяются физические наказания, в обычае рабовладение, частые убийства, пытки, нанесение увечий врагам; в таких обществах женщина признается низшим существом и бытует вера в одно или нескольких сверхъестественных существ, вмешивающихся в повседневную жизнь.

Мы недостаточно хорошо понимаем человеческое поведение, чтобы определенно говорить о механизмах, лежащих в основе этих отношений, однако мы можем о них догадываться. Прескотт пишет: «Вероятность того, что общество, которое поощряет ласки детей и терпимо относится к добрым половым отношениям, будет склонно к физическому насилию, составляет два процента. Шансы на то, что эта связь является случайной, составляют 1 к 125 000. Я не знаю других параметров, которые обладали бы столь высокой предсказательной силой». Дети очень нуждаются в физических ласках, подростками властно движет сексуальность. Если в юности они получают желаемое, то общество приобретает взрослых, не склонных поддерживать агрессию, территориальность, ритуалы и социальную иерархию (хотя по мере роста дети могут получить немалый опыт подобного рептильного поведения). Если Прескотт прав, в эпоху ядерного оружия и эффективных контрацептивов жестокое обращение с детьми и подавление сексуальности является преступлением против человечности. А пока что каждый из нас способен внести неоспоримый личный вклад в будущее мира, нежно обнимая своих детей» (Карл Саган, 2005).

6.20. (дополнение) Биологические особенности человека

На какие специальности медицинского института труднее всего попасть? На гинекологию, стоматологию и хирургию. Специалисты этих отраслей наиболее востребованы, так как обеспечивают функционирование систем, которые перестраивались на последних этапах биологической эволюции человека. Для интенсификации культурного наследования был необходим гибкий, перепрограммируемый мозг, а для его размещения — объемистый череп. Перестройки развития происходят в эволюции за счет действия регуляторов, тормозящих одни части развивающейся системы и ускоряющих другие. В ходе эволюции человека развитие лицевой части затормозилось, а мозговой — ускорилось. В лицевом черепе возникли диспропорции, в результате которых появился подбородок (анатомы и физиологи долго пытались установить функции этой части тела). Рост основания нижней челюсти оказался зарегулирован лучше и затормозился меньше, чем части, которая несет зубы! К сожалению, в результате этих перестроек развитие зубов оказалось в существенной степени разрегулировано, что привело к резкому возрастанию частоты их болезней. С увеличением размера головного мозга и черепа серьезно затруднились роды. Переход к прямохождению привел к тому, что таз, прикрывавший органы брюшной полости с боков, стал чащеобразным, поддерживающим их снизу. В результате выход из таза стал более узким, а роды — еще тяжелее. Вертикальное положение позвоночника привело к изменению действующих на него нагрузок. Частично их компенсируют изгибы

позвоночника, возникающие по мере развития опорной системы; но позвоночник все равно является источником многих проблем со здоровьем. Вероятно, ущемление тех или иных нервов зачастую является действительной причиной многих болезней.

Итак, человек «сделан» со многими недостатками. Их устранение затормозилось: носители биологических дефектов могут выживать и оставлять потомство благодаря культурным приспособлениям. Серьезной проблемой стало возрастание в результате успехов медицины числа носителей более или менее серьезных аномалий.

Необходимость продления периода восприимчивости к культурному наследию привела к задержке взросления человека и удлинению его детства. Человек не может рождаться с готовой структурой нейронных сетей головного мозга: он должен ее сформировать в ходе взаимодействия с окружающей средой и другими людьми. Естественно, в этом процессе очень важна и роль наследственной компоненты. Вероятно, те или иные наследственные задатки могут существенно менять способность мозга к обучению. Примером может быть синдром Тернера — генетическая аномалия, при которой больные имеют лишь одну половую хромосому (женскую) и развиваются, как низкорослые бесплодные женщины. Психическое развитие таких больных нормальное, но с характерным нарушением пространственного мышления. Нарушение функционирования мозга называется весьма специфическим!

Кстати, людям свойственна и еще одна удивительная биологическая особенность. Человек — единственное постоянно сексуальное животное. Размножение остальных животных тем или иным способом приурочено к определенному промежутку времени. Так, для млекопитающих характерен **эстральный репродуктивный цикл** самок. При нем в момент овуляции (выхода яйцеклетки), то есть тогда, когда самка способна забеременеть, происходит эструс (течка), сопровождающаяся отторжением эпителия матки и характерными выделениями. Эти внешние проявления служат сигналом для самцов, стимулируя борьбу за полового партнера и спаривание. Человеку свойственен **менструальный цикл**, при котором овуляция происходит скрытно, между менструациями. Вооруженные современным знанием люди высчитывают момент овуляции (например, с целью контрацепции) и просчитываются! Вопреки структуре ценностей современного общества, биологическая задача организма — оставить потомков. Менструальный цикл вынуждает самца (то есть мужчину) регулярно вступать в сексуальные отношения с самкой (женщиной), «ловя» момент, когда она способна забеременеть. Значит, он должен постоянно жить с ней!

Сейчас трудно определенно сказать, на каком этапе эволюции человека возник этот признак, но ясна его тесная связь с созданием относительно устойчивой семьи — социальной структуры, создающей благоприятные условия для культурного наследования.

Раз самец заботится о потомках женщины, с которой он живет вместе, он должен обеспечить, чтобы это были его потомки (выращивающие чужих детей мужчины оставляют меньше своих потомков и исчезают из популяции). Значит, он должен предотвратить ее связь с другими мужчинами! Для женщины супружеская измена биологически допустима, ведь она в любом случае будет воспитывать своего ребенка. Если посторонний отец ребенка жизнеспособнее постоянного сожителя, это лишь повысит шансы ребенка на выживание. Да и для мужчины связь на стороне вполне приемлема. Его биологические затраты на ребенка невелики (не то что у женщины!). Если кроме детей, выращиваемых с постоянной партнершей, он будет иметь потомство «на стороне», его вклад в грядущие поколения только возрастет. Именно поэтому в обществах, где доминируют мужчины, устойчив двойной моральный стандарт: измена женщины это низость, а мужчины — шалость или доблесть.

6.21. (дополнение) Основные этапы антропогенеза

Наше семейство относится к отряду Приматы, включающему более 200 современных видов. Самые древние известные нам несомненные представители нашего отряда обитали 55 млн. лет назад, но их история прослеживается и в более раннее время. Более 30 млн. лет назад в Северной Африке обитал **египтопитек** (*Aegyptopithecus*) — возможный общий предок африканских обезьян и человека. Это было некрупное древесное животное.

Гоминиоды (представители надсемейства *Hominioidea*, человекоподобных, объединяющего людей и гibbonов) появились около 23 млн. лет назад; их первым известным нам представителем является **проконсул** (*Proconsul*), африканская древесная обезьяна. Ветвь, идущая к гibbonам, разделилась с семейством **Люди** (*Hominidae*) 20 млн. лет назад. Дальнейшие интересные нас события происходили уже внутри нашего семейства. Все основные события, относящиеся к становлению нашего рода и вида, происходили в Африке.

Ветвь, идущая к orangутанам, отделилась от нашей около 14 млн. лет, к гориллам — 10 млн. лет назад, а к шимпанзе — всего 5-6 млн. лет назад. Возможно, одними из первых представителей нашей линии после ее разделения с линией шимпанзе были **сахелантропус** (*Sahelanthropus*) и **оррорин** (*Orrorin*), обитавшие около 6 млн. лет назад. На роль нашего предка из известных видов наиболее подходит **ардипитек** (*Ardipithecus*), живший 4,4 млн. лет назад. Это было некрупное животное, которое, по всей видимости, передвигалось на двух ногах, хотя населяло леса, а не открытые пространства. Ардипитек был предком довольно многочисленного рода **Австралопитек** (*Australopithecus*, переводится как «южная обезьяна»), появившегося более 4 млн. лет назад и населявшего африканские саванны, где в полной мере проявились преимущества двуногого перемещения (рис. 6.17.1). Те из австралопитеков, которые, вероятно всего, были нашими предками, имели объем мозговой коробки (позволяющий судить об объеме мозга) около 430-450 см³ (у шимпанзе — около 400 см³, а у современного человека — в среднем 1300 см³).

Крупных потомков австралопитеков, способных поедать жесткую растительную пищу благодаря мощным челюстям, относят к роду **Парантроп** (*Paranthropus*, переводится как «находящийся рядом с человеком») а более мелких, не специализированных на каком-то виде пищи или определенном способе ее добывания — к роду **Человек** (*Homo*). В течение определенного времени эти два рода развивались параллельно, что, в частности, проявлялось и в увеличении объема мозга, и в усложнении используемых орудий. Особенностями нашего рода является изготовление каменных орудий (парантропы использовали только кость) и более крупный мозг — обычно, хотя и с некоторыми исключениями, превышающий 600 см³. Впрочем, каменные орудия свойственны не только человеку: недавно в Африке были найдены способные использовать каменные орудия шимпанзе!

Примерно 2,4 млн. лет назад в Африке появились первые представители рода Человек. Их относят к виду *H. habilis* — **Человек умелый**. Это были некрупные существа, ростом около полутора метров, с объемом мозга 670 см³, которые использовали грубые галечные орудия. Одновременно с этим видом существовал несколько более крупный (и относительно плосколицый) *H. rudolfensis* (около 2 млн. лет, 770 см³), остатки которого были впервые найдены возле озера Рудольф. Человек умелый исчез около 1,5 млн. лет назад, оставив перспективных потомков. Прежде всего, это *H. ergaster* — **Человек рабочий** (1,9-1,6 млн. лет, 880 см³). Этот вид имел существенно более крупные размеры, чем его предшественники (примерно как у современного человека), изготавливал сложные каменные рубила и существенно увеличил долю мясной пищи в своем рационе (благодаря охоте и сбору падали). Вероятно, именно этот вид начал использовать огонь. Эволюционный скачок, вызванный появлением эргастера, был столь существенным, что

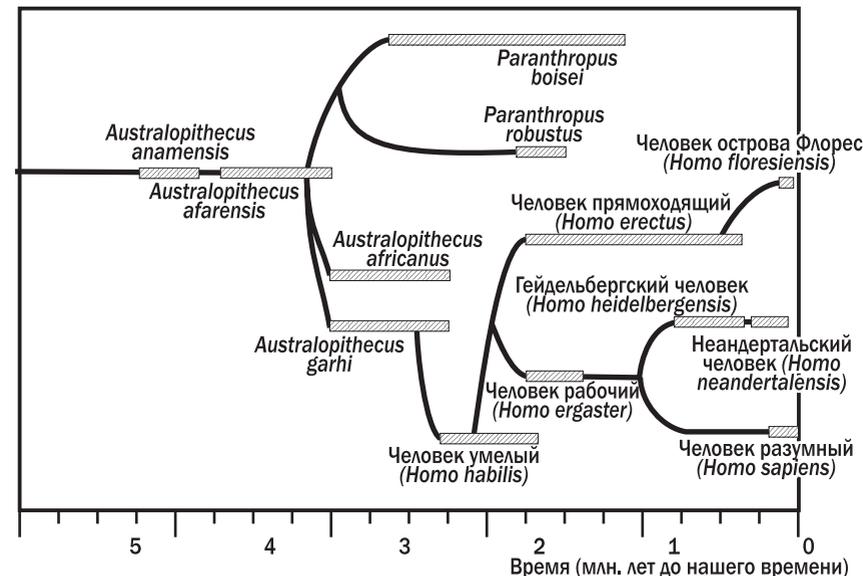


Рис. 6.17.1. Генеалогия наших ближайших родственников по современным представлениям. По мере накопления новых данных эта схема может быть откорректирована, однако некоторые ее существенные особенности (например, существование разных ветвей эволюции людей и многих видов, относящихся к этой группе) можно считать твердо установленными. Жирные линии показывают промежуточные истории видов людей, задокументированные по известным ископаемым остаткам. Обратите внимание: здесь показаны не все виды людей!

некоторые ученые считают более правильным относить два предшествующих вида к роду Австралопитек, а историю нашего рода начинать именно с *H. ergaster*.

С этого этапа начинается также расселение людей за пределы Африки. На территории Грузии найдены остатки *H. georgicus* возрастом 1,8 млн. лет, находившегося на промежуточном между *H. habilis* и *H. ergaster* уровне развития (мозг 600-680 см³, рост 1,5 м, грубые каменные орудия). Зато 1,6 млн. лет *H. ergaster* преобразовался в другой вид, *H. erectus* — **Человек прямоходящий**. Возникнув в Африке, этот вид заселил Южную Азию.

Представитель *H. erectus* с острова Ява был в свое время описан под названием «*Pithecanthropus*» — «обезьяночеловек». Когда-то его представляли себе как согнутое уродливое существо, более похожее на обезьяну, чем на человека. Сейчас ясно, что этот вид выглядел вполне по-человечьи, отличаясь низким лбом (объем мозга 900-1100 см³), крупными надбровными дугами и скошенным назад подбородком. Этот вид существовал более полутора миллионов лет (1,6 млн. — 50 тыс. лет назад) и заселил огромные территории. Более того, как показали недавние находки, «питекантроп» даже освоил мореплавание. На индонезийском острове Флорес найдены остатки карликового вида человека, *H. floresiensis*, который, по всей видимости, является потомком *H. erectus* и существовал там в промежутке от 95 до 13 тыс. лет тому назад. Чтобы попасть в Индонезию, он или его предки должны были преодолеть значительные морские просторы. **Человек**

острова Флорес был очень мал ростом (около 1 м, как трехлетний ребенок), и, вероятно, океан пересек именно *H. erectus*. Малый размер мозга (380 см³) не мешал людям острова Флорес использовать огонь, изготавливать каменные орудия и охотиться на некрупных слонов.

Около 1 млн. лет назад в Африке от *H. erectus* возник *H. antecessor* — **Человек предшествующий** (мозг — 1000 см³). Этот вид заселил Южную Европу и жил там около 800 тыс. лет назад. Возможно, именно от этого вида в Африке возник *H. heidelbergensis* — **Гейдельбергский человек**, который затем широко расселился по Европе. Одна из технологических новинок человека этого вида — метательные деревянные копьё с заточенным концом. Внешне эти люди весьма походили на нас, отличаясь лишь слабым подбородочным выступом и рядом малозаметных особенностей строения. Около 200 тыс. лет назад от гейдельбергских людей произошел **Неандертальский человек** — *H. neanderthalensis*.

Неандертальские люди существовали в Европе и Западной Азии в промежутке 200–28 тыс. лет назад, в том числе в эпохи оледенений. Это были коренастые, физически весьма сильные и выносливые люди с объемом мозга таким же, как у нашего вида, или даже более крупным. Они делали сложные орудия, хоронили своих мертвецов и, возможно, даже имели некоторые зачатки искусства. Исследование генетического материала (митохондриальной ДНК) из остатков неандертальцев показало, что это не подвид нашего вида, а другой вид, развивавшийся параллельно с нашим (и сосуществовавший с ним значительное время). Впрочем, дискуссия о возможности скрещивания между неандертальцами и нашим видом продолжается. В 2006 году при изучении хромосомных генов были получены и косвенные свидетельства того, что такое скрещивание имело место, и новые доказательства генетической изолированности этих видов. Так или иначе, пути нашего вида и неандертальцев разошлись более полумиллиона лет назад. Вымирание неандертальцев связано с исчезновением мамонтовой фауны в конце последнего оледенения, а возможно, явилось также результатом конкурентного вытеснения со стороны нашего вида.

Самая древняя находка представителя *H. sapiens* (**человека разумного**) имеет возраст 195 тысяч лет. Этот так называемый череп Омо I (раньше его возраст считали несколько меньшим). Наш вид возник в Африке около 200 000 лет назад. Примерно три четверти нашей истории прошли в Африке. Около 60 тысяч лет назад в результате каких-то событий наш вид чуть не вымер: все последующие люди являются потомками небольшой группы, возможно, насчитывавшей всего несколько десятков особей. Преодолев этот кризис, наш вид начал расселяться по Африке и Евразии. От других видов нашего рода наш вид отличается более стройным телосложением, более высокой скоростью размножения, более высокой агрессивностью и, конечно, самым сложным и гибким поведением. Древних африканских представителей нашего вида относят к подвиду *H. sapiens idaltu*; более поздних, возникших в Африке и расселившихся по всему миру, — *H. s. sapiens*. Представитель последнего подвиды, населявших Европу в последние 40 тысяч лет, принято называть **кроманьонцами**. После возникновения современного подвиды человека его эволюция происходила в основном благодаря культурному, а не биологическому наследованию.

На протяжении большей части истории нашего семейства на Земле одновременно обитало несколько видов людей, и лишь в последнее время остался единственный вид — наш. Вероятно, развитие нашего рода проходило по одной схеме: в небольших популяциях формируются новые виды, которые затем широко расселяются по планете. Поскольку люди имеют чрезвычайно широкую экологическую нишу, совместное обитание двух и большего количества их видов на одной территории противоречит правилу конкурентного исключения Гаузе. В этих условиях неизбежно должен был остаться один вид.

Можно предположить, что успешно разделить экологическую нишу с *H. sapiens* смог бы только один вид — *H. floresiensis*. Островная жизнь сделала этот вид весьма мелким, а его экологическую нишу — достаточно отличающейся от нашей. Увы, местообитания *H. floresiensis* были уничтожены в ходе извержения вулкана (узкоареальные виды критично зависят от сохранности своих местообитаний).

6.22. (дополнение) Нужно ли бояться ГМ-продуктов?

Одной из тем, вызывающих значительное внимание природоохранных организаций и профанных экологов, является тема трансгенных или генетически модифицированных (ГМ) организмов, а также произведенных из них продуктов питания.

Вводя категорию ГМ-организмов, мы объединяем их не на основании общих свойств, а по признаку использования определенного метода для их получения — переноса генетической информации от одного вида к другому на стадии получения первоначального материала для дальнейшей селекции. Примеры ГМ-организмов:

- помидоры, которые могут храниться несколько месяцев при температуре 12 градусов, а затем быстро созревать, если их поместить в тепло (оптимальны для производства кетчупов);
- так называемый золотой рис, обогащенный каротином, предназначенный для борьбы с авитаминозом в бедных странах;
- соя, устойчивая к раундапу (пестициду, обработка которым полей гарантированно уничтожит сорняки);
- соя, аминокислотный состав белков (и их питательная ценность) которой приближен к животным продуктам;
- картофель, накапливающий токсин почвенной бактерии, губительный для колорадского жука, но безвредный для человека;
- устойчивые к болезням, засухам, заморозкам, засолению почв растительные культуры (как пищевые, так и технические, например хлопок);

Сейчас в продаже находятся колбасы, паштеты, шоколад, соусы, чипсы, газированные напитки и другие продукты, содержащие трансгенные белки и ДНК. В ряде случаев сами производители не могут знать всех особенностей сырья, которое используют. Впрочем, прояснить ситуацию позволяет экспертиза, определяющая наличие в продукте последовательностей ДНК, характерных для используемых в ГМИ-процедуре средств переноса новой информации в геном изменяемого вида.

Первое трансгенное растение было выращено в 1983 году, а в 1992-м началось использование ГМ-организмов в сельском хозяйстве (в Китае). Рост аграрного сектора в США и попытки поставлять дешевую ГМ-продукцию в Европу породили мощное общественное движение, направленное как против американской экономической экспансии, так и против самой технологии (протесты антиглобалистов частично связаны с тем, что к созданию ГМ-организмов имеют отношение транснациональные корпорации). Выиграв одно из сражений в России, противники ГМ проиграли более важное в Западной Европе, куда поставки сельскохозяйственной ГМ-продукции после длительного запрета все же разрешили. Тем не менее агитация добилась определенного успеха. Затруднения в сбыте ГМ-продукции притормозили рост ее производства, хотя США, Канада, Аргентина, Бразилия, Индия и Китай по-прежнему наращивают обороты.

Из-за острого накала споров бывает непросто оценить выдвигаемые сторонами аргументы. Типичная тактика противников ГМ-продуктов такова: какое-то неблагоприятное свойство определенной пищи исследуется не на естественном образце, а на трансгенном. Например, белки бразильского ореха могут вызывать аллергию. Если эти

белки перенести в сою, возможность аллергической реакции на них сохранится. Зарегистрированный случай такой реакции — один из широко используемых аргументов за запрещение ГМ-процедуры. Впрочем, алергенные свойства данных белков сохраняются и при использовании естественных орехов в салате, но почему-то требование запретить приготовление салатов не встречает поддержки активистов. Вероятно, самые известные эксперименты, основанные на этой сомнительной логике, провел в 1998 году Арпад Пустаи (Arpad Pusztai), сотрудник института Роузетт в Абердине (Великобритания). Он скармливал крысам лектин (токсин, содержащийся как в трансгенном, так и в обычном картофеле) и зарегистрировал неблагоприятные последствия для либидо фитогормоны (экспертиза показала, что опыты Пустаи не давали возможности для сравнения естественного и модифицированного картофеля).

Одна из недавних новостей сообщает, что содержащиеся в ГМ-сое фитогормоны провоцируют импотенцию. Чтобы всерьез говорить об этом выводе, его следует перепроверить, а в контексте дискуссии о ГМ-продуктах — оценить, связано ли зарегистрированное воздействие с последствиями ГМ-процедуры (неблагоприятные для либидо фитогормоны могут содержаться и в натуральной сое). Однако наверняка для большинства населения скороспелой сенсации вполне достаточно, чтобы перестать покупать не только сою, но и любые другие ГМ-продукты. Помните, как в обеспеченной семье после визита бедных родственников исчезли ложки? «Ложки нашлись, а осадок остался...»

В любом случае, заметный ущерб здоровью, вызванный потреблением ГМ-продуктов, пока не зарегистрирован. Граждане США, умеющие выбивать астрономические компенсации из фирм, не предупредивших, что выливание на себя горячего кофе может привести к ожогу, за десять лет интенсивного поглощения трансгенной пищи не нашли повода предъявить иски ее производителям.

Возможность распространения генов ГМ-организмов в результате естественных процессов, похоже, не выдумана: она зарегистрирована в нескольких вполне корректных исследованиях. А вот в оценке этого факта противники и сторонники ГМ-продуктов очень отличаются. Первые говорят об экологической катастрофе. Вторые же указывают, что горизонтальный перенос генетического материала (в частности, благодаря вирусам, которые используют и генетические инженеры) шел в природе испокон веку и никакой катастрофы не вызвал.

Кроме достоинств и недостатков ГМ-технологии следует вспомнить и о прилипших к ней мифах. Рассмотрим только один пример из многих возможных.

«Помните, что получается от скрещивания ежа со змеей? Колючая проволока. А вот томаты, которым прививаются гены глубоководных акул, остаются помидорами, но приобретают способность храниться при комнатной температуре более полугода и не портиться. <...> В конце концов, прежде чем проглотить пищу, человек имеет право знать, не содержит ли она гены скорпиона или глубоководной акулы?» (Г. Шишкин).

Эту же тему развили в эфире радиостанции «Маяк» член президиума АМН России Т.Б. Дмитриева и директор Центра политики управления риском генной инженерии живых организмов А.Г. Голиков.

Дмитриева: «...мы говорили о помидоре, который может пролежать полгода. Добавили один ген от североатлантической то ли сельди, то ли что-то в этом духе».

Голиков: «Вы имеете в виду, очевидно, ген камбалы. Это один из самых старых мифов и фокусов. Томата с геном камбалы никогда не существовало. Стали думать, почему глубоководная камбала устойчива к холоду. Выяснилось, что у нее есть криобелки, и два фирмача (причем это все происходило на каком-то приеме за

коктейлем) завели между собой разговор о том, что если получить эти криобелки в помидоре, тогда ведь и он станет морозоустойчивым... Это действительно анекдот, а из томата с отложенным созреванием просто выкинули ген, который отвечает за созревание. Вот и все».

Что же заставляет сторонников ГМ преодолевать ожесточенное сопротивление? С одной стороны, конечно, прибыли. Но и их противники не забывают о бизнесе. Парадоксом стало то, что на постсоветском пространстве на конференциях, требующих запрета ГМ-организмов, так называемые «экологи» («зеленые») соседствуют с производителями ядохимикатов. В отличие от гипотетического вреда от трансгенных организмов вред от пестицидов доказан многократно и весьма убедительно. К примеру, дискутируя о допустимости распространения трансгенного картофеля, устойчивого к колорадскому жуку, следует учитывать, помимо остального, ущерб от химических средств борьбы с вредителями. Центр «Биоинженерия» РАН предложил премию в 10 тысяч долларов тому, кто предоставит обоснованные данные о вреде, который устойчивый к колорадскому жуку картофель наносит здоровью человека. Премия не востребована. Однако что будет с бизнесом производителей ядов против колорадского жука, если этот картофель пойдет в дело?

С другой стороны, кроме сиюминутной конъюнктуры есть весомые стратегические соображения, заставляющие переходить на ГМ-сорта. Их продуктивность на 15–25% выше, чем традиционных, для их выращивания требуется гораздо меньше ядохимикатов и удобрений, менее ресурсорасточительные агротехнологии. Эксперты ООН не видят возможности удовлетворить потребность в пище населения Земли, которое в ближайшие десятилетия увеличится на несколько миллиардов. Развитие же и внедрение ГМ-технологий может прокормить все новые рты до того момента, когда темпы прироста населения снизятся в силу естественных причин. Одна из важных для голодающих стран технологий — внедрение в растительные белки незаменимых аминокислот, характерных для животной пищи. Это не только сохранит жизни множество голодающих, но и избавит их от алиментарного маразма (ослабления умственных способностей, вызванного неполноценной пищей).

Человечество стоит перед печальным фактом. Его численность намного выше той, существование которой может быть обеспечено «естественными» технологиями. Призыв «назад, к образу жизни наших прадедов» необходимо дополнять конкретными рекомендациями, что именно делать с теми, кому не хватит ресурсов. Пока таких рекомендаций нет, мечты о простой и естественной жизни остаются утопией.

Как показывают опросы общественного мнения, значительная часть населения не знает, что такое генетически модифицированные организмы, и тем не менее считает, что ГМ-продукты опасны — хотя бы тем, что содержат чужие для человека гены.

Но чужие для человека гены содержит вся пища. Как и остальные животные, мы можем питаться только другими организмами или их остатками, практически неизбежно содержащими ДНК. Скажем хлеб — это продукт переработки семян растений (содержащих ДНК) одноклеточными грибами (клетки которых содержат свою ДНК). Тесто месят на воде, содержащей живые или убитые микроорганизмы, а значит, и их ДНК. В хлеб можно добавить и другие ДНК-содержащие продукты (яйца, специи), намазать его содержащим фрагменты ДНК коровы маслом и положить на него содержащую ДНК рыб икру...

Клетка не является средой, в которой можно запустить любую чужеродную генетическую информацию. Обыгранный в «Парке юрского периода» способ получения динозавра в результате переноса его ДНК в яйцеклетку жабы является полностью неправдоподобным. В результате такой процедуры получится лишь яйцеклетка жабы с разрушенным наследственным аппаратом. При ходе генетической модификации организмов или лечения генных болезней приходится решать две непростые проблемы: как доставить необходимую ДНК в ядро и как заставить ее там заработать.

Так что же, имеет ли человек право знать, что он ест? Конечно, да. Но также он имеет право на правильное понимание этого знания. Что знает обыватель об измененных организмах? Что они чем-то опасны. Что против них протестуют. Что об их содержании особо предупреждают (вредные, наверно). Что ученые, как всегда, говорят что-то непонятное. Нет, все-таки страшно!

Первые демократии, в которых становилась форма управления обществом, ныне признанная оптимальной, имели серьезный избирательный ценз. Например, правом голоса в них мог обладать только свободный взрослый мужчина, владеющий определенной собственностью. Кроме понятных причин, связанных со стремлением господствующего класса сохранить власть, здесь проявлялась и достаточно здравая идея. На принятие решений по выносившимся на демократическую процедуру вопросам могли влиять только те люди, от которых следовало ожидать наличия собственного мнения. Мнение безграмотного раба или девушки, никогда не выходящей за пределы женской половины дома, не учитывалось — оно не было самостоятельным. Считать по принципу «голос на голос» можно лишь сравнимые и независимые голоса!

Мы живем во время тотальной грамотности и потенциальной возможности внутренней свободы, распространяющейся на всех членов общества. Какой бы то ни было избирательный ценз сейчас бессмысленен и невозможен. Но как учитывать разницу в степени независимости точек зрения разных людей? Обладающий достаточной культурой человек не станет навязывать свое мнение в области, в которой он не разбирается, но все ли люди таковы? Стремительно совершенствующиеся технологии рекламы, пиара, агитации, пропаганды, общественных кампаний и прочих форм промывания мозгов лишь уменьшают долю мнений, которые могут считаться самостоятельными. С одной стороны, вопрос, что следует употреблять в пищу, — самый демократичный, требующий учета мнения всех членов общества. С другой стороны, какова цена мнения человека, который не знает, что такое генетически модифицированные продукты, но убежден, что они вредны?

6.23. (дополнение) Принципы рациональной природоохранной этики

Если не я для себя, то кто для меня? Если я только для себя, то что я? Если не теперь, то когда же?
Рабби Гилмель

Когда предмет этики расширит свои границы и включит в себя наряду с ценностями, произведенными человеком, ценности, создаваемые окружающей средой, тогда мы на самом деле сможем стать оптимистами относительно будущего человечества.
Юджин Одум

Человечество находится на крутом повороте своей истории. Каждый из нас в некоторой степени участвует в выборе его дальнейшей траектории развития. Каждому из нас понятно, что будущее, где существует свободное и счастливое человечество и стабильная биосфера, намного лучше будущего, где произошел коллапс цивилизации в

разрушенной среде. Намного менее понятно, как каждому из нас следует действовать, чтобы способствовать первому варианту развития событий и противодействовать второму. Необходимо изменить принципы принятия нами решений, которые касаются среды нашего обитания, и с биосферы в целом, и отдельных организмов или ресурсов. Эти решения должны касаться и нашей повседневной жизни, и нашей активности как граждан (при выборе стратегии развития государства) или специалистов (в профессиональной деятельности).

Понятно, что было бы хорошо вернуть биосферу к ее «первозданному» состоянию или хотя бы законсервировать в нынешнем состоянии все ее сохранившиеся элементы: все естественные экосистемы, все разнообразие видов, все неповторимые организмы, все нерастроченные ресурсы. Увы, такое пожелание является утопией. Человечество продолжает расти и требует значительных ресурсов для поддержания своего существования. Резкое сокращение численности нашего вида в результате тех или иных катастроф приведет не к сохранению среды, а к ее разрушению. В лучшем случае мы сможем сохранить лишь что-то, а чем-то нам придется пожертвовать. Как определить, что отдельные люди и человечество в целом должны охранять (ценой более или менее существенных затрат и жертв), а что они могут преобразовывать и использовать?

Выбором является любое действие человека. На результат выбора влияют три группы факторов: биологические, этические и рациональные. Биологические основы нашего поведения закладывались еще тогда, когда наш вид или предшествовавшие ему виды не могли существенно изменять среду своего обитания. Несмотря на быстрый рост численности населения и его возможностей по преобразованию среды, биологическая природа человека остается относительно неизменной. Этические факторы обусловлены культурно. В основных чертах они определялись в эпоху, когда человечество было раздроблено на локальные группы, ожесточенно конкурировавшие друг с другом за ресурсы. Третья группа факторов связана с разумом, который позволяет предвидеть некоторые последствия совершаемых человеком выборов. Рациональная часть нашего поведения оказывается наиболее изменяемой, и адаптация к меняющимся условиям среды происходит в основном благодаря ней.

Мы не можем изменить биологическую основу нашего поведения, но можем влиять на его культурно обусловленные механизмы. Развивая способность к разумному предвидению (совершенствуя методы прогнозирования, моделирования и науку в целом), мы должны изменять и нашу этику — систему ценностей и правил, определяющих наш способ действий. Человечество придет к желаемому состоянию тогда, когда подавляющее большинство людей будет считать моральными те действия, которые ведут к этому состоянию, и аморальными — препятствующие такому развитию.

В современном языке понятия этики и морали близки, и часто оказываются взаимозаменяемыми. Нам ближе та точка зрения, которая различает эти понятия. Итак, этика — это наука о морали, ее фундаментальные основы.

Мораль (от лат. *moralis* — нравственный) — совокупность культурно обусловленных норм, определяющих, какие действия являются общественно одобряемыми, должными, правильными. Мораль определяет не только отношения между людьми (субъект-субъектные отношения) но и распространяется на действия субъектов относительно объектов. Если мы признаем, что какие-то действия в отношении природных объектов являются правильными, а какие-то — нет, мы применяем к ним моральные оценки. Эти оценки должны базироваться на каком-то фундаменте, определяемом этикой.

Термин «этика» (греч. *ethos* — обычай, характер) введен Аристотелем для характеристики свойств человека, определяющих его добродетели. **Этика** задает структуру ценностей, идеалы, базовые устремления, на которых основаны моральные нормы. Принципы, описывающие взаимодействие отдельных людей и человечества в целом с биосферой, тоже относятся к сфере этики. Эту ее часть можно назвать **природоохранной этикой**. Зачастую в этом смысле используется понятие «экологическая этика», однако оно, во-первых, менее корректно, а во-вторых, оказалось тесно связанным с определенным кругом идей.

Обеспечить выживание человечества природоохранная этика сможет только в том случае, если она будет соответствовать нашей биологической природе и опираться на наш разум. Мы должны отчетливо понимать, что и почему мы должны охранять, и ради чего нам придется идти на самоограничения. Эти самоограничения должны быть приемлемыми для нашей биологической сущности.

Может ли эффективная природоохранная этика быть построена на каких-то принципиально новых для человечества принципах? Вероятно, нет, ведь в этом случае она не будет соответствовать нашей природе. Может ли она быть произвольной, зависящей от прихоти («мы будем заботиться о больших пандах, поскольку они миленькие, и не будем охранять других медведей, потому что они менее симпатичные»)? Нет, такой подход сделает наши действия нерациональными и не позволит в полной мере использовать наш разум. Значит, для ее построения необходимо понять, какие причины могут делать для нас объект ценным с точки зрения его охраны, выбрать достаточный, но избыточный комплекс причин и научиться его аргументированно оценивать.

Все возможные основания для охраны того или иного объекта могут быть разделены на две группы причин: связанные с пользой (утилитарные) и связанные с долгом (этические). Выражением утилитарных причин является **экономическая стоимость**, действительная или потенциальная; выражением этических — **этическая ценность**. Рассмотрим простой пример. Почему нужно охранять осетровых рыб? Аргументы, связанные с пользой, могут быть такими: потому что осетры дают полезную и деликатесную пищу; потому что торговля черной икрой и осетриной может пополнять бюджет; потому что осетры важны для саморегуляции водоемов; потому что в будущем из них могут быть получены какие-нибудь ценные лекарства и т.д. А еще потому, что осетры — удивительная группа рыб, без которой фауна Земного шара обеднеет; они — живые и им можно сочувствовать; сейчас — критический момент в их истории, и если сохранить их сейчас, эта группа сможет существовать и в необозримом будущем. Вторая группа объяснений касается ценности, уникальности возможных объектов охраны. Апеллирующие к пользе (стоимости) и ценности объяснения несводимы друг к другу. Значит, основания для охраны природы можно разделить на три группы: утилитарные (ориентированные преимущественно на стоимость в той или иной ее форме), натуроцентричные (ориентированные преимущественно на этическую ценность) и комплексные (учитывающие и то, и другое). Рассмотрим их подробнее.

Утилитаризм (антропоцентризм). Этическая составляющая в утилитарных концепциях достаточно проста: этично то, что полезно человеку. Если какой-то ресурс можно потратить с пользой, нехорошо тратить его без пользы. Если потребляя ресурс не слишком быстро, мы сможем в сумме потратить его больше, то торопиться не следует. Утилитаризм по своей природе ориентирован на получение пользы самим человеком. Одной из его форм является **концепция рационального использования природных ресурсов**, распространенная в странах бывшего СССР. К сожалению, имеющийся опыт

применения утилитаристского подхода систематически приводил к потере природных объектов, которые оценивались как бесполезные. Чтобы полностью оценить пользу от определенного объекта, нужно владеть полным знанием обо всех взаимосвязях всех объектов, что недостижимо. Стремление к выгоде, характерное для утилитарного подхода к среде нашего обитания, противоречит нашему естественному (биологически предопределенному) восприятию естественной среды как независимой от нас ценности. И человек, и общество, которые стремятся исключительно к собственной выгоде, воспринимаются нами как морально ущербные. К сожалению, утилитарный взгляд на мир приводит к характерному сужению сознания, когда то, что не выгодно, становится неинтересным. Экологический кризис современности — в существенной степени следствие утилитаристского отношения к охране природы. Из сказанного не вытекает, что не следует учитывать возможную пользу от естественных ресурсов, но, с нашей точки зрения, необходимо признать ограниченность такого подхода.

Тем не менее, утилитарный подход стал для большинства наших сограждан вполне привычным. Он до сих пор является преобладающим в учебной литературе и активно используется в обучении при объяснении практической и хозяйственной ценности тех или иных живых организмов. Школьный учебник пишет:

«Животные — это источник пищи для человека, а также сырья для промышленности» (Ю.Г. Вервес и др., 1997).

Отклоняясь от темы, заметим, что изучение зоологии станет для школьников увлекательным, когда они начнут изучать животных не как что-то полезное, а как наших удивительных родственников, вызывающих живой интерес и сочувствие вне соображений практической выгоды.

Натуроцентризм. Противоположностью утилитаризму является натуроцентризм, ставящий интересы «дикой природы» выше интересов человека. Известный пропагандист «экологической этики» В.Е. Борейко называет следующие причины для охраны природы:

Охрана дикой природы — действие хорошее само по себе и является актом благотворения; дикая природа обладает внутренней ценностью и интересами и не нуждается в оправдании со стороны; она — попираемое меньшинство и обладает естественными правами на свободу и существование; она является иным по отношению к человеку и священным пространством; она является общемировым и межвидовым наследием; она создана Богом; не только люди, но и дикая природа подлежат спасению; всякая жизнь — священна; непристойно извлекать выгоду из страданий других существ; защита дикой природы есть выражение нашей любви, уважения, восхищения, почитания и благоговения; она (защита) является актом благотворения и покровительства и Божеским делом; это выражение нашей эмпатии, жалости, сострадания, великодушия, доброты и благодарности; это защита независимого государства; это наш долг, обязанность и моральная ответственность; она важна с точки зрения справедливости; является защитой абсолютной красоты или добра и искуплением грехопадения человека; человеку должно быть стыдно за уничтожение дикой природы (изложено по В.Е. Борейко, 2004).

Приведенный список причин весьма показателен. Значительная часть из них — просто повторение в различной форме того вывода, который, собственно, и нуждается в обосновании. Для человека, не разделяющего эти убеждения, такая констатация

не будет иметь силу аргумента. Еще одна группа приводимых доводов апеллирует к божественной воле. Люди с различными религиозными воззрениями, а также те, кто свободен от них, не смогут использовать аргументы, основанные на том или ином священном завете, как общеубедительные. Наконец, некоторые из перечисленных аргументов основаны на перенесении на природные объекты идей, вырванных из иного контекста: права, независимого государства, политического меньшинства, религиозного спасения.

«...для того, чтобы политики больше обращали внимание на охрану природы, нужно дать право избирать, для начала, хотя бы животным (представителям хордовых), как наиболее разумным и чувствующим, после человека, существам на Земле» (В.Е. Борейко, 2006).

По Борейко, разнообразные хордовые, от ланцетников до обезьян, передают свое «право голоса» на выборах государственной власти людей таким природоохранникам, как он сам, и эти представители прав животной жизни обеспечивают действие государств в общих (а не только человеческих) интересах. Возможно ли это? Нереалистичность природоохранных требований неизбежно приведет к тому, что люди (повинуясь своей биологической природе) отдадут предпочтение собственным интересам и вовсе откажутся от охраны природы. Это не останавливает натуроцентристов.

«Сторонников экологической этики часто критикуют, что большинство их предложений неосуществимо. <...> Не следует забывать, что «вынужденное» и «этическое» отнюдь не синонимы. Этика — это наука о должном, а не о сущем» (В.Е. Борейко, 2004).

Призывать человека к тому, что противоречит его природе, — способ вызвать психический конфликт, который приведет к отказу от ценностей, обуславливающих такие требования. Попытка требовать от людей действий, которые противоречат их природе, обречена на неудачу. Невыполнимые требования приводят к необходимости клеймить «отступников» за их несоответствие высоким требованиям; реальные интересы охраны природы отходят при этом на задний план и, в конечном счете, попросту забываются.

«Главный источник экологического кризиса — моральная распушенность» (В.Е. Борейко, 2004).

С нашей точки зрения, причина кризиса в том, что стремительно эволюционирующее человечество уже перешло на новый уровень численности и технологических возможностей, и связанная с этим смена условий существования должна привести к смене отношений с окружающей средой.

Даже если отказаться от невыполнимых требований натуроцентризма, считая их пропагандистскими, следует признать, что он не годится в качестве основы для природоохранной деятельности. Натуроцентризм рассматривает каждый объект «дикой природы» как абсолютную ценность. Абсолютные ценности невозможно сравнивать, а деятельность по охране природы требует их сравнения. Для сохранения каких видов и популяций следует приложить основные усилия? Какие потери естественных биосистем следует считать допустимыми? В условиях меняющегося мира и разрушающихся экосистем на сохранение каких объектов следует направить основные усилия? Утилитарный подход не знает таких затруднений: в нем можно оценить пользу (стоимость ресурса) в сравнимых единицах и сделать соответствующий выбор. Итак, натуроцентризм ир-

рационален в своих принципах, противоречит биологической природе человека и не может быть основой для повседневной природоохранной деятельности.

Комплексные концепции. После Конференции ООН по охране окружающей среды и развитию (Рио-де-Жанейро, 1992 г.) широкое распространение получила **концепция устойчивого развития**. Это компромисс между эгоизмом утилитаризма и неконструктивностью натуроцентризма. Устойчивое (более корректный перевод — восстанавливающее, поддерживающее) развитие — это удовлетворение возможностей и потенциальной свободе, в качестве и этичности их жизни.

В идее устойчивого развития заложена ссылка именно на ту ценность, которая может ограничить наш эгоизм, — заботу о будущих поколениях. Наша биологическая природа, как и природа любого другого вида существ, создана в результате оптимизации двух тесно связанных задач — нашего выживания и оставления нами успешного потомства.

Абсолютная и относительная этика. Возможность оценки этичности (или неэтичности) какого-либо действия возникает в той ситуации, когда существует возможность выбора. Например, бессмысленно определять, этично или неэтично то, что человек является животным, — у нас нет иного выбора, как быть теми, кем мы являемся. Однако можно ответить, было ли этично строить судоходный канал через абсолютно заповедное ядро Дунайского биосферного заповедника, так как принявшие такое решение государственные органы и отдельные причастные к этому персоны имели возможность избрать разнообразные альтернативные решения.

Все объекты, обладающие этической ценностью, сохранить невозможно. Существование человечества связано с использованием ресурсов, изменением среды, уничтожением живых объектов. Нужна процедура выбора оптимальных объектов для охраны. Фактически это означает, что следует сравнивать два или большее число разных способов действий, которые отличаются по тому, что вследствие их одни объекты утрачиваются, а другие сохраняются. Если любые из этих возможных способов действия приводят к гибели каких-то ценных объектов, можно ли считать какие-то из них этичными? Абсолютно этичные (например, спасение всего сущего) или абсолютно неэтичные (всеобщее уничтожение) поступки находятся за пределами человеческих возможностей. Они задают лишь определенные этические полюса, между которыми находятся поступки, совершаемые людьми в действительности. В ситуации этического конфликта (когда любой из способов действия приводит к определенным потерям) этически безупречное действие невозможно; любое решение представляет собой определенный компромисс. Этично оно или нет, можно определить, только сравнив его со всеми возможными альтернативами.

Следует отметить, что любое принятие решения в условиях этического конфликта представляет собой определенное несчастье, накладывая тяжелый этический груз. Что предпочтительнее при тяжелых родах: совершать действия, угрожающие жизни роженицы, но сохраняющие шанс на выживание ребенка, или жертвовать жизнью новорожденного? Если какая-то нация на территории своего государства совершает действия, приводящие к гибели граждан, что предпочтительнее: уважать право наций на самоопределение или право людей на жизнь? А если помощь угнетаемым потребует жертв со стороны помогающих?

Уходя от обсуждения социальных примеров, следует признать, что наши отношения со средой обитания практически всегда оказываются действиями, совершаемыми в условиях этического конфликта.

Основы РПЭ. Какая этика окажется пригодной для принятия обоснованного выбора в условиях этического конфликта? Ее еще необходимо разрабатывать. Некоторые идеи такой этики предложены и опубликованы авторами данного учебника под названием **рациональной природоохранной этики (РПЭ).**

Задача РПЭ — разработать базу сравнения оснований для охраны различных объектов. Она должна не заменить врожденные этические качества человека, а подвести рациональную основу под их формализованное применение. Этот подход можно рассматривать, как попытку применения принятой международным сообществом концепции устойчивого развития в области природоохранной этики. Для определения оптимальной (минимизирующей ущерб) стратегии охраны природы необходимо сравнить потенциальные объекты охраны. С точки зрения РПЭ, основаниями для охраны любого объекта могут быть две группы причин: его действительная или потенциальная полезность (которую можно выразить через его экономическую стоимость) и этические, связанные с моральным долгом, основания для его охраны (выражаемые через его этическую ценность).

Сегодня человечество намного лучше умеет оценивать и сравнивать стоимость объектов, чем их ценность. Не вторгаясь в сферу экономики природопользования (отдельной отрасли познания и деятельности со своим набором методов) обсудим возможные методы оценки и сравнения этической ценности.

Чтобы сравнивать этические ценности, необходимо для начала установить, какие объекты мы считаем ценными. Первый из естественных для нашей психики механизмов — осознание ценности чего-то неповторимого, **уникального**. Но уникален, к примеру, и каждый момент нашей быстротечной жизни. Ощущая его уникальность, тем не менее, бессмысленно пытаться его остановить. Кроме уникальности, второй причиной для осознания ценности какого-либо объекта является ситуация, при которой он может прекратить существование, а может и сохраниться в течение более или менее длительного времени. Итак, ценностью для нас обладает потенциально долгоживущие или потенциально бессмертные объекты. Необходимость их охраны связана с их уязвимостью.

Причины уникальности объектов. Всякий более-менее сложный объект, строго говоря, неповторим. Любая монета имеет некий уникальный комплекс нарушений кристаллической решетки в своей структуре, распределения в ней молекул загрязнителей, уникальный комплекс микроцарапин и повреждений. Делает ли такая неповторимость монету этически ценной для нас? В общем, нет. Зато монета имеет стоимость. Эта стоимость определяется теми затратами, которые нужно понести, чтобы получить другую такую же монету. Стоимость монеты тесно связана с ее потенциальной пользой.

А может монета быть этически ценной? Да. Приведем два из многих возможных примеров. Ценной может быть монета исчезнувшего государства, отражающая неповторимый этап человеческой истории. Ценной может быть монета, сохранившая жизнь своего обладателя, благодаря тому, что задержала случайно попавшую в нее пулю. Утрата такой монеты — неверный поступок, последствия которого не могут быть сведены к стоимости получения ее дубля.

Чем отличается неповторимость первого рода (случайная, не ценная для нас) от неповторимости второго рода (осмысленной, ценной)? Всякий объект — результат своей предыстории. Разделим факторы, влиявшие на формирование объекта, на три группы:

- **стохастические** (греч. *stochasis* — догадка) — случайные, хаотические;
- **детерминированные** (лат. *determinare* — ограничивать, определять) — предсказуемые, закономерно обусловленные;

— **эмергентные** (лат. *emergere* — всплывать, появляться) — вызванные неразложимым на отдельные элементы взаимодействием частей развивающейся системы.

Последствия действия стохастических факторов неповторимы, но не ценны. Последствия детерминированных воздействий воспроизводимы и служат основанием для охраны с утилитарной точки зрения. Эмергентные свойства уникальны и придают объекту этическую ценность. Данный подход приложим как к живым, так и к неживым, как к естественным, так и к искусственным объектам. Монеты в одной партии отличаются друг от друга стохастически. Их основные особенности и номинал определены детерминированно. Если монета отражает неповторимый этап истории или жизни какого-то человека, такие эмергентные особенности придают ей этическую ценность.

Представив себе изменения состояния объектов как их траектории в определенном фазовом пространстве, мы убедимся, что детерминированные факторы определяют основные траектории изменений, по которым происходит перемещение в таком пространстве. Стохастические факторы задают воздействующий на это развитие шум — случайные отклонения траектории. В простейшем случае никакого нового качества при взаимодействии этих групп факторов не возникает: объект прибывает в «пункт назначения», претерпев большие или меньшие отклонения. Однако при достижении системой критического уровня сложности взаимодействие детерминированных и стохастических процессов может вызывать в ней появление эмергентных качеств. В фазовом пространстве это может выразиться в появлении особых зон, где небольшое отклонение траектории объекта может вызвать непредсказуемые последствия. Стохастические отклонения в этом случае не гасятся, а приводят к возникновению заранее непредсказуемого состояния системы.

К примеру, структура мозга человека детерминирована наследственностью и жизненным опытом, включающим обучение. Случайные события предшествующей жизни и квантовые эффекты, проявляющиеся на атомарном уровне, могут сделать процесс принятия решения каким-то человеком в определенной ситуации не полностью предсказуемым. Зная все предпосылки мы все равно смогли бы лишь определить вероятность того или иного поступка человека, а не предсказать его результат однозначно. А если выбор, делаемый человеком, является частью комплекса его действий, эмергентным результатом такой неопределенности может быть и гениальное озарение, и простая логическая ошибка.

Отличия организмов из одной популяции отражают влияние не только стохастических (генная рекомбинация) и детерминированных (возраст, пол и т.д.), но и эмергентных процессов (становление уникальной особи в ходе онтогенеза). Если бы онтогенез был автоматическим развертыванием генетической информации, он не представлял бы этической ценности. Однако результат индивидуального развития зависит от непредсказуемых эпигенетических взаимодействий (см. пункт 5.26).

Нам известны лишь две группы процессов, в которых развивается этически ценная (эмергентная) уникальность: развитие сложных систем и человеческое творчество. Первая группа («естественное творчество») разнообразна. К ней относятся: индивидуальное развитие (онтогенез); развитие экосистем (сукцессия и филогенез); развитие биосферы и эволюция жизни (филогенез); становление личности человека. Человеческое творчество проявляется в развитии культуры и общества.

Эмергентные процессы определяют уникальность и особи, и вида, к которому она принадлежит. Сравнивая их, можно убедиться, что на ценность объектов влияет их потенциальное бессмертие. Уничтожение особи наносит меньший ущерб, чем уничтожение вида, так как вид потенциально бессмертен. Но даже и смертный объект

может обладать значительной этической ценностью. Особь редкого вида более ценна, чем многочисленного, так как ее гибель сильнее влияет на шансы сохранения вида. Ценность индивида связана и с его вкладом в формирование следующего поколения. У человека формируется потенциально бессмертная в культуре уникальная личность. Итак, основанием для признания этической ценности того или иного объекта могут быть его эмергентная уникальность и потенциальное бессмертие.

Приведенные примеры не должны вызвать у читателя ощущения, что ему предлагается концепция, предназначенная для выбора, кто из людей имеет право на жизнь, а кто — нет. Кроме природоохранной этики на взаимодействие людей друг с другом оказывают регулирующее воздействие и другие принципы. Тем не менее, например, практика медицины предусматривает различные усилия по сохранению здоровья разных людей. Большинство из нас признает охрану здоровья детей более важным делом, чем заботу о взрослых, а охрану материнства — более важной, чем охрану отцовства. Потери гражданского населения, и особенно детей и женщин в ходе военных действий считаются более трагичными, чем гибель военнослужащих. Значит, даже в отношении людей мы интуитивно применяем какие-то принципы, позволяющие сравнивать их относительную ценность. Раз так, эти принципы должны быть поняты, и развиваемая нами природоохранная этика не должна находиться с ними в противоречии.

Компоненты оценки оснований для охраны определенных объектов. Как определить, какой объект нуждается в охране прежде других? Например, когда речь идет о формировании объектов природно-заповедного фонда, лучший путь — пригласить признанного и компетентного специалиста. Специалист скажет, какие экосистемы являются рядовыми, какие — безвозвратно потеряны, и какие являются лучшими кандидатами на заповедание (как с точки зрения их уникальности, так и с точки зрения взаимодействия с другими имеющимися объектами и их объединения в единый комплекс). А что делать, если признанного авторитета нет, а мнения имеющих экспертов расходятся? Попытаться определить, какие параметры отслеживал бы идеальный специалист, получить оценку этих параметров с той точностью, которая возможна в данной ситуации, и попытаться сравнить возможные способы действия с использованием этих оценок.

С точки зрения РПЭ, необходимо получить оценку действительной и потенциальной стоимости сравниваемых объектов, меры их уникальности и меры их потенциального бессмертия. Кроме того, чтобы определить приоритетность объектов охраны, необходимо оценить угрожающую этим объектам опасность, а также ожидаемую затратность и эффективность охранных мероприятий. Сравнимые способы действия должны оцениваться не только по их прямому эффекту (изменению стоимости и ценности потенциальных объектов охраны), но и по их косвенному действию на другие объекты (приращению или снижению их стоимости и ценности). В целом характер связи между основными параметрами может быть выражен с помощью следующей условной формулы:

$$\text{Целесообразность охраны объекта} \sim \frac{\text{Вероятность гибели объекта} \times \text{Эффективность охраны} \times (\text{Стоимость объекта} + \text{Уникальность объекта} \times \text{Возможная продолжительность существования объекта})}{\text{Стоимость охраны}}$$

Сама необходимость охраны определенного объекта является следствием той или иной опасности, угрожающей его существованию. В подавляющем большинстве случаев охрана не может полностью ликвидировать угрозу гибели объекта, а лишь уменьшает ее вероятность. Эффективность охраны может быть оценена как снижение вероятности гибели объекта благодаря охранным мероприятиям.

Оценить уникальность объекта можно, определив вероятность возникновения его аналога, идентичного данному объекту по существенным для нас свойствам. Мерой потенциального бессмертия объекта может быть вероятный срок его существования в том случае, если он сохранится в краткосрочной перспективе (той, на которую планируются мероприятия по его охране).

Изложенный подход объединяет экономические основания для охраны объектов с формализованной оценкой их этической ценности. Кроме двух экономических оценок (стоимости объекта, т.е. возможной выгоды, полученной от его существования, а также стоимости мероприятий по его охране), требующих привлечения экономистов, в приведенной формуле используются вероятностные величины, связанные с особенностями возникновения и гибели охраняемых объектов. Оценка таких вероятностей должна быть задачей специалистов по изучению данной категории систем. Она может производиться как на основании статистической обработки эмпирических данных, описывающих судьбу аналогичных объектов, так и на основании результатов моделирования соответствующих природных систем.

Практическое применение изложенного подхода требует оценки множества параметров и представляет собой достаточно сложную исследовательскую задачу. К счастью, даже решение частных вопросов (вероятности возникновения тех или объектов; их вероятное время существования и т.д.) представляет и самостоятельный интерес.

Что необходимо для развития изложенных здесь взглядов? Поиск методов формализованной оценки и сравнения используемых при принятии решения параметров. Опыт практического применения в какой-либо, вначале достаточно узкой отрасли. Обсуждение этих идей и их сравнение с возможными альтернативами.

Практика обсуждения высказанных в этом пункте взглядов показывает их острую дискуссионность. В любом случае, авторы надеются, что инициированное ими обсуждение затронутых здесь вопросов будет способствовать более осознанной природоохранной деятельности.

6.24. Экоконверсия

Если люди хотят выжить, то им понадобится существенно новое мышление.
Альберт Эйнштейн

Обдуманно и твердо положить конец росту — это труднейшее решение, с которым нелегко согласиться.
«Пределы роста», доклад Римского клуба

На деятельность человека и социума в целом влияют и врожденные свойства, и культурно обусловленные нормы. Общественное сознание — очень инерционная система. Многие его особенности формировались, когда человечество состояло из антагонистических групп, эксплуатировавших внешне

неисчерпаемые природные ресурсы. Сейчас, несмотря на политическую раздробленность, человечество стало глобальным. Уже не отдельные народы эксплуатируют свои территории, а человечество в целом использует биосферу, ресурсы которой близки к исчерпанию. Как ни привычен нынешний способ действий, он вовсе не является единственным возможным.

Нынешнее общественное сознание основано на предшествовавшем опыте человечества. Те формы поведения, которые обеспечивали успех малых изолированных групп (групповой эгоизм, ксенофобия, противостояние враждебной окружающей среде), становятся неадекватными для глобального человечества. Уже не отдельные народы эксплуатируют свои территории, а человечество в целом использует биосферу, ресурсы которой близки к исчерпанию. Как ни привычен нынешний способ действий, он вовсе не является единственным возможным.

Видимо, условием выживания человечества является **комплексная перестройка общественного сознания, связанная с изменением взаимоотношений со средой обитания, — экоконверсия**. Вероятно, из прочитанного вами в этом учебнике стало ясно, что готовых ответов, каким должно стать человечество, нет — есть лишь понимание того, каким оно должно перестать быть.

Для экоконверсии необходимо освободиться от многих широко распространенных мифов — явных и неявных установок нашего сознания, формирующих восприятие действительности и отношения с ней. Естественно, никто не может предложить «правильный» список таких мифов, а тем более — набор тех положений, которые должны прийти им на смену. Авторы данного учебника предлагают читателям рассмотреть один из вариантов списка этих мифов — в качестве основы для размышления и обсуждения. Кому-то некоторые из этих мифов покажутся азбучными истинами. Это следствие или заблуждения авторов, или несвободы восприятия читателя.

Итак, по мнению авторов, наше развитие ограничивают, кроме прочего, такие мифы:

- миф о человеке как венце творения и хозяине природы;
- миф о том, что существует авторитет (политический лидер, начальник, Бог, пророк, гений, Большой Брат и т.д.), который может предписать правильный способ действий;
- миф о том, что земная жизнь не является чем-то самоценным и служит лишь для испытания тех качеств, которые определяют настоящее, посмертное существование (например, в раю или в аду);
- миф о том, что «простой человек» может не ломать голову над глобальными проблемами; решать их — дело ученых, которые «что-нибудь придумают»;
- миф о всеисилии или надчеловеческой ценности науки как одного из способов нашего взаимодействия с действительностью;
- миф о том, что социальная природа человека позволила ему избавиться от врожденных биологических свойств;
- миф о том, что врожденные биологические свойства человека могут быть оценены как «хорошие» или «плохие» (например, что человек от природы эгоистичен и потому плох);
- миф о том, что окружающие нас виды могут быть поделены на «полезные» и «вредные»;

— миф о том, что все свойства организма содержатся в его генотипе (а ценность организма исчерпывается особенностями этого генотипа), характерный для вульгаризованного понимания современной науки;

— миф о женщине как о предназначенном для репродукции сорте человеческих существ (характерен для примитивно-патриархальных обществ);

— миф о женщине как о существе, которое должно следить за модой, блистать красотой, вести светский образ жизни и не быть излишне разумным (характерен для общества потребления);

— миф об армии как «школе мужества» и милитаризме как высшем проявлении мужских достоинств;

— миф о патриотизме как о превознесении интересов одного государства или одной страны, и пренебрежении всеми остальными;

— миф о существовании особых национальных интересов и о нациях как о сущностях, заслуживающих жертв;

— миф о державности и самоценности государства, хотя бы в чем-то превышающих ценность его граждан;

— миф о «природных ресурсах» как о чем-то, естественными хозяевами чего мы являемся;

— миф о том, что всякий человек имеет естественные права на полезные ископаемые, захороненные внутри границ государства, гражданином которого он является, и не имеет отношения к ископаемым, захороненным за пределами этих границ;

— миф о том, что счастье и ценность жизни отдельного человека возрастают с ростом его уровня потребления или богатства;

— миф о том, что уважающий себя человек должен соответствовать стандартам потребления, предлагаемым современной индустрией рекламы;

— миф о существовании «объективных» оценок, более надежных, чем «субъективные» оценки отдельных людей;

— миф о существовании «объективной науки», в которой исследователь лишь выбирает методологически правильный алгоритм, собирает исходные данные и перекладывает их обработку на безупречную компьютерную программу, которая «сама» делает необходимые вычисления и выводы;

— миф о существовании «объективной реальности» как мира отдельных объектов (вещей, тел), которые существуют независимо от нас и от нашего взаимодействия с ними (и к числу которых относимся и мы сами);

— миф о большей моральности или ценности традиционного, патриархального образа жизни и его пригодности для нынешнего этапа развития человечества;

— миф о том, что дедовский опыт, здравый смысл, приметы и структура ценностей, сформированные в одну эпоху, могут быть применимы в условиях экологического кризиса;

— миф о том, что постиндустриальное общество, главным ресурсом в котором является информация, может быть устойчиво, сохраняя мораль общества земледельцев или индустриального общества;

— многие другие, еще неявные мифы.

Готовы ли вы взять на себя ответственность за свой образ мыслей и за будущее Земли и человечества?

Приложение I. Программа курса общей экологии

1. Экология и биосистемы, которые она изучает

Основной материал. Предмет и структура экологии. Разграничение понятий «экология» — «средоведение» — «охрана природы». Концепция структурных уровней строения биосистем; уровни, изучаемые в рамках экологии. Морфологический, физиологический и экологический подходы к изучению биосистем. Холистический и редукционистский подходы к описанию биосистем. Понятия системы, регуляции, положительной и отрицательной обратной связи. Регуляция и устойчивость биосистем.

Дополнительный материал. История экологических знаний и экологии как науки.

2. Биосферология

Основной материал. Особенности Земли как планеты, населенной жизнью. Возникновение жизни на Земле. Гипотеза Геи. Источники энергии для биогеохимических круговоротов и способы ее трансформации. Биогеохимические функции живого вещества. Гидрологический цикл. Осадочный цикл. Циклы азота, углерода, фосфора, серы и других элементов. Механизмы регуляции биогеохимических циклов.

Дополнительный материал. Феномен жизни и попытки его определения. Возникновение жизни — закономерный этап развития Вселенной. Основные этапы истории жизни на Земле, характерные изменения экосистем в ее ходе. Поиски внеземной жизни. Антропный парадокс.

3. Биогеоценология и экология сообществ

Основной материал. Соотношение понятий «экосистема» и «биогеоценоз». Биомная классификация экосистем. Компоненты экосистем. Функционирование экосистем. Круговорот веществ и поток энергии в экосистемах. Продуктивность экосистем. Способы оценки и меры продуктивности экосистем. Различия наземных и водных экосистем. Особенности агросистем.

Сукцессии — автотрофные и гетеротрофные, первичные и вторичные. Серийные и климаксные сообщества. Динамика видовой разнообразия в ходе сукцессии. Причины сукцессий.

Трофические сети и трофические уровни. Экологические пирамиды и экологические эффективности.

Дополнительный материал. Особенности отдельных биомов, характерные для них жизненные формы. Взаимодействие биомов и человеческой цивилизации. Экосистемная теория эволюции, когерентная и некогерентная эволюция, концепция филогенеза.

4. Популяционная экология

Основной материал. Популяции, их статические и динамические характеристики. Демографическая характеристика популяций. Типы кривых смертности. Экспоненциальная и логистическая модели роста численности популяции. Модель Лотки-Вольтерры. Регуляция численности популяций. Колебания численности популяций и их причины. Запаздывание реакции на воздействие как причина колебаний численности. Экологические стратегии по Пианке и Раменскому. Математические модели в экологии, границы их применимости.

Типы взаимодействия между видами: интерференционная и эксплуатационная конкуренция, эксплуатация (истинное хищничество, мерофагия, паразитизм, паразитоидность), протокооперация, мутуализм, комменсализм, аменсализм, нейтрализм. Значение указанных типов взаимодействия для регуляции численности популяций и поддержания биологического разнообразия в сообществах.

Экологическая ниша. Фундаментальная и реализованные ниши, влияние конкуренции на ширину экологической ниши. Принцип конкурентного исключения Гаузе. Жизненные формы.

Дополнительный материал. Микроэволюция в популяциях. Фенетика популяций. Неоднородность особей в популяциях, типы их взаимодействия. Эволюционно стабильные стратегии. Примеры адаптаций организмов к различным типам взаимодействий. Их эволюционная роль, значение для стабильности экосистем и регуляции численности популяций.

5. Аутэкология и основы средоведения

Основной материал. Среда, экологические факторы, классификации экологических факторов (условия и ресурсы; абиотические, биотические, антропогенные; другие классификации). Закон минимума Либиха. Случаи неприменимости закона Либиха. Правило толерантности Шелфорда. Стено- и эврибионты. Термины, отражающие толерантность организмов. Размерные классы организмов, их отличия по взаимодействию с различными экологическими факторами.

Солнечная радиация: спектральный состав, поглощение атмосферой, различные биологические эффекты, вызванные ее действием. Адаптации организмов к взаимодействию с солнечным излучением. Фотопериодизм. Влияние ионизирующего излучения.

Температура и ее влияние на организмы. Термобиологические типы организмов. Тепловой баланс и различные способы его регуляции. Правила Бергмана, Аллена, Глогера, границы их применимости. Концепция эффективных температур.

Экологическое значение влажности и солености. Основные среды обитания: наземно-воздушная, водная, почвенная и другие организмы; особенности этих сред. Взаимодействие экологических факторов.

Дополнительный материал. Влияние среды на онтогенез. Эпигенетические механизмы управления развитием. Стабилизирующий отбор. Концепция адаптивного компромисса. Эволюционное возникновение и стабилизация адаптаций.

6. Экология человека и охрана природы

Основной материал. Особенности человека как вида: ускоренная за счет культурного наследования эволюция; глобальность в перераспределении ресурсов и обмене информацией, неподчиненность внутризкосистемным механизмам регуляции; связь существенной части воздействия на биосферу с потребностями техносферы; производство ксенобиотиков; использование ископаемой и атомной энергии. Человек как биосоциальное существо. Биологические предпосылки социального поведения человека.

Общее и уникальное в механизмах регуляции численности человеческих популяций. Основные этапы развития отношений человечества со средой своего обитания.

Главные проблемы современности: избыточная численность населения; недостаток продовольствия, энергии и водных ресурсов; загрязнение; изменения климата, военная угроза. Категории загрязнений; проблемы парниковых газов, разрушения озонового экрана, кислотных дождей, биогенного и пестицидного загрязнений и т.п.

Возобновляемые и невозобновляемые ресурсы. Альтернативные источники энергии. Биосферное мышление, экоконтверсия. Возможные пути преодоления экологического кризиса современности.

Дополнительный материал. Ключевые этапы антропогенеза. Биологические и социальные особенности человека, связанные с его эволюционной предисторией. Концепции рационального использования природных ресурсов, натуроцентризма, устойчивого развития. Различные взгляды на природоохранную («экологическую») этику.

Примечание. В билетах по курсу общей экологии, принятых в ХНУ им. В.Н. Каразина, приведены формулировки, взятые из данной программы, причем только из ее основной части. Каждый билет состоит из 4 вопросов, соответствующих 4 модулям данного курса.

Приложение II. Ориентировочная программа семинаров

Семинар № 1. Введение в курс экологии

Организация курса. Работа с литературой в бумажной и электронной форме.

Уникальные экологические (связанные с образом жизни, взаимодействием популяций, обменом веществом, энергией и информацией) особенности человека. Биологические предпосылки происхождения человека. Культурное наследование. Человек как биосоциальное существо.

Жизненные формы, их классификации. Объяснительное значение экологии. Роль экологии для других областей биологии.

Семинар № 2. Аутэкология и средоведение

1. Экологическая среда и экологические факторы. Разные классификации экологических факторов. Антропогенные («антропогенные») факторы и их особенности.

2. Закон минимума Ю. Либиха (1840) и правило толерантности В. Шелфорда (1913). Разнообразие организмов по диапазонам толерантности к разным факторам. Понятие адаптации.

3. Солнечная радиация: ее состав (спектр), поглощение атмосферой и действие на организмы. Различные биологические эффекты, связанные с солнечной радиацией. Адаптации разнообразных организмов к количеству и качественному составу электромагнитной радиации. Фотопериодизм.

4. Температура и количество тепла. Тепловой баланс организма. Термобиологические типы организмов. Концепция эффективных температур. Экологические правила Бергмана, Аллена и Гюгера.

5. Вода и влажность. Соленость и осмотическое давление. Водный баланс. Адаптации к экономии воды у наземных организмов.

6. Констелляция (одновременное действие на организм) разных экологических факторов.

7. Особенности наземно-воздушной, почвенной и водной сред существования организмов. Адаптации организмов к жизни в этих средах.

Семинар № 3. Взаимодействие между видами и регуляция численности популяций

Классификация взаимодействия между видами.

Основные виды взаимодействий. Относительно каждого из них: оптимальные стратегии взаимодействующих видов; примеры взаимодействия; примеры морфологических, физиологических и этологических адаптаций видов к взаимодействию друг с другом.

Механизмы регуляции численности популяции. Первичные и вторичные факторы регуляции численности. Многообразие механизмов оптимизации численности популяций.

Специфика популяционной организации различных видов.

Семинар № 4. Экологический кризис современности

Популяционная структура человека. Ресурсы, используемые человечеством.

Факторы, ограничивающие продуктивность естественных и искусственных экосистем. Сравнение разных типов сельского хозяйства с точки зрения их продуктивности агроэкосистем, их устойчивости, воздействия на среду обитания.

Основные экологические проблемы современности и возможные пути их решения.

Примечание. Каждая из перечисленных тем семинаров может рассматриваться как на протяжении одной учебной пары (двух академических часов), так и в течение нескольких пар, в зависимости от ее объема и хода ее обсуждения.

Приложение III. Рекомендуемая литература

Основные учебники:

Одум Ю. Экология: в 2-х т. — М.: Мир, 1986. — 328 с. (Основной учебник, во многом определивший объем и трактовку экологии, как биологической науки, которую называют иногда «экологией по Одуму»).

Одум Ю. Основы экологии. — М.: Мир, 1975. — 740 с. (Предыдущее издание того же учебника; содержит часть полезного материала, не вошедшую в следующий вариант).

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества: в 2-х т. — М.: Мир, 1989. — 677 с.; 477 с. (Самая полная сводка по экологии, вышедшая на русском языке; единственная книга, позволяющая посмотреть на многие проблемы с разных точек зрения. Новейшее издание этого учебника доступно только на английском языке: Begon M., Townsend C.R., Harper J.L. Ecology. From individuals to ecosystems. — Malden — Oxford — Victoria, Blackwell Publishing, 2006. — 738 p.).

Шилов И.А. Экология. — М.: Высшая школа, 1998. — 512 с. (Учебник МГУ, выдержавший несколько переизданий; содержит весьма значительный материал по физиологической экологии и не включает несколько разделов рассматриваемого здесь курса).

Кучерявий В.П. Экологія. — Львів: Світ, 2000. — 500 с. (Подробная компиляция на украинском языке, которая может послужить ценным источником полезного материала).

Радкевич В.А. Экология. — Минск: Вышэйшая школа, 1998. — 159 с. (Относительно небольшой и очень добротный белорусский учебник).

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Основы общей экологии: Учебное пособие. — М.: Университетская книга, 2005 — 240 с. (Небольшая, очень ясно и логично написанная книга, создающая целостное представление об экологии).

Учебники по отдельным разделам курса:

Троян П. Экологическая биоклиматология. — М.: Высшая школа, 1988. — 207 с. (Замечательное польское руководство по аутэкологии; существуют и другие издания).

Пианка Э. Эволюционная экология. — М.: Мир, 1981. — 400 с. (Очень ясный учебник, перекрывающий центральную часть курса. Написан хорошо, понятно и интересно).

Гиляров А.М. Популяционная экология. — М.: Изд-во МГУ, 1990. — 191 с. (Небольшое руководство, освещающее все основные разделы популяционной экологии. Замечательный источник для вхождения в тему).

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. — М.: Прогресс, 1980. — 327 с. (Компактный и информативный обзор, написанный одним из корифеев экологии).

Риклефс Р. Основы общей экологии. — М.: Мир, 1979. — 424 с. (Полезная, доступно написанная книга).

Даже Р. Основы экологии. — М.: Прогресс, 1975. — 415 с. (Французский учебник, отражающий несколько иную, чем англо-американская, традицию преподавания экологии. Несмотря на то, что эта книга в определенной степени устарела, она по-прежнему может быть весьма полезной).

Примечание. При изучении данного курса могут использоваться интерактивные модели из ИУМК (инновационного учебно-методического комплекса) «Экология. Конструирование биосферы» (Москва, 2008), а также следующее пособие:

Шабанов Д.А., Козленко А.Г., Кравченко М.А. Экология. Конструирование биосферы. Учебник. — М.: НФПК, 2008. — 254 с.

Приложение IV. Тестирование в курсе общей экологии

При чтении курса общей экологии на биологическом факультете Харьковского национального университета им. В.Н. Каразина используется текущее тестирование. Для предъявления и проверки тестов разработан шаблон, который включает определенный набор типов тестовых заданий, принятых в них стилией обозначений, способов заполнения и проверки листов для ответов. Для создания и распечатки этих заданий в формате Microsoft Word разработана заготовка с набором стилией абзацев, упрощающим верстку тестов.

Следует подчеркнуть, что тестом называется целая работа, решающая ту или иную задачу, тестовым заданием — отдельная часть теста, задание в тестовой форме, а вопросом — элемент задания, предусматривающий отдельный выбор ответа. При выполнении тестов студенты получают листы с заданиями и бланки для ответов. Каждому вопросу соответствует определенная ячейка на бланке для ответов. Студенты не должны делать никаких надписей и пометок на листах с заданиями, заносить верные ответы сразу в бланк. В соответствии с типами заданий, студенты вписывают в ячейки бланка цифры, буквы или знаки «+» и «-».

Разнообразие тестовых заданий. По своей структуре тестовые задания могут быть объединены в описанные ниже типы. Нумерация этих типов соответствует нумерации заданий в примере, показанном на рис. IV.1.

1. Выбор одного правильного ответа. Варианты ответов обозначаются прописными буквами, для ответа предусмотрена одна ячейка, куда нужно вписать эту букву. В каждую ячейку вписывается одна буква.

2. Указание правильных и неправильных ответов. Каждое утверждение обозначается прописной буквой. В листе ответа ячейки обозначены теми же прописными буквами. Напротив каждой из них следует вписать знак «+» (верно) или «-» (неверно). В каждую ячейку вписывается один знак.

3. Приведение в соответствие двух списков. Элементы первого списка обозначаются строчными буквами со скобками, а второго списка — нумеруются. В листе ответов каждому элементу первого списка соответствует одна ячейка, обозначенная буквой. В каждую ячейку необходимо вписать номер соответствующего ответа из второго списка (этот номер может быть как однозначным, так и двузначным). Полное соответствие списков необязательно: какие-то элементы нумерованного списка могут соответствовать нескольким элементам списка, обозначенного буквами, а какие-то — ни одному.

4. Расположение объектов в требуемом порядке. Объекты, обозначенные цифрами (или только некоторые из них) следует расположить в определенном порядке, указанном в задании. В каждую ячейку вписывается одна цифра.

Обратите внимание!

Если для тестового задания в листе для ответов отведена единственная ячейка (задание типа 1), в нее следует вписать ту букву, которая соответствует наиболее правильному из предложенных вариантов ответа.

Если для тестового задания в листе для ответов отведено несколько ячеек, обозначенных прописными («большими») буквами (задание типа 2), в эти ячейки следует вписывать знаки «+» или «-», в зависимости от того, верны эти варианты ответов или нет.

Если для тестового задания в листе для ответов отведено несколько ячеек, обозначенных строчными («маленькими») буквами (задание типа 3), в эти ячейки следует вписывать цифры — номера соответствующих ответов.

<p>А. 1. С точки зрения Э. Геккеля, экология — это наука о:</p> <p>А. взаимодействиях организмов; Б. охране окружающей среды;</p>	<p>В. отношениях организмов с окружающей средой; Г. надорганизменных системах; Д. качестве окружающей среды.</p>
<p>2. Отметьте верные утверждения знаком «+», а неверные — знаком «-»:</p> <p>А. неблагоприятные значения одного фактора обычно сужают пределы толерантности к другим факторам; Б. для большинства организмов характерна генеративная стенобионтность; В. уровни адаптации к действию различных и не связанных друг с другом неблагоприятных факторов обычно демонстрируют положительную корреляцию друг относительно друга.</p>	
<p>3. На графике показана динамика возвращения биосистемы к состоянию равновесия после оказанного на нее воздействия. Укажите цифры, соответствующие названным параметрам:</p> <p>а) мера резистентной устойчивости; б) мера упругой устойчивости (упругости); в) мера общей устойчивости.</p>	
<p>4. Выстройте фонды гидрологического цикла в порядке уменьшения относительной скорости их обмена:</p> <p>1. вода, связанная в составе горных пород; 4. вода в составе ледников; 2. вода в виде пара в атмосфере; 5. вода поверхностных пресных водоемов; 3. вода в составе живых организмов;</p>	
<p>Б.</p> <p>1. <input type="checkbox"/> В. 1. <input type="checkbox"/> <input type="checkbox"/> <input type="checkbox"/> <input type="checkbox"/> <input type="checkbox"/> <input type="checkbox"/></p> <p>2. А <input type="checkbox"/> Б <input type="checkbox"/> В <input type="checkbox"/> 2. А <input type="checkbox"/> Б <input type="checkbox"/> В <input type="checkbox"/></p> <p>3. а) <input type="checkbox"/> б) <input type="checkbox"/> в) <input type="checkbox"/> 3. а) <input type="checkbox"/> б) <input type="checkbox"/> в) <input type="checkbox"/></p> <p>4. <input type="checkbox"/> <input type="checkbox"/> <input type="checkbox"/> <input type="checkbox"/> <input type="checkbox"/> 4. <input type="checkbox"/> <input type="checkbox"/> <input type="checkbox"/> <input type="checkbox"/> <input type="checkbox"/></p>	<p>Г.</p> <p>1. <input type="checkbox"/> <input type="checkbox"/> <input type="checkbox"/> <input type="checkbox"/> <input type="checkbox"/> <input type="checkbox"/></p> <p>2. А <input type="checkbox"/> Б <input type="checkbox"/> В <input type="checkbox"/> 2. А <input type="checkbox"/> Б <input type="checkbox"/> В <input type="checkbox"/></p> <p>3. а) <input type="checkbox"/> б) <input type="checkbox"/> в) <input type="checkbox"/> 3. а) <input type="checkbox"/> б) <input type="checkbox"/> в) <input type="checkbox"/></p> <p>4. <input type="checkbox"/> <input type="checkbox"/> <input type="checkbox"/> <input type="checkbox"/> <input type="checkbox"/> 4. <input type="checkbox"/> <input type="checkbox"/> <input type="checkbox"/> <input type="checkbox"/> <input type="checkbox"/></p>

Рис. IV.1. Пример фрагмента теста по экологии и ответов на него. **А.** Фрагмент листа с заданиями. **Б.** Фрагмент незаполненного бланка ответов. **В.** Пример заполнения бланка ответов. **Г.** Фрагмент листа с образцовыми ответами

Наконец, если для тестового задания в листе для ответов отведено несколько идущих подряд ячеек, которые не обозначены ни буквами, ни цифрами (задание типа 4), в эти ячейки следует в требуемом порядке вписать цифры, соответствующие правильной последовательности ответов.

Проверка тестов и выставление баллов. Проверка результатов тестирования может проводиться как в ручном режиме, так и автоматически (с использованием сканера и программы для распознавания заполнения бланков). При ручной проверке бланк ответов кладут рядом с аналогичным бланком, в который внесены образцовые ответы. Ячейки, где ответы студента совпали с образцом, помечаются. Количество отмеченных ячеек (то есть вопросов в тесте, на которые студент дал верный ответ) и является набранным им количеством баллов. Чтобы пояснить сказанное на конкретном примере, рассмотрим пример, показанный на рис. IV.1.(В.). Правильность выставленных здесь

ответов определяется при их сравнении с теми, которые были предусмотрены авторами заданий (рис. IV.1.Г.):

1-е задание: ответ на единственный вопрос верный;

2-е задание: 2 верных ответа из трех (считается как соответствие «по плюсам», так и соответствие «по минусам»);

3-е задание: 1 верный ответ, 1 неверный и 1 незаполненная ячейка (оставлять при тестировании пустые ячейки на бланке ответов — гарантированный способ снизить итоговую оценку);

4-е задание: 3 верных ответа из 5 возможных (на двух первых позициях порядок ответов неверен).

Итого по рассмотренному фрагменту тестируемый студент получает 7 баллов из 12 возможных.

О применимости тестов в курсе общей экологии. Тестология (наука о тестах) делит тесты на две группы: тесты достижений и тесты способностей. Первые проверяют усвоение определенного объема знания, вторые — целесообразность дальнейшего обучения. В данном курсе применяются тесты достижений, причем используются они по своему прямому назначению: для контроля усвоения материала. Этим тестирование в курсе общей экологии выгодно отличается от государственного независимого тестирования в том варианте, который используется в Украине на время написания настоящего пособия. В ходе независимого тестирования происходит не только измерение качества школьного обучения, но и отбор выпускников для получения высшего образования. Эти две задачи выдвигают разные требования к тестовым заданиям, что в настоящее время не учитывается при их составлении.

Как видно по приведенному примеру, в используемом варианте тестирования «цена» в балах каждого вопроса (соответствующего ячейке на бланке для ответов) одинаков. Для эффективного разделения сильных и слабых студентов необходимо использовать в каждом тесте задания разной сложности. При выполнении такого теста более сильный студент ответит на большую долю вопросов, чем слабый и получит более высокий итоговый балл.

Пример анализа выполнения тестового задания. Статистический анализ ответов на тесты позволяет оценить сложность тестовых заданий, перепроверить их правильность и выбрать те задания, которые позволяют эффективно дифференцировать студентов по уровню их знаний.

Например, при чтении курса общей экологии на дневном отделении биологического факультета ХНУ в 2008 году было проведено 4 теста. Всего на них отвечали 95 студентов (некоторые студенты принимали участие не во всех тестированиях). В тестах было использовано 334 вопроса в составе 78 те-

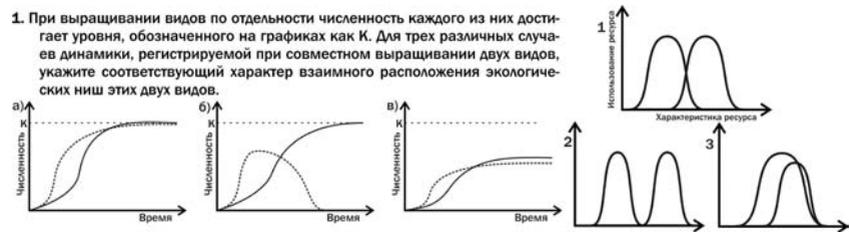


Рис. IV.2. Пример тестового задания, использованного при тестировании в 2008 году.

стовых заданий. На основании тестирования около половины студентов получили оценку за курс «автоматом» (без итоговой сдачи зачета); многим студентам были зачтены отдельные модули курса. Худший результат по итогам тестирования за год в целом составил 30% правильных ответов, лучший — 82% (разница более, чем в два с половиной раза).

Пример анализа результатов тестового задания, показанного на рис. IV.2., приведен на рис. IV.3. Студенту, усвоившему учебный материал, должно быть понятно, что если при совместном проживании два вида достигают той же численности, что и поодиночке, это свидетельствует об отсутствии конкуренции между ними. Отсутствие конкуренции связано с различием экологических ниш (по крайней мере, в их ресурсной части). Достижение сниженной численности обоими видами возможно при разделении ниш. Один вид при этом потребляет одну часть общего ресурса, а другой — другую. Это возможно, если ниши пересекаются частично. Наконец, конкурентное вытеснение происходит тогда, когда вытесняющий вид перекрывает нишу вытесняемого.

Могут ли студенты, не понимая сути изложенной проблемы (не будучи знакомыми с понятием ниши; не умея интерпретировать графики; не устанавливая связи между параметрами ниши, конкуренцией и численностью видов) случайно расставить нужные цифры в нужные ячейки? Могут. Но они получат правильный результат реже, чем хорошо подготовленные студенты, и поэтому выполнение описанного тестового задания внесет свой вклад в дифференциацию студентов по их знаниям.

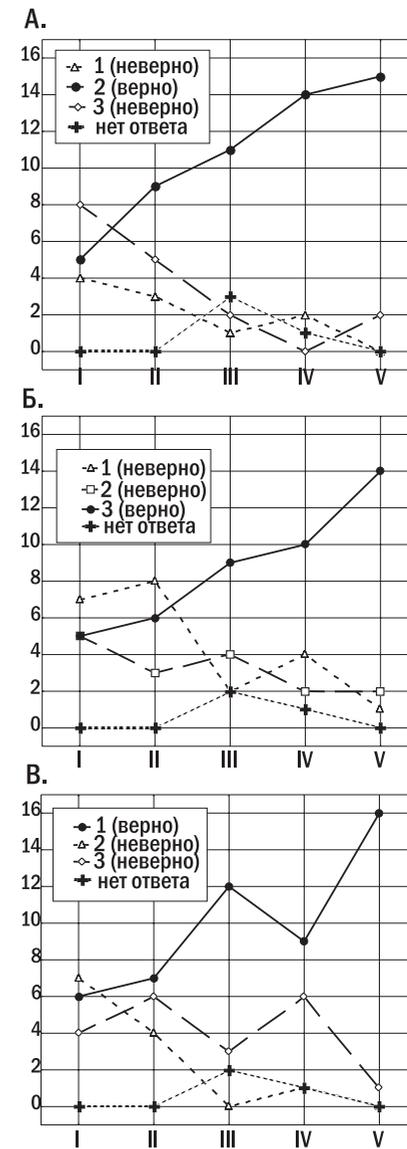


Рис. IV.3. Частоты ответов на задание, приведенное на рис. IV.2. А., Б., В. — ответы на вопросы а), б) и в) соответственно

На рис. IV.3. все 85 студентов, выполнявшие данное задание, разделены на 5 групп по общей оценке, полученной ими в ходе тестирования. В каждую группу входит 17 студентов; группа I объединяет тех, кто проходил тестирование хуже всех, а группа V — лучше всех. Для каждой группы указана частота выбора каждого из ответов на все три вопроса рассматриваемого тестового задания.

Как можно убедиться, слабые студенты отвечают на вопросы данного задания преимущественно случайно, однако с ростом их «силы» растет и частота верных ответов. Раз частота правильных ответов и уровень подготовки студентов сильно связаны, первый параметр можно использовать для того, чтобы судить по нему о втором. Для рассматриваемого задания разница в количестве правильных ответов между самыми сильными и самыми слабыми студентами выше, чем для всей использованной совокупности заданий в целом. Это означает, что показанное на рис. IV.2. задание обладает высокой дифференцирующей способностью.

Анализируя ответы студентов на это задание, следует обратить внимание на снижение доли ответов на третий вопрос у группы IV по сравнению с группой III. Вероятнее всего, в данном случае такое снижение носит случайный характер. Рассматривать подобные аномалии весьма важно. Неправильно разработанные тестовые задания могут приводить к снижению доли верных ответов у студентов с более высоким уровнем подготовки по сравнению с относительно более слабыми студентами. Такие задания удаляются из комплекта, используемого в курсе общей экологии.

Определенным недостатком анализа, проведенного на рис. IV.3., является то, что «сила» (уровень подготовки) студентов, которая сравнивалась с успешностью выполнения отдельного тестового задания, определялась по совокупности всех заданий. Лучше было бы использовать результат какой-то иной, не связанной с тестированием, оценки уровня подготовки тестируемых. К сожалению, в рамках рассматриваемого курса такие исследования лишь планируются, но еще не проводились. Впрочем, имеющиеся на момент написания настоящего пособия данные не противоречат предположению, что лучше отвечают на тесты именно те студенты, которые признаются самыми сильными и при использовании альтернативных способов оценки их уровня.

Приложение V. Персоналии

Амен (Allen J. A.) Джозел Асаф (1838–1921) — американский зоолог, териолог, орнитолог. Исследовал экогеографические закономерности, одна из которых впоследствии была названа его именем (правило Амена). Предложил зональную схему районирования суши. Наблюдая изменчивость внутри одного вида, высказал идею о существовании подвидов.

Альварес (Alvarez L. W.) Луис Уолтер (1911–1988) — американский физик. Принимал участие в разработке радиолокационных систем, атомной бомбы. Предположил, что вымирание динозавров в конце мелового периода было следствием столкновения Земли с астероидом.

Аристотель (384–322 до н.э.) — древнегреческий ученый, воспитатель Александра Македонского. Заложил фундамент основных наук, в том числе, биологии. Описал более 500 видов животных, создал их первую классификацию. Сформулировал проблему объяснения целесообразности организмов — центральную проблему биологии.

Бейтс (Bates H. W.) Генри Уолтер (1825–1892) — английский энтомолог, путешественник. Открыл явление мимикрии и дал ему объяснение (1862). Одним из первых ввел в науку понятие «биологического разнообразия».

Беклемишев Владимир Николаевич (1890–1962) — советский зоолог. Занимался зоологией беспозвоночных, экологией, сравнительной анатомией беспозвоночных, паразитологией и эпидемиологией. Показал значение в эволюции двусторонне-симметричных животных. Основатель школы медицинских паразитологов и энтомологов.

Берг Лев Семенович (1876–1950) — советский географ и биолог. Основные направления исследований: ихтиология, лимнология, гидробиология, география, теория эволюции. Разработал учение о ландшафтах; развил учение В.В. Докучаева о природных зонах; дал классификацию современных и ископаемых рыб. Критик классического дарвинизма, создатель теории номогенеза — эволюции на основе закономерностей.

Бергман (Bergmann C. G. L. Ch.) Карл Георг Лукас Кристиан (1814–1865) — немецкий гистолог, физиолог и эмбриолог. Сформули-

ровал экогеографическую закономерность, названную его именем (правило Бергмана).

Берталанфи (Bertalanffy L. von) Людвиг фон (1901–1972) — австрийский биолог-теоретик. С 1949 в США и Канаде. Выдвинул первую в современной науке обобщенную системную концепцию («общую теорию систем»), задачи которой — разработка математического аппарата описания разных типов систем, установление изоморфизма законов в различных областях знания («Общая теория систем», 1968).

Бойль (Boyle R.) Роберт (1627–1691) — английский физик, химик, энциклопедист, один из крупнейших ученых и богословов своего времени. Занимался проблемами биологии, медицины, физики и химии, проявлял интерес к философии, теологии и языкознанию. Выделил химию в самостоятельную науку, положил начало аналитической химии.

Брундтланд (Brundtland G. H.) Гро Харлем (родился 1939) — экс-премьер-министр Норвегии, международный деятель. Возглавляла МКСОР (Международную комиссию по окружающей среде и развитию Генеральной Ассамблеи ООН), представившую в 1987 году доклад, посвященный перспективам развития цивилизации в конце XX и XXI веке.

Бэр Карл Максимович (1792–1876) — эстонский естествоиспытатель, эмбриолог. Изучал эмбриональное развитие многих видов животных. Впервые описал яйцеклетку млекопитающих. Автор закона зародышевого сходства (закона Бэра). Благодаря своим ихтиологическим работам считается одним из основателей популяционной экологии.

Бюффон (Buffon G. L. L.) Жорж Луи Леклерк (1707–1788) — французский естествоиспытатель, автор 44-томной «Естественной истории» — энциклопедии зоологии и ботаники того времени, в которой высказал идеи об изменчивости видов со временем.

Вавилов Николай Иванович (1887–1943) — советский ботаник, генетик и селекционер. При его участии был организован сбор селекционного материала по всему миру и создана мировая коллекция культурных растений. Сформулировал закон гомологических рядов в наследственной изменчивости (1920); установил центры происхождения культурных растений (1926); создал учение об иммунитете

те растений к инфекционным заболеваниям (1919); теоретически обосновал принципы селекции растений (1934). Репрессирован по ложному обвинению, погиб в заключении.

Вейсман (Weismann A.) Август (1834–1914) — немецкий зоолог, эволюционист. Основные направления исследований: наследственность и индивидуальное развитие. Автор концепции непрерывности «зародышевой плазмы». Экспериментально показал ненаследственность последствий травм, отрицал наследование приобретенных признаков. Основатель неодарвинизма.

Вернадский Владимир Иванович (1863–1945) — российский и советский биогеохимик, минеролог. Основатель геохимии, в рамках которой исследовал закономерности строения и состава Земли, круговорота элементов в земной коре. Обосновал планетарное значение активности живых организмов (1923). Создатель учения о биосфере. Один из создателей (в частности, совместно с Тейяром де Шарденом) учения о ноосфере.

Вольтерра (Volterra V.) Вито (1860–1940) — итальянский математик. Основные направления работы посвящены дифференциальным и интегральным уравнениям, теории упругости, функциональному анализу и теории множеств. Работал над усовершенствованием дирижаблей. Предложил модели для описания внутривидового взаимодействия, по своей сути близкие к модели Лотки.

Воронцов Николай Николаевич (1934–2000) — российский зоолог, эволюционист, эколог и генетик. Предложил теорию хромосомного видообразования, широко применил в систематике млекопитающих хромосомный, генетический и различные молекулярно-биологические методы. Сформулировал принцип неравномерности темпов эволюции органов одной системы и принцип компенсации функций.

Гаузе Георгий Францевич (1910–1986) — советский микробиолог. Основные направления исследований: изыскание антибиотиков и механизмов их действия на молекулярном уровне. Занимался вопросами классификации актиномицетов. В результате экспериментов по лабораторному выращиванию инфузорий в 1931–1935 гг., подтвердил полученные на математических моделях

выводы В. Вольтерры, названные законом конкурентного исключения.

Геккель (Haeckel E. H.) Эрнст Генрих (1834–1919) — немецкий зоолог, эволюционист, антрополог и философ. Активный сторонник дарвинизма, создатель первых (часто недостаточно обоснованных) филогенетических «деревьев». Разработал теорию происхождения многоклеточных (теория гастролы, 1866) и сформулировал биогенетический закон, устанавливающий связь между онто- и филогенезом. Предложил термин «экология» (1866).

Гексли (Huxley Th. H.) Томас Генри (1825–1895) — английский зоолог, палеонтолог, эволюционист. Сторонник Ч. Дарвина, больше кого бы то ни было сделавший для распространения дарвинизма. Разработал основы классификации позвоночных, развил положение о единстве строения их черепа. Доказал морфологическую близость птиц и пресмыкающихся, описал связь медуз и полипов.

Гете (Goethe J. W.) Иоганн Вольфганг (1749–1832) — великий немецкий поэт, а также автор работ по многим отраслям биологии, медицины, физики и геологии. Сторонник трансформизма, один из создателей морфологии.

Глизон (Gleason H. A.) Генри (1882–1975) — американский геоботаник. Разработал индивидуалистскую концепцию растительного сообщества. Внес важный вклад в современные представления о непрерывности растительного покрова.

Глогер (Gloger C. W. L.) Константин (1803–1863) — польский и немецкий орнитолог. Установил экогеографическую закономерность, впоследствии получившую название «правило Глогера».

Гольдшмидт (Goldshmidt R.) Ричард (1878–1958) — немецкий генетик и зоолог, с 1936 года в США. Основные направления исследований: цитология и гистология простейших, генетика пола. Предложил концепцию макромутаций, изменяющих характер развития организмов и приводящих к развитию «многообещающих уродов», ставшую одной из основ неосальтационизма (представления о скачкообразном характере эволюции).

Гринелл (Grinnell J.) Джозеф (1877–1939) — американский зоолог, эколог, биогеограф. Впервые употребил понятие «экологическая ниша», подразумевая под ним пространственное место, характерное для вида в экосистеме (1917).

Гулд (Stephen J. G.) Джей Стивен (1941–2002) — американский палеонтолог и эволюционист. Автор энциклопедических сводок по теории эволюции. Выступил с критикой синтетической теории эволюции, один из авторов концепции прерывистого равновесия.

Гумбольдт (Humboldt F. W. H. A. von) Фридрих Вильгельм Генрих Александр фон (1769–1859) — великий немецкий естествоиспытатель, географ и путешественник. Основатель географии растительности и экологической географии растений. Обосновал идею закономерного зонального распространения растительности на поверхности Земли (широтная и вертикальная зональность), описал «физиогномические типы» (жизненные формы) растений. Итоговый труд жизни — многотомная монография «Космос», синтезировавшая достижения естествознания того времени в целостной картине мироздания.

Дарвин (Darwin Ch. R.) Чарльз Роберт (1809–1882) — английский естествоиспытатель. В 1831–1835 году совершил кругосветное путешествие. В 1858 году сообщил о своей теории эволюции (одновременно с сообщением о сходных выводах А. Уолеса), а в 1859 году опубликовал книгу «Происхождение видов». В книге «Происхождение человека и половой отбор» (1971) распространил выводы своей теории на человека. Вероятно, кроме Аристотеля никто не оказал такое влияние на развитие биологии, как Дарвин.

Де Фриз (DeVries H.) Гуго (1848–1935) — голландский ботаник и генетик. Изучал явления осмоса, плазмолиза и деплазмолиза в растительных клетках. Одновременно с Карлом Корренсом и Эрихом Чермаком переоткрыл законы Г. Менделя (1900). Создатель мутационной теории эволюции.

Докучаев Василий Васильевич (1846–1903) — российский почвовед и агроном. Возглавлял работы по составлению почвенной карты европейской части России и исследованию черноземных почв, их классификации, происхождения, распространения. Дал

научную классификацию почв, основанную на генетическом принципе.

Жерихин Владимир Васильевич (1945–2001) — российский биолог, палеонтолог. Основные направления исследований: биоэволюционные факторы эволюции, природа и происхождение основных наземных биомов, биотические кризисы, их механизмы и фазы, проблема смены фаунистических комплексов на рубеже мезозоя и кайнозоя.

Зюсс (Sues E.) Эдуард (1831–1914) — австрийский геолог. Впервые обосновал понятие «биосферы» как географической оболочки Земли, занятой жизнью. Ввел значительное количество понятий в геологии и исторической биогеографии.

Йогансен (Johannsen W. L.) Вильгельм Людвиг (1857–1927) — датский генетик. Его опыты, в которых была доказана неэффективность отбора в чистых линиях, стали одной из причин кризиса классического дарвинизма. Автор понятий «ген», «генотип», «фенотип», впервые упомянул понятие «популяция» в значении, близком к современному.

Капица Сергей Петрович (родился 1928) — русский и советский учёный, телеведущий. Доктор физико-математических наук, профессор. Создатель феноменологической математической модели гиперболического роста численности населения Земли.

Клементс (Clements F. E.) Фредерик Эдуард (1874–1945) — американский эколог растений. Разработал организмистскую концепцию растительного сообщества. Совокупность растительности и животного мира предложил именовать биомом (1916). Обосновал динамическую концепцию растительных сукцессий (1916). Ввел понятие «экотон» (1936), обозначающее относительно резкую переходную зону между сообществами.

Ковалевский Владимир Онуфриевич, (1842–1883) — русский зоолог и палеонтолог; основоположник эволюционной палеонтологии. Занимался изучением палеонтологической истории млекопитающих, в частности копытных.

Красилов Валентин Абрамович (род. 1937) — известный российский палеонтолог. Исследования посвящены изучению флоры палеозоя-кайнозоя, палеоэкологии, теории эволюции. Создатель экосистемной теории экологии.

Кювье (Cuvier G. L. Ch. F. D.) Жорж Леопольд Кретьен Фредерик Дагобер (1769–1832) — французский зоолог, сравнительный анатом, палеонтолог. Заложил основы сравнительной анатомии и палеонтологии. Создал учение о типах животных, описал взаимную связь («корреляцию») разных частей тела животных. Сторонник постоянства видов, своим авторитетом затормозивший распространение эволюционных взглядов. Предложил теорию катастроф, объясняющую историческую смену видов.

Лавлок (Lovelock J. E.) Джеймс Эфраим (родился 1919) — английский и американский эколог; после работы в НАСА объявил себя «свободным ученым». Создатель гипотезы Геи, один из лидеров современного природоохранного движения.

Лавуазье (Lavoisier A. L.) Антуан Лоран (1743–1794) — французский химик. Один из основателей современной химии и химической номенклатуры. Дал определение понятия «химический элемент». Описал три группы организмов, отличающихся их ролью в круговороте элементов в природе (соответствуют современным продуцентам, консументам и редуцентам). Занимался изучением дыхания; предположил, что оно подобно горению и является основным источником теплообразования в организме животных.

Ламарк (Lamarck J. B. P. A. de Monet) Жан Батист Пьер Антуан де Моне (1744–1829) — французский естествоиспытатель. Разделил животных на беспозвоночных и позвоночных, вместе с Г.Р. Тревиранусом ввел термин «биология», употребил понятие «биосфера». Сформулировал положение о роли среды в возникновении многообразия форм живых существ. В книге «Философия зоологии» (1809.) предложил первую эволюционную концепцию, включавшую представления о происхождении одних видов из других в ходе исторического усовершенствования.

Левенгук (Leeuwenhoek A. van) Антони ван (1632–1723) — голландский оптик и натуралист. Создал однолинзовые микроскопы, дававшие увеличение больше, чем в 200 раз. Впервые описал и зарисовал простейших, плесневые грибы, части тела насекомых, структуру тканей животных. Среди его открытий — инфузории, бактерии, сперматозоиды, тихоходки (тип *Tardigrada*).

Леонардо да Винчи (da Vinci L.) (1452–1519) — живописец, скульптор и ученый, универсальный гений эпохи Возрождения. Создал замечательные анатомические рисунки, совершил ряд анатомических открытий (например, доказал, что сердце человека состоит из четырех камер).

Либих (Liebig J.) Юстус (1803–1873) — немецкий химик, один из основоположников агрохимии. Предложил методы количественного химического анализа для исследования биологических систем. Разработал теорию минерального питания растений. Автор закона минимума.

Линней (Linnaeus C.) Карл (1707–1778) — шведский биолог. Создал систему классификации растений и животных в труде «Система природы» (первое из 12 прижизненных изданий вышло в 1735 г., 10-е издание, от которого ведется современный отсчет научных названий видов — 1758 г.). В своей работе вслед за К. Баугином и Дж. Реем использовал бинарную номенклатуру. Установил четкое соподчинение систематических категорий, уточнил понятие «вид».

Лоренц (Lorenz K.) Конрад (1903–1989) — австрийский зоолог, один из создателей этологии. Изучал инстинктивное поведение животных, некоторые формы их научения (запечатление детенышами родителей), роль агрессии в поведении.

Лысенко Трофим Денисович (1898–1976) — советский агроном, лжеученый. Несмотря на некоторые здравые элементы, учение Лысенко было изначально порочной попыткой перестроить биологию в соответствии с идеологией правящей Коммунистической партии. Период господства Лысенко в советской биологии получил название «Лысенковщины». Многие научные противники Лысенко (в том числе Н.И. Вавилов) были в этот период репрессированы и физически уничтожены.

Майр (Mayr E.) Эрнст (1904–2005) — американский зоолог и эволюционист. Один из создателей синтетической теории эволюции, сторонник биологической концепции вида. Признанный специалист в области систематики птиц и общей теории систематики.

Мак-Артур (MacArthur R. H.) Роберт (1930–1972) — американский эколог. Один из осно-

воположников современной географической и эволюционной экологии. Совместно с Э. Уилсоном (1967) разработал теорию «островной биогеографии», а также r — и K — стратегий адаптации.

Мальтус (Malthus T. R.) Томас Роберт (1766–1834) — английский священник, демограф и экономист. В работе «Опыт о законе народонаселения» (1798) предложил пессимистическую теорию, согласно которой население растет в геометрической прогрессии, а предложение продуктов питания — в арифметической. Этот неконтролируемый рост народонаселения должен приводить к голоду и массовой гибели людей.

Мебиус (Möbius K. A.) Карл Август (1825–1908) — немецкий зоолог и гидробиолог; один из основоположников экологии животных. Изучал биологию и экологию морской фауны; открыл явление симбиоза у морских животных. Предложил термин «биоценоз» (1877).

Мейен Сергей Викторович (1935–1987) — советский палеоботаник, эволюционист. Рассматривал вопросы палеоботаники, принципы палеофлористического районирования, расселения новых групп растений по Земному шару. Сторонник представлений о закономерном характере эволюции.

Моисеев Никита Николаевич (1917–2000) — российский математик. Созданная под его руководством модель реакции биосферы на ядерную войну, включавшая этап «ядерной зимы» (аналогичная результатам, полученным под руководством Карла Сагана в США) оказала влияние на мировую политику. Разрабатывал методологические проблемы взаимоотношения биосферы и общества.

Мюллер (Muller P. H.) Пауль Герман (1899–1965) — швейцарский химик. Разрабатывал химические средства защиты растений. Обнаружил инсектицидные свойства ДДТ.

Паллас Петр Симон (1741–1811) — русский естествоиспытатель. Исследования посвящены геологии, ботанике, зоологии, палеонтологии. Описал новые виды растений и животных. Ему принадлежит идея (1766) о генеалогическом древе. Исследовал сезонную изменчивость птиц, млекопитающих, рыб, их зоогеографию. Автор «Zoographia rossasiatica» — первой сводки по позвоночным животным России.

Пианка (иногда Пьянка; Pianka E.) Эрик (родился 1939) — американский эколог и зоолог, герпетолог. Исследовал факторы, определяющие распределение наземных позвоночных, эволюцию экологических отношений в сообществах, экологические стратегии организмов.

Раменский Леонтий Григорьевич (1884–1953) — советский ботаник и географ, луговед. Обосновал учение о непрерывности растительного покрова, основанной на экологической индивидуальности видов. Выдвинул представление об экотопологии как учении о внешней обусловленности различных местообитаний и жизненных сред. Разработал количественные методы в геоботанике.

Расницын Александр Павлович (родился 1936) — советский, российский палеонтолог, специалист по перепончатокрылым насекомым. Основные направления исследований: историческая биогеография, палеогеография. Сформулировал концепцию адаптивного компромисса.

Раункьер (Raunkiaer Ch.) Христен (1860–1938) — датский ботаник. Автор системы жизненных форм растений.

Рей (Ray J.) Джон (1627–1705) — английский систематик. Предложил оригинальные системы классификации растений и животных. Дал определение понятия «вид», использовал бинарную номенклатуру.

Рулье Карл Францевич (1814–1858) — русский естествоиспытатель, биолог-эволюционист, основоположник отечественной экологии и эволюционной палеонтологии. Основные направления исследований: биология и экология животных, палеонтология, геология. Развивал идеи о единстве организма и условий его существования. Предвосхитил некоторые идеи дарвинизма в своей теории изменения органического мира, где наследственность определялась условиями исторического развития, а изменчивость — условиями существования.

Саган (Sagan C. E.) Карл Эдвард (1934–1996) — американский астроном и популяризатор науки. Один из основателей экзобиологии; дал толчок развитию проекта по поиску внеземного разума SETI. Получил мировую известность за свои научно-популярные

книги и телевизионный сериал «Космос: Персональное Путешествие». Памятный знак в честь Сагана установлен на Марсе.

Селье (Selye H.) Ганс (1907–1982) — канадский биолог, физиолог, патолог. Изучал реакции животных на различные экстремальные воздействия. Сформулировал концепцию стресса по Селье.

Семёнов-Тянь-Шанский Андрей Петрович (1866–1942) — русский энтомолог, биогеограф. Разработал принципы биогеографического районирования Палеарктики, выяснил происхождение высокогорных фаун. Автор концепции политипического вида с географическими подвидами.

Сеченов Иван Михайлович (1829–1905) — русский естествоиспытатель и физиолог. Занимался изучением физиологии центральной нервной системы, психофизиологии, электрофизиологии, дыхательной функции крови и закономерностей растворения газов в растворах в зависимости от концентрации растворенных в них солей (правило Сеченова). Сформулировал представления о единстве организма и среды его обитания.

Симпсон (Simpson G. G.) Джордж Гейлорд (1902–1984) — американский палеонтолог, эволюционист. Один из основателей современной синтетической теории эволюции (его работы помогли связать данные палеонтологии и генетики), создатель учения о темпах и формах эволюционного процесса.

Станчинский Владимир Владимирович (1882–1942) — советский эколог и зоолог, орнитолог. Разрабатывал теорию охраны природы и заповедного дела. Один из основателей эколого-фаунистического направления в орнитологии. Предложил классификации пролетных путей птиц и биогеографических границ. Вплотную подошел к представлениям о целостности экосистемы. Репрессирован, погиб в заключении.

Сукачёв Владимир Николаевич (1880–1967) — российский, советский геоботаник, лесовод, географ. Основные направления работы: фитоценология, лесотипология, болотоведение, луговедение, палеоботаника. Основоположник биогеоценологии и один из основоположников учения о фитоценозе. Ввел понятие «биогеоценоз» (1940).

Тейяр де Шарден (Teilhard de Chardin P.) Пьер (1881–1955) — французский священник (член ордена иезуитов) и ученый. Создатель всеобъемлющей эволюционной концепции, один из открывателей синантропа (китайского *Homo erectus*). Предложил (при участии Э. Леруа и В. И. Вернадского) концепцию ноосферы.

Тенсли (Tensley A. G.) Артур Джордж (1871–1955) — английский ботаник, эколог растений. Предложил понятие «экосистема» (1935).

Теофраст (Theophrastos) (ок. 372–ок. 287 гг. до н.э.) — древнегреческий ученый, ученик и преемник Аристотеля. Написал несколько книг о растениях, предложил их первую классификацию. Считается «отцом ботаники».

Тиннеманн (Thienemann A. F.) Август (1882–1960) — немецкий эколог и лимнолог. Основные направления исследований: историческая зоогеография европейской пресноводной фауны.

Уилсон (иногда Вилсон; Wilson E. B.) Эдмунд Бичер (1856–1939) — американский цитолог, эмбриолог, зоолог. Изучал процессы эмбриогенеза и партеногенеза. Впервые показал значение половых хромосом в определении пола. Вместе с Р. Мак-Артуром (1967) описал r- и K- стратегии адаптации.

Уиттекер (Whittaker R.H.) Роберт Хардинг (1920–1981) — американский эколог, фитоценолог. Занимался вопросами классификации и ординации растительных сообществ. Отстаивал позиции сторонников континуальности растительного покрова. Первым обосновал разделение организмов на пять царств — прокариоты, протисты, грибы, растения, животные. Отвергал теорию моноклимакса, считал, что климакс является мозаичным (его концепция наиболее близка к теории поликлимакса).

Уоддингтон (Waddington C. H.) Конрад Хел (1905–1975) — английский эмбриолог, эволюционист. Изучал развитие птиц и млекопитающих, эволюционную генетику. Автор понятия «эпигенетика» и концепции эпигенетического ландшафта.

Уоллес (Wallace A. R.) Альфред Рассел (1823–1913) — английский биолог и путешественник. Один из основателей зоогеографии. Создал схему зоогеографического районирования

земной суши (1876). Независимо от Ч. Дарвина разработал теорию эволюции в результате действия естественного отбора. Автор термина «дарвинизм».

Фишер (Fisher R. A.) Рональд Эйлмер (1890–1962) — английский ученый, один из основателей современной биометрии. Автор работ по генетике, теории эволюции и математической статистике. Один из создателей синтетической теории эволюции.

Флемминг (Fleming A.) Александр (1881–1955) — английский врач, микробиолог, биохимик. Научные изыскания посвящены бактериологии, химиотерапии и иммунологии. В 1929 году получил пенициллин — первый антибиотик, нашедший широкое применение. Изучал влияние химических антисептиков на патогенные микроорганизмы.

Хаттон (иногда Геттон; Hutton J.) Джеймс (1726–1797) — шотландский геолог, считается одним из основателей геологии как науки. Впервые указал на сходство современных и древних геологических процессов; представляя Землю целостным «организмом».

Хенниг (Hennig W.) Вилли (1913–1976) — немецкий энтомолог. Формализовал рассуждения, по которым на основании сходств и различия между видами можно высказывать предположения об их филогении. Пришел к выводу, что при анализе филогении необходимо учитывать только кладогенез (разделение эволюционных ветвей) и невозможно корректно учитывать аногенез (изменение одной ветви без ее разделения). Назвал основанное им научное направление «филогенетическая систематика»; сейчас оно более известно под названием «кладистика», изначально предложенным противниками этих взглядов.

Четвериков Сергей Сергеевич (1880–1959) — советский генетик, один из создателей популяционной генетики. Сформулировал закон равновесия при свободном скрещивании. Показал роль изоляции (географической, экологической, временной) в дифференциации вида. Его открытие разнообразия особей в естественных популяциях подтолкнуло создание синтетической теории эволюции.

Шварц Станислав Семенович (1919–1976) — советский зоолог, эколог. Основные работы посвящены учению о популяциях. Разработал

методику оценки физиологического состояния природных популяций животных, изучал проявления эффекта группы у различных организмов.

Шелфорд (Shelford V. E.) Виктор Эрнест (1877–1968) — американский зоолог, эколог. Основные работы посвящены биоценологии. Изучал взаимодействие организмов в наземных экосистемах, сукцессии. Сформулировал дополнение к закону минимума Либиха, названное его именем (1913).

Шмальгаузен Иван Иванович (1884–1963) — советский зоолог, морфолог, эволюционист. Создатель теории стабилизирующего отбора (1938–1946), автор эмбриологических, сравнительно-анатомических, палеонтологических, биоклибернетических работ.

Эмпедокл (ок. 490–ок. 430 гг. до н.э.) — древнегреческий философ. Считал, что организмы возникли благодаря случайным сочетаниям органов, а до нашего времени дожили только удачные сочетания. Это можно считать первой аналогией идеи естественного отбора.

Приложение VI. Глоссарий

Абиогенез (греч. *a* — не, без; *bios* — жизнь; *genesis* — происхождение) — теория происхождения жизни из неживой материи (по современному представлению — в результате химической эволюции органических веществ и усложнения геохимических циклов).

Абиотические факторы (греч. *a* — не, без; *bios* — жизнь) — группа экологических факторов, связанных по своему происхождению с неживой природой.

Агросистемы (лат. *ager* — земля; греч. *systema* — составленное из частей, соединение) — искусственные сельскохозяйственные экосистемы, которые заселены измененными человеком растениями и животными.

Адаптация (лат. *adaptare* — приспособлять) — приспособление, морфофизиологическое, поведенческое или иное соответствие организмов определенного вида и их образа жизни.

Аддитивные свойства системы (лат. *additio* — прибавление) — свойства системы, которые могут быть определены как сумма соответствующих свойств ее подсистем.

Аксессуары (франц. *accessoire* — вспомогательные детали) — группа экологических факторов, действие которых не является жизненно необходимым для организмов (в классификации факторов по их важности).

Аллометрический рост (греч. *allos* — другой, иной; *metron* — мера) — неравномерный рост частей тела в процессе развития организма. Может быть отрицательным (замедленный рост головы по отношению к телу у детей) и положительным (ускоренный рост рогов у жвачных парнокопытных млекопитающих).

Альbedo (нем. *Albedo* — светлый) — отражательная способность какой-либо поверхности, измеряемая в процентах. Абсолютно черное тело имеет альbedo равное 0%, а отражающее все падающее на него излучение — 100%.

Альтруистическое поведение (лат. *alter* — другой) — действия особи, нацеленные на принесение пользы ее сородичам, которые сопряжены с ущербом или риском для самой этой особи.

Аменсализм (греч. *a* — не, без; лат. *mensa* — стол, трапеза) — тип взаимоотношений между популяциями или видами, в которых одна популяция испытывает неблагоприятное воздействие другой, сама на нее никак не влияя. Крайнее проявление конкуренции.

Анабиоз (греч. *anabiosis* — оживление, возвращение к жизни) — приспособление организмов к переживанию неблагоприятных внешних условий (низкой температуре, отсутствию влаги и др.). Состояние организма, при котором жизненные процессы замедлены и видимые проявления жизни почти отсутствуют. При наступлении благоприятных условий организм возвращается к нормальным жизненным показателям.

Анаэробы (греч. *an* — не, без; *aer* — воздух; *bios* — жизнь) — организмы, которые способны жить и развиваться в отсутствие свободного кислорода. Могут быть облигатными (существовать только в отсутствие кислорода) или факультативными (способными выживать и в кислородной среде). Как окислители используют органические или неорганические вещества (нитраты, соединения серы, CO₂).

Антибиотики (греч. *anti* — против; *bios* — жизнь) — химические вещества грибов и бактерий, способные в малых количествах оказывать токсическое воздействие на другие микроорганизмы. К ним также зачастую относят антимикробные вещества, выделяемые высшими растениями (фитонциды) и животными. В лечебной практике впервые антибиотическое воздействие было открыто для пеницилина А. Флемингом в 1929 г.

Антропогенез (греч. *anthropos* — человек; *genesis* — происхождение) — происхождение человека в ходе эволюции, его становлении его как вида.

Антропические факторы (греч. *anthropos* — человек) — группа экологических факторов, связанные с деятельностью человека по преобразованию неживой и живой природы. По происхождению могут быть разделены на техногенные и агрогенные факторы. Иногда это понятие используется как синоним понятия «антропогенные факторы».

Антропогенные факторы (греч. *anthropos* — человек; лат. *genos* — род, происхождение) — группа экологических факторов, связанные с прямым влиянием человека, как живого существа, на окружающую среду. Иногда это понятие используется как синоним понятия «антропические факторы». См. также пункт 5.2.

Ареал (лат. *area* — площадь, пространство) — часть земной поверхности, в границах которой распространен и проходит полный цикл

развития данный таксон (вид, род и т.п.) или тип сообщества.

Архебактерии (греч. *archaios* — древний; *bacteria* — палочка) — группа прокариот, отличающаяся по ряду существенных физиолого-биохимических особенностей от истинных бактерий (зубактерий). Некоторые представители обладают особым типом фотосинтеза, при котором поглощение квантов света производится не хлорофиллом, а бактериородопсином. Кархебактериям относятся метанобразующие бактерии, окисляющие и восстанавливающие серу термофилы, гало-бактерии и термоплазмы.

Аутэкология (англ. *out* — вне; греч. *oikos* — дом, родина; *logos* — наука) — раздел экологии, рассматривающий взаимодействие со средой отдельных организмов. Синонимы — экология организмов, факториальная экология, физиологическая экология.

Аэробы (греч. *aer* — воздух; *bios* — жизнь) — организмы, которые способны жить и развиваться только при наличии в среде свободного кислорода, используемый в качестве окислителя. Могут быть облигатными (существовать только в присутствии кислорода) или факультативными (способными выживать и в бескислородной среде). К аэробным организмам относится большинство эукариот.

Бентос (греч. *benthos* — глубина) — совокупность организмов, обитающих внутри и на поверхности грунта морских и континентальных водоемов. Включает растительную (фитобентос), животную (зообентос) составляющие, а также бактерий и низшие грибы.

Биомасса (греч. *bios* — жизнь; лат. *massa* — гряда, ком) — суммарная масса особей вида или сообщества организмов. Выражается в массе сухого или сырого вещества, отнесенных к единицам площади или объема местообитания (кг/га, г/м², кг/м³ и др.). Для соотношения с потоком энергии в экосистеме ее выражают в единицах энергии на единицу площади поверхности (Дж/м²).

Биотические факторы (греч. *bios* — жизнь) — группа экологических факторов, связанных по своему происхождению с живыми организмами.

Биотоп (греч. *bios* — жизнь; *topos* — место) — участок земной поверхности с однотипными

значениями абиотических факторов, занятый определенным биоценозом. Неорганический компонент биогеоценоза. Аналогичное понятие — местообитание.

Биогеохимический цикл (греч. *bios* — жизнь; *ge* — земля; *chemeia* — химия; *kuklos* — круг) — совокупность относительно замкнутых путей перемещения веществ и энергии между компонентами биосферы, обусловленные жизнедеятельностью организмов. Термин предложен В. И. Вернадским (1910–1912).

Биогеоценоз (греч. *bios* — жизнь; *ge* — земля; *koinos* — общий) — относительно однородный участок земной поверхности с определенным типом растительности и составом живых (биоценоз) и неживых (геоценоз) компонентов, объединенных круговоротом веществ и потоком энергии. Совокупность биогеоценозов образует биосферу. Понятие близко к понятию «экосистема», отличаясь от нее определенным масштабом. Термин предложен в 1940 г. В. Н. Сукачевым.

Биогенные элементы или **биогены** (греч. *bios* — жизнь; лат. *genos* — род, происхождение) — химические элементы, постоянно входящие в состав организмов и выполняющие определенные биологические функции. К ним относятся примерно половина из распространенных в земной коре элементов.

Биогеоценология (греч. *bios* — жизнь; *ge* — земля; *koinos* — общий; *logos* — наука, учение) — раздел экологии, рассматривающий процессы, протекающие в биогеоценозах. Синоним — экология экосистем.

Биосистема (греч. *bios* — жизнь; *systema* — составленное из частей, соединение) — живая система. Может включать как живые, так и неживые компоненты (например, в состав экосистем входит местообитание).

Биом (греч. *bios* — жизнь; лат. *-oma* — окончание, обозначающее совокупность) — совокупность различных групп организмов и среды их обитания в определенной ландшафтно-географической зоне, например в тундре, пустыне и т.д.; крупный региональный тип экосистем.

Биосфера (греч. *bios* — жизнь; *sphaira* — шар) — оболочка Земли, состав и процессы в которой определяются деятельностью живых организмов.

Биосферология (греч. *bios* — жизнь; *sphaira* — шар; *logos* — наука, учение) — раздел экологии, рассматривающий процессы, протекающие в биосфере.

Биоценоз (греч. *bios* — жизнь; *koinos* — общий) — совокупность живых организмов, совместно населяющих относительно однородный участок; один из компонентов биогеоценоза. Его структура устойчиво поддерживается во времени за счет взаимодействий всех его компонентов, прежде всего — посредством трофических связей. Термин предложен в 1877 г. К. Мебиусом.

Борьба за существование — одно из основных понятий теории эволюции Ч. Дарвина, под которым он понимал совокупность отношений между особями и факторами окружающей среды. Эти отношения определяют успех выживания и оставления потомства в ходе внутривидовой и межвидовой конкуренции и других взаимоотношений между особями и особей с окружающей средой.

Венская конвенция об охране озонового слоя — конвенция о прекращении производства и продажи веществ, истощающих озоновый слой. Заключена в 1985 году, получила развитие в Монреальском протоколе.

Вид — основная структурная единица в системе живых организмов, качественный этап их эволюции. Общепринятое определение не разработано. Обычно под этим определением понимается совокупность популяций особей, способных к скрещиванию с образованием плодовитого потомства, населяющих определенный ареал и обладающих рядом морфофизиологических особенностей и типов взаимоотношений с окружающей средой.

Викаристы (лат. *vicarius* — заместитель, наместник) — виды растений и животных, принадлежащие к одной жизненной форме и занимающие сходные экологические ниши в различных географических регионах. Могут быть как близкородственными, так и таксономически удаленными (но сходными в результате конвергенции).

Виолент (лат. *violentia* — население) — тип стратегии (ценотип), выделенный А.Г. Раменским. Аналогичен конкуренту по Грайму.

Вириоды (лат. *virus* — яд, греч. *eidos* — форма, вид) — инфекционные агенты,

представляющие низкомолекулярную одноцепочечную кольцевую РНК (молекулярной массой 150°000–170°000), не кодирующую собственные белки. Вызывают болезни растений и животных.

Газообмен — совокупность процессов обмена газами между организмами и окружающей средой. Состав поглощаемых и выделяемых газов зависит от особенностей обмена веществ организма. Основными поглощаемыми веществами являются O_2 , CO_2 и др., а выделяемыми — CO_2 , O_2 , пары H_2O и пр.

–галинность (греч. *hals* — соль) — корень, используемый в терминах, описывающих толерантность к солёности.

Гаузе принцип; закон конкурентного исключения — два вида, занимающие одну экологическую нишу, не могут устойчиво сосуществовать в одном местообитании; сосуществование видов связано с разделением экологических ниш. Сформулирован российским биологом Г. Ф. Гаузе на основании экспериментов по лабораторному выращиванию инфузорий в 1931–1935 гг.

Гемипопуляция (греч. *hemi* — половина; лат. *populus* — народ, население) — части популяции, занимающие различные экологические ниши (например, личинки и взрослые особи стрекоз или лягушек). Понятие введено В.М. Беклемишевым.

Геохронологическая шкала (греч. *ge* — земля; *chronos* — время; *logos* — учение; лат. *scala* — лестница) — последовательность временных промежутков, соответствующих последовательности осадочных пород в земной коре, которая используется для описания земной истории. Наиболее известные подразделения геохронологической шкалы — эры и периоды.

Геоценоз (греч. *ge* — земля; *koinos* — общий) — неживая часть биогеоценоза.

Гетеротрофы (греч. *heteros* — другой; *trophe* — питание) — организмы, использующие в качестве источника углерода и энергии готовые органические вещества. К ним относятся все животные, грибы, большинство бактерий, и бесхлорофильные наземные растения.

Гея; Геи гипотеза (греч. *Ge, Gaia* — в древнегреческой мифологии богиня зем-

ли) — сформулированное в 1970-х годах XX века английским химиком Дж. Лавлоком и американским биологом Л. Маргулис представление о Земле, как о целостной саморегулирующейся системе, поддерживающей условия, требуемые для существования на ее поверхности жизни.

–гигричность (греч. *hygros* — влажный) — корень, используемый в терминах, описывающих толерантность к влажности.

Гидрологический цикл (греч. *hydor* — вода, влага; *logos* — наука, учение; *kyklos* — круг) — круговорот воды в природе. Обеспечивается испарением и транспирацией.

Гипер- (греч. *hyper* — над, сверх, по ту сторону) — приставка, указывающая на превышение нормы.

Гипо- (греч. *hypo* — внизу, снизу, под) — приставка, указывающая на понижение по сравнению с нормой, расположение ниже какого-то уровня.

Гликолиз (греч. *glykys* — сладкий; *lysis* — разложение, растворение) — ферментативный анаэробный процесс распада углеводов. Филогенетически наиболее древний путь расщепления глюкозы, который широко распространен в природе и играет важную роль в обмене веществ живых организмов. Обеспечивает клетку энергией в условиях недостатка кислорода, а у облигатных анаэробов является единственным путем получения энергии.

Голофаги (греч. *holos* — весь; *phagos* — пожирающий) или **истинные хищники** — организмы-эксплуататоры, убивающие жертву сразу.

Гомойотермность (греч. *homoios* — одинаковый; *therme* — теплота, жар) — тип терморегуляции, при котором животное поддерживает постоянную относительно высокую температуру тела благодаря наличию регуляторных механизмов для поддержания как нижней, так и верхней ее границы.

Демографические пирамиды (греч. *demos* — народ; *grapho* — пишу) — один из способов графического отображения изменения возрастного и (или) полового состава популяции, представленных в демографических таблицах. Позволяют проследить историю той или иной популяции.

Демографические таблицы (греч. *demos* — народ; *grapho* — пишу) — метод представле-

ния данных об изменении половозрастного состава популяций.

Демография (греч. *demos* — народ; *grapho* — пишу) — наука о народонаселении, его численности и закономерностях изменения, составе, распределении на поверхности Земли.

Детрит (лат. *detritus* — истертый) — органическое вещество в процессе разложения, а также содержащиеся в нем микроорганизмы. Играет важную роль в круговороте органического вещества (детритная пищевая цепь), является запасом биогенов, входит в состав почвы.

Детритная трофическая цепь (лат. *detritus* — истертый) или **цепь разложения** — пищевая цепь, основой которой является детрит. Состоит из детритофагов и питающихся ими хищников.

Детритофаги (лат. *detritus* — истертый; греч. *phagos* — пожирающий) — животные, питающиеся детритом.

Динамические характеристики популяции (греч. *dynamikos* — относящийся к силе, сильный; *charakter* — печать, особенность) — характеристики популяции, показывающие изменение статических характеристик во времени. К ним относятся рождаемость, смертность и миграции.

Динамичность (греч. *dynamis* — сила) — состояние непрерывных изменений, характерное для всех уровней организации живой материи. Примерами динамичности биосистем являются гибель и размножение особей в составе популяции или подвижность клеток и организмов.

Дыхание — одна из основных функций аэробных живых организмов, ферментативное окисление органических веществ кислородом с выделением энергии. Иногда этот термин используют для обозначения газообмена, обеспечивающего дыхание: получения организмом кислорода и выделения им углекислого газа.

Емкость среды — переменная *K* в уравнении экспоненциального роста численности популяции, характеризующая равновесную численность популяции, при которой она потребляет все имеющиеся ресурсы.

Естественный отбор — основной движущий фактор эволюции, преимущественное вы-

живание и/или оставление потомства более приспособленными особями. Предпосылкой отбора является изменчивость организмов. Учение о естественном отборе впервые разработано Ч. Дарвином и, независимо от него, А. Уоллесом.

Жизненная форма — устойчивый комплекс адаптаций к определенному образу жизни, зачастую выражающийся в характерном внешнем облике. К одним и тем же жизненным формам могут принадлежать как родственные, так и неродственные организмы. Одним из первых (под названием «физиогномические типы») жизненные формы описал А. Гумбольдт, известность получила классификация жизненных форм растений, предложенная К. Раункиером.

Жизненный цикл (греч. *kuklos* — круг) — совокупность всех фаз развития, пройдя которые организм достигает зрелости и может дать жизнь следующему поколению. Простой жизненный цикл характерен для особей с прямым развитием (кузнечик). Сложный — для особей, развивающихся с метаморфозом. Может включать развитие в ходе онтогенеза одной особи (майский жук), так и развитие со чередованием поколений и типов размножения (сцифоидные медузы, растения с поколениями спорифита и гаметофита).

Жизнь — феномен, частью проявлений которого является наше существование. Не имеет общепринятого определения. Предлагаемое в курсе определение: жизнь — поддержание и воспроизводство характерных высокоупорядоченных структур, которое совершенствуется в ходе эволюции и осуществляется в соответствии с внутренней программой благодаря внешним источникам вещества и энергии.

Зоопланктон (греч. *zoe* — жизнь; *planktos* — блуждающий) — см. Планктон.

Изменчивость — свойство живых организмов существовать в различных формах. Может реализовываться у отдельных организмов или клеток в ходе онтогенеза или в пределах группы организмов в ряду поколений при половом и бесполом размножении.

Информация (лат. *informatio* — разъяснение, изложение) — упорядоченность, которая может передать определенный смысл; любые

данные, передаваемые с помощью каких-либо носителей.

Каротиноиды (лат. *cariota* — морковь; греч. *eidos* — форма, вид) — желтые, оранжевые или красные пигменты бактерий, грибов и высших растений. К ним же относятся каротины — оранжево-желтые сопровождающие пигменты фотосинтеза.

Киотский протокол — международное соглашение, направленное на значительное сокращение промышленных выбросов CO₂ к 2010 году по сравнению с 1990-м. Подписан в 1997 году как приложение к Рамочной конвенции ООН об изменении климата.

Коадаптация (лат. *coadaptatio* — взаимное приспособление) — взаимное приспособление совместно обитающих видов (например, клевер и опыляющих его шмели) ко взаимодействию друг с другом в процессе коэволюции.

Комменсал (лат. *com* — с, вместе; *mensa* — стол, трапеза) — популяции, получающие выгоду от популяций другого вида в ходе комменсализма.

Комменсализм (лат. *com* — с, вместе; *mensa* — стол, трапеза) — тип взаимоотношений между популяциями или видами. Прямые или опосредованные через среду отношения, при которых особи одного вида (комменсала) получают выгоду от особей другого вида (хозяина). Присутствие комменсала для хозяина безразлично. Комменсал может получать от хозяина убежище, защиту, измененную среду обитания, перемещение или, чаще всего, пищу.

Компасовые реакции (ит. *compassare* — измерять шагами) — способ ориентации, основанный на сохранении постоянного угла между направлением движения и световыми лучами от естественных источников света (солнце, луна). В тех случаях, когда в качестве источника света выбирается искусственный объект, может приводить к движению по сужающейся спирали (при движении ночных бабочек на огонь свечи).

Конвергенция (лат. *convergere* — приближаться, сходиться) — независимое развитие сходных признаков у таксономически далеких групп организмов, обитающих в сходных условиях среды. В сходных местообитаниях могут развиваться целые биоценозы, вклю-

чающие ряды конвергентных видов. Так в Австралии эволюция сумчатых привела к формированию конвергентных с плацентарными видов (волак — сумчатый волак, крот — сумчатый крот и т.д.). Термин введен Ч. Дарвином.

Конкурент (лат. *conkurro* — сбегаюсь, stalkиваюсь) — участник конкурентных взаимоотношений. По классификации Дж. Грайма — **тип С** (англ. *competitor* — конкурент), тратящий большую часть энергии на поддержание жизни взрослых организмов, доминирует в устойчивых сообществах. В классификации Раменского — виолент.

Конкурентного исключения правило (закон) — см. Гаузе принцип.

Консументы (лат. *consumo* — потребляю) — гетеротрофные организмы, являющиеся в трофической цепи потребителями органических веществ, произведенных продуцентами. Консументы I порядка — растительноядные животные, II и последующих порядков — хищники. См. также Редуценты.

Кора — внешняя твердая оболочка Земли, включающая твердые поверхностные слои осадочных пород и веществ, подобных базальту, а также верхние слои мантии. Строение океанической коры отличается от строения континентальной.

Коэволюция (лат. *co* — с, вместе и *evolutio* — эволюция) — совместная эволюция разных видов, тесно связанных в одном биоценозе. Такие взаимоотношения определяют взаимную необходимость взаимодействующих видов: паразиты и хозяева, растения и растительноядные животные и т.п. Результатом коэволюции являются коадаптации, обеспечивающие их совместное существование и целостность биоценоза в целом.

Креационизм (лат. *creatio* — созидание) — концепция, рассматривающая возникновение жизни (и, шире, — Вселенной) как акт Божественного творения. Является предметом веры, а не научной теорией. Зачастую сочетается с фиксизмом — представлением о неизменности видов в их историческом развитии. Научную альтернативу креационизму составляет гипотеза абиогенеза в результате естественной эволюции неживой материи.

Кривые выживания — один из способов графического отображения информации об

изменении численности в разных возрастных группах, представленном в демографических таблицах. Р. Перлем были выделены три основных типа, реальные кривые выживания различных организмов являются их сочетанием.

Либиха закон минимума — на рост и развитие организма наибольшее влияние оказывает тот ресурс, доля обеспеченности которым минимальна. Сформулирован в 1840 году немецким агрохимиком Ю. Либихом.

Лимитирующий фактор (лат. *limitis* — межа, предел) — тот экологический фактор, который оказывает наибольшее воздействие на рассматриваемый организм и в силу этого определяет предел его развития или распространения.

Макро- (греч. *makros* — большой) — приставка, обозначающая большой размер, изучение больших объектов.

Мантия (лат. *mantus* — покрывало, плащ) — оболочка Земли, расположенная между корой и ядром.

Мезо- (греч. *mesos* — средний, промежуточный) — приставка, означающая среднюю величину или промежуточное положение.

Мерофаги (греч. *meros* — часть, доля; *phagos* — пожирающий) или **пастбищные хищники** — организмы-эксплуататоры, съедающие только часть жертвы, часто не нанося ей смертельный ущерб.

Местообитание — составная часть экосистемы, совокупность ее неживых компонентов.

Метапопуляция (греч. *meta* — после, за, через; лат. *populus* — народ, население) — длительно существующая популяция, состоящая из недолговечных субпопуляций, обеспечивающих ее единство за счет обмена мигрантами.

Миграция (лат. *migratio* — переселение, перемещение) — закономерные перемещения животных между различными участками земной поверхности или разными средами обитания. Различают периодические (суточные, сезонные) и непериодические (нерегулярные массовые переселения оседлых животных, вызванные сменой условий существования) миграции. Как динамическая характеристика популяций связана с выходом из состава одной популяции (эмиграцией) и вселением в другую (иммиграцией).

Микориза (греч. *mykes* — гриб; *rhiza* — корень) — мутуализм мицелия гриба и корней высшего растения. Грибы разлагают недоступные растению органические соединения почвы, способствуя усвоению фосфора и азота, вырабатывают витамины и активаторы роста, а сами получают углеводы, извлекаемые из корня растения.

Микро- (греч. *mikros* — малый) — приставка, применяемая для обозначения объектов малого размера, ограниченной области чего-либо.

Мутуализм (лат. *mutuus* — взаимный) — облигатный симбиоз. Взаимовыгодные отношения между двумя популяциями или видами, при котором они встречаются только вместе.

Моделирование (лат. *modulus* — мера, образец) — исследование каких-либо явлений, процессов или систем объектов путем построения их моделей — аналогично устроенных систем.

Модель (лат. *modulus* — мера, образец) — система, созданная для изучения системы-оригинала. Должна иметь сходный характер взаимодействия частей и благодаря этому обладать подобными эмергентными свойствами.

Монреальский протокол — международное соглашение, требующее полного прекращения производства и продажи хлорфторуглеродных веществ, источающих озоновый слой, к 2010 году. Подписан в 1987 г как приложение к Венской конвенции.

Наследственность — свойство организмов обеспечивать преемственность свойств между поколениями. Реализуется в процессе воспроизведения в ряду поколений специфического характера обмена веществ и онтогенеза в определенных условиях внешней среды.

Нейтрализм (лат. *neuter* — ни тот, ни другой) — тип взаимоотношений между популяциями или видами, при которых они никак не влияют друг на друга, либо таким влиянием можно пренебречь.

Нектон (греч. *nektos* — плавающий) — совокупность активно плавающих в толще воды животных, способных противостоять течению и преодолевать большие расстояния. К ним относятся рыбы, кальмары, китообразные,

ластоногие, морские черепахи, морские змеи и др.

Облигатный (лат. *obligatus* — обязательный, неперенный) — термин, указывающий на обязательность выполнения каких-либо условий существования (облигатный паразит — организм, для которого паразитический образ жизни единственно возможный).

Обмен веществ — важнейшая особенность биосистем. Совокупность происходящих в живых системах химических преобразований и перемещений веществ, обеспечивающая их нормальное функционирование.

-оксибионность (нем. *Oxy* — кислород; греч. *biontos* — живущий) — корень, используемый в терминах, описывающих толерантность к содержанию кислорода в воде.

Олиго- (греч. *oligos* — немногий, незначительный) — приставка, указывающая на приспособленность к низким значениям рассматриваемого фактора.

Онтогенез (греч. *ontos* — естество; *genesis* — происхождение) — индивидуальное развитие особи, совокупность ее превращений от зарождения до конца жизни.

Осадочный цикл — перемещение элементов (в частности, биогенов) из выветриваемых горных пород в осадки на дне водоемов, а далее, вследствие тектоники плит, их повторный подъем на доступную выветриванию поверхность. Благодаря осадочному циклу обеспечивается доступность для живых организмов большинства биогенов.

Осмоз (греч. *ostmos* — толчок, давление) — диффузия растворителя через полупроницаемую мембрану в сторону большей концентрации растворенных веществ.

Осмотическое давление (греч. *ostmos* — толчок, давление) — внешнее давление, которое необходимо приложить к раствору для прекращения поступления в него чистого растворителя через полупроницаемую мембрану.

Охрана природы — комплекс мер, предназначенных для ограничения неблагоприятного влияния человеческой деятельности на окружающую среду.

Паразитизм (греч. *parasitos* — нахлебник) — тип взаимоотношений между особями, популяциями или видами. Форма эксплуатации,

когда представитель одного вида (паразит) использует представителя другого вида как среду обитания и источник пищи, нанося ему определенный ущерб.

Паразитомды (греч. *parasitos* — нахлебник; *eidos* — форма, вид) — организмы-эксплуататоры, ведущие свободный образ жизни, но откладывающие свои яйца в жертву, на нее или около нее. Их личинки развиваются в жертве, поедая ее заживо. При этом смерть жертвы неизбежна, но отсрочена.

Паразиты (греч. *parasitos* — нахлебник) — организмы-эксплуататоры, тесно связанные со своим хозяином и забирающие у него лишь часть его ресурсов. Не обязательно причиняют смерть. Различают облигатных и факультативных паразитов. В зависимости от расположения на теле хозяина выделяют эндо- и эктопаразитов (многие эктопаразиты являются скорее мерофагами). Развитие может полностью проходить в организме хозяина или включать свободноживущие стадии или жизненные циклы со сменой хозяев. Для паразитов характерна редукция одних систем органов (пищеварительной, нервной, органов чувств) и усложнение других (половой, органов прикрепления).

Парниковый эффект — разогрев системы, поверхность которой лучше пропускает входящее электромагнитное излучение, чем исходящее. Так, атмосфера Земли относительно проницаема для солнечного света, но задерживает (благодаря парниковым газам — H_2O , CO_2 , CH_4) дальнейшее инфракрасное излучение Земли.

Пастбищная трофическая цепь или **цепь выедания** — пищевая цепь, основой которой являются автотрофные организмы (продуценты). На втором уровне стоят растительоядные организмы (консументы I порядка), еще выше — хищники (консументы II и более высоких порядков).

Пациент (лат. *patientia* — терпеливость, выносливость) — тип стратегии (ценотип), выделенный Л.Г. Раменским. Аналогичен стресс-толеранту по Грейму.

Планктон (греч. *planktos* — блуждающий) — совокупность организмов, парящих в толще воды морских и континентальных водоемов. Удерживаются в ней благодаря небольшим

размерам, плавучести, разнообразным возрастам, иногда вследствие работы органов движения. Включает растительную (фитопланктон), животную (зоопланктон) и бактериальную (бактериопланктон) составляющие.

Плотность популяции — статическая характеристика популяции, определяющая численность особей на единицу пространства. Выражается в количестве на единицу площади или объема.

Пойкилотермность (греч. *poikilos* — пестрый, разнообразный; *therme* — теплота, жар) — тип терморегуляции, при котором организм не поддерживает постоянную температуру тела благодаря использованию физиологических механизмов терморегуляции. Выживание в условиях изменяющейся температуры среды обитания обеспечивается поведенческими приспособлениями или изменением состояния организма (спячка, анабиоз и пр.).

Поли- (греч. *poly* — много, многое) — приставка, указывающая на приспособленность к высоким значениям рассматриваемого фактора.

Популяция (лат. *populus* — народ, население) — совокупность особей одного вида, обладающих общим генофондом и занимающих определенную территорию. См. также пункт 4.1.

Правило Амена — закономерность внутривидовой и межвидовой (для близких видов) изменчивости. Заключается в том, что среди родственных форм гомойотермных животных те, которые обитают в более холодном климате, имеют менее выступающие части тела (уши, ноги, хвост и т.д.). Правило сформулировал Дж. А. Амен в 1877 г.

Правило Бергмана — закономерность внутривидовой и межвидовой (для близких видов) изменчивости. Заключается в том, что среди родственных форм гомойотермных животных те, которые обитают в более холодном климате, имеют более крупные размеры тела. Правило сформулировал К. Бергман в 1847 г.

Правило Гюгера — закономерность внутривидовой и межвидовой (для близких видов) изменчивости. Согласно этому правилу, среди родственных форм гомойотермных

животных, те, которые обитают в теплом и влажном климате, имеют более яркую окраску, чем обитающие в холодном и сухом климате. Правило сформулировал К. Гюгер в 1833 г.

Приливо-отливные ритмы — адаптация морских организмов, обитающих в приливо-отливной зоне на влияние обращаемой вокруг Земли Луны, а именно к лунным суткам (24 часа 50 минут), в течение которых происходит по два прилива и отлива. К этим ритмам приурочено размножение некоторых рыб и многощетинковых червей, мечехвостов, вертикальные перемещения планктона, активность моллюсков.

Приспособленность — соответствие между особенностями биосистем и свойствами среды, с которой они взаимодействуют. Не может быть достигнута раз и навсегда, так как среда непрерывно меняется.

Продуценты (лат. *producens* — производящий, создающий) — автотрофные организмы, создающие при помощи фотосинтеза или хемосинтеза органические вещества из неорганических. Продуценты являются первым трофическим уровнем экосистем (основание экологических пирамид). Основные продуценты водных и наземных экосистем — зеленые растения.

Прокариоты (лат. *pro* — перед, раньше; греч. *karyon* — ядро) — организмы, клетки которых не имеют ядра. В настоящее время прокариоты чаще всего разделяют на два царства: эубактерий (к которому, кроме прочих, относятся цианобактерий) и архебактерий.

Протокооперация (греч. *protos* — первый; лат. *cooperatio* — сотрудничество) — тип взаимоотношений между популяциями или видами. Форма симбиоза, который характеризуется необязательными взаимовыгодными отношениями между двумя популяциями.

Профанная экология (лат. *profanus* — непросвещенный, темный) — ненаучные, часто идеализированные представления о «Природе»; неконструктивное осуждение особенностей человека и последствий его деятельности.

Раздражимость — свойство биосистем реагировать на внешние или внутренние

воздействия. Лежит в основе приспособления к изменяющимся условиям среды.

Редуценты (лат. *reducens* — возвращающий, восстанавливающий) — организмы, питающиеся мертвым органическим веществом и подвергающие его минерализации. К ним относятся организмы, входящие в состав детритной пищевой цепи (бактерии, грибы, некоторые животные).

Реквизиты (лат. *requisitum* — необходимое) — группа экологических факторов, без которых невозможно существование организмов (в классификации факторов по их важности).

Ресурсы (лат. *resurgere* — восстанавливаться, возржадаться) — группа экологических факторов, которые потребляются организмами и при этом расходуются и исчерпываются.

Репродуктивный потенциал (лат. *reproducere* — воспроизводить; *potens* — способный к чему-либо) — переменная *r* в уравнении экспоненциального роста численности популяции, характеризующая ее способность к этому увеличению.

Риниофиты (*Rhyniophyta*) — отдел вымерших древних высших растений. Известны с силура до верхнего девона. Имели гладкие побеги с сидящими на верхушках или по бокам спорангиями. Листьев и корней не было. Вероятные предки папоротникообразных.

Рудерал (от лат. *ruderis* — щебень, мусор) или **тип R** — тип стратегии, выделенный Дж. Граймом. Организмы, относящиеся к этому типу, замещают виолентов в разрушенных сообществах или используют временно не востребуемые другими видами ресурсы. В классификации Раменского — эксплерент.

Саморегуляция — поддержание постоянства свойств биосистем. Обеспечивается действием обратных связей.

Сезонные ритмы — реакция организма на регулярно повторяющиеся изменения комплекса факторов, связанные со сменой сезонов. В умеренных широтах у большинства организмов регулируются фотопериодизмом.

Система (греч. *systema* — составленное из частей; соединение) — упорядоченное целое, состоящее из взаимосвязанных частей. Системы могут быть как материальными,

так и абстрактными. Для экологии особое значение имеют биосистемы.

Симбиоз (греч. *symbiosis* — совместная жизнь) — тип взаимовыгодных взаимоотношений между популяциями или видами. Основой могут быть трофические, пространственные и иные отношения. Симбиоз может быть факультативным (протокооперация) и облигатным (мутуализм).

Синтетическая теория эволюции, СТЭ (греч. *synthesis* — соединение, составление; лат. *evolution* — развитие, развертывание) — теория, рассматривающая эволюцию как следствие изменения частот аллелей в популяциях. Сложилась в 30-40 гг. XX века как результат приложения принципов популяционной генетики к описанию эволюционных явлений.

Синэкология (греч. *syn* — вместе; *oikos* — дом, родина; *logos* — наука) — раздел экологии, изучающий системы надорганизменного уровня.

Солнечная система — звездная система, включающая звезду — Солнце, вращающиеся вокруг нее девять планет (включая Землю) и некоторые другие компоненты (пояс астероидов и кометы).

Солнце — звезда из группы желтых карликов. Состоит из 24% гелия, 75% водорода и 1% других элементов. В результате термоядерного синтеза, идущего внутри Солнца, водород превращается в вейлий, при этом выделяется энергия, благодаря которой стало возможным возникновение и развитие жизни на Земле.

Сообщество — совокупность живых существ различных видов, представляющих определенное экологическое единство. Иногда определяется как вся совокупность организмов обитающих на определенном участке земной поверхности, являясь синонимом термину «биоценоз».

Средоведение — изучение особенностей среды обитания и влияющих на нее процессов. Синоним: энвайронментология.

Стация (лат. *statio* — место, местообитание) — участок земной поверхности, занятый особями определенного вида и характеризующийся необходимыми для них экологическими условиями. Каждому виду соответствует строго определенный набор

стаций, что может служить его отличительным признаком. Чаще термин употребляется по отношению к наземным организмам, близок к более общему понятию «местообитание».

Статические характеристики популяции (греч. *statos* — стоящий; *charakter* — печать, особенность) — характеристики популяции, которые можно определить для конкретного момента времени. К ним относятся численность, половой, возрастной состав, плотность популяции, пространственное распределение.

Стено- (греч. *stenos* — узкий) — приставка, показывающая узость диапазона толерантности.

Стенобиоты (греч. *stenos* — узкий; *bios* — жизнь) — организмы, приспособленные к обитанию в строго определенных условиях внешней среды.

Стресс-толерант (англ. *stress* — давление, напряжение; лат. *tolerant* — терпеливо переносить) или **тип S** — тип стратегии, выделенный Дж. Граймом. Организмы, относящиеся к этому типу, выносят неблагоприятные условия, используя ресурсы в местах, где с ним за них почти никто не конкурирует. В классификации Раменского — пациент.

Строматолиты (греч. *stroma* — подстилка; *lithos* — камень) — окаменевшие образования с разнообразной внутренней слоистостью, возникшей в результате жизнедеятельности цианобактерий и бактерий. Известны с архея. В современных тропических морях образуются в условиях часто меняющейся солености воды.

К-стратегия (греч. *stratos* — войско; *ago* — веду) — характер приспособления видов, теряющих большую часть полученной энергии на поддержание жизни индивида. Название связано с постоянной *K* (емкостью среды) логистического уравнения роста численности популяции. Типология *r*- и *K*-стратегий предложена П. Мак-Артуром и Е. Уилсоном в 1967 году.

r-стратегия (греч. *stratos* — войско; *ago* — веду) — характер приспособления видов, теряющих большую часть полученной энергии на поддержание жизни индивида. Название связано с переменной *r* (репродуктивным потенциалом) логистического уравнения роста численности популяции. Типология *r*- и

К-стратегий предложена П. Мак-Артуром и Е. Уилсоном в 1967 году.

Суб- (лат. *sub* — под) — приставка, означающая нахождение ниже уровня, обозначенного основой слова (субпопуляция); подчинение либо зависимость какого-либо действия или объекта; нахождение около того, что обозначено основой слова (субарктический).

Сукцессия (лат. *successio* — наследование, преемственность) — последовательная смена сообществ в одном местообитании. Выделяют первичные и вторичные, автотрофные и гетеротрофные, автогенные и алогенные сукцессии.

Суточные ритмы — регулярно повторяющиеся изменения физиологических состояний организма в соответствии с суточной периодичностью. Регуляторы этих процессов: изменение светового режима, температура, осадки, влажность, ветер и т.д.

Тектоника литосферных плит (греч. *tektonike* — строительное искусство) — отрасль геологии, изучающая подвижность плит в составе литосферы Земли; сама подвижность этих плит.

Терморегуляция (греч. *therme* — жар, тепло; лат. *regula* — норма, правило) — функция организма, заключающаяся в способности физиологически или благодаря соответствующему поведению изменять температуру тела в благоприятном для организма направлении.

Толерантность (лат. *tolerantia* — терпение) — способность организма переносить влияния неблагоприятных факторов среды.

Топические связи (греч. *topikos* — место) — отношения между видами (по классификации В.М. Беклемишева), заключающиеся в изменении среды обитания одним видом в благоприятную или неблагоприятную сторону для других видов.

Трофические связи (греч. *trophe* — питание) — отношения между видами (по классификации В.М. Беклемишева), основанные на питании (питание особей одного вида особями другого или их продуктами жизнедеятельности).

Трофические цепи (греч. *trophe* — питание) или **пищевые цепи** — пути передачи и трансформации энергии и вещества

в экосистемах, основанные на питании организмов. От звена к звену в цепях большинство потенциальной энергии теряется в виде тепла, поэтому их количество чаще всего не превышает 4-5. Так как в рационе большинства видов входящих в состав цепей входят несколько других видов, корректнее употреблять термин «трофические сети». Составление трофических цепей помогает разнести ее составляющие к определенным трофическим уровням. Пищевые цепи делят на пастбищные и детритные.

Трофический уровень (греч. *trophe* — питание) — совокупность организмов, объединенных типом питания. На первом уровне находятся автотрофы (продуценты), на втором — растительноядные животные (консументы I порядка), третий и последующие — хищники ими питающиеся (консументы II и последующих порядков). Организмы разных трофических цепей, получающие энергию через равное количество звеньев, находятся на одном трофическом уровне. Соотношение различных трофических уровней графически можно изобразить в виде экологических пирамид.

Тургор (лат. *turgor* — вздутие, наполнение) — напряженное состояние клеточной оболочки, создаваемое давлением внутриклеточной жидкости. Благодаря тургору растительные ткани обладают упругостью.

Уникальность (лат. *unicus* — единственный) — свойство биосистем быть неповторимыми и отличаться от аналогичных систем.

Уровни организации биосистем — иерархично соподчиненные уровни, на которых наблюдаются проявления жизни, от молекулярного до биосферного. Для экологии особое значение имеет организменный и надорганизменные (популяционный, экосистемный и т.д.) уровни.

Условия — группа экологических факторов, которые не расходуются и не могут быть исчерпаны (но могут изменяться) организмами.

Фабрические связи (лат. *fabrica* — мастерская) — отношения между видами (по классификации В.М. Беклемишева), заключающиеся в предоставлении среды обитания (вши в волосяном покрове человека) или

«изготовлении» убежищ (дятел делает дупла, в которых живут другие животные).

Факультативный (лат. *facultas* — способность, возможность) — термин, указывающий на возможность, необязательность выполнения каких-либо условий существования (факультативный анаэроб — организм, который может жить как в условиях наличия кислорода, так и при его отсутствии).

Фикобилины (греч. *phycos* — водоросль; фр. *bile* — желчь) — пигменты красных водорослей и цианобактерий. В клетках содержатся в фикобилиносоме. Поглощая в зеленой части спектра, участвуют в фотосинтезе как сопровождающие пигменты, передавая поглощенную энергию молекулам хлорофилла. К ним относят фикоэритрины — красные и фикоцианины — синие пигменты.

Филогенез (греч. *phylon* — род, племя; *genesis* — развитие) — эволюционная история отдельной группы организмов или жизни вообще. Термин введен Э. Геккелем в 1866 году.

Фитопланктон (греч. *phyton* — растение; *planktos* — блуждающий) — см. Планктон.

Форические связи (греч. *phoros* — несущий) — отношения между видами (по классификации В.М. Беклемишева), заключающиеся в переносе особями одного вида особей другого.

Фотонасти (греч. *photos* — свет; *nastos* — уплотненный) — движения органов растения, вызванные изменением интенсивности света. Связаны с ростовыми процессами и изменением тургора.

Фотопериодизм (греч. *photos* — свет; *periodos* — обход, круговращение) — реакция организмов на длину светового дня, выражающаяся в изменении процессов роста и развития. Широко распространен у организмов умеренной зоны.

Фотореакции (греч. *photos* — свет) — реакции организма на видимый свет. Необходимо отличать фотореакции от фотопериодизма.

Фотосинтез (греч. *photos* — свет; *synthesis* — соединение) — образование растениями и некоторыми бактериями органических веществ из неорганических при участии солнечного света. Происходит при помощи пигментов, важнейшим из которых является хлорофилл.

Фототаксисы (греч. *photos* — свет; *taxis* — расположение, порядок) — перемещение в направлении к источнику света (при положительном фототаксисе) или от него (при отрицательном).

Фототропизмы (греч. *photos* — свет; *tropos* — поворот, направление) — ориентация по отношению к источнику света. Характерна для сидячих животных и растений. Ростовые движения приводят к перемещению в направлении света (при положительном фототропизме, характерном для стеблей) или от него (при отрицательном фототропизме, как для корней).

Фототрофы (греч. *photos* — свет; *trophe* — питание) или **фотоавтотрофы** — бактерии и растения, способные к фотосинтезу. Они черпают необходимую им энергию светового излучения и переводят ее в форму, доступную для других организмов.

Фотохимические реакции (греч. *photos* — свет) — реакции, происходящие под действием света. К ним относятся фотосинтез, синтез витамина D и т.д.

Хемосинтез (греч. *chemeia* — химия; *synthesis* — соединение) — один из типов автотрофного питания у бактерий, основанный на усвоении углекислого газа за счет окисления неорганических соединений.

Хемотрофы (греч. *chemeia* — химия; *trophe* — питание), хемоавтотрофы, хемосинтетики, литотрофы — бактерии, автотрофное питание которых основано на усвоении углекислого газа за счет окисления неорганических соединений.

Хлорофиллы (греч. *chloros* — зеленый; *phyllon* — лист) — зеленые пигменты растений, с помощью которых они улавливают энергию света и осуществляют фотосинтез. Основа молекулы — магний-порфириновый комплекс. Физиологически активной молекула становится только в связанной с белком форме. В клетке содержится в хлоропластах и хроматофорах. Типы хлорофилла отличаются по деталям структуры и спектрам поглощения. Основным пигментом является хлорофилл а, остальные являются дополнительными пигментами фотосинтеза.

Царство — один из высших рангов таксонов в современной систематике. Одна из наиболее распространенных современных

систем, принадлежащая Р. Уиттекеру, выделяет четыре царства эукариот (Растения, Животные, Грибы и Протисты) и одно или два (Бактерии и Археобактерии) царства прокариот. Существенно, что, по крайней мере, некоторые из этих царств являются не отдельными эволюционными ветвями, а жизненными формами, сходство которых связано со сходным образом жизни.

Ценопопуляция (греч. *kainos* — новый; лат. *populus* — народ, население) — популяция, населяющая определенный биогеоценоз. Чаще термин применяется к популяциям растений.

Целостность — необходимое условие для рассмотрения того или иного объекта как системы. Это результат взаимосвязи и взаимозависимости частей биосистем, основа возникновения у системы эмергентных свойств.

Циркадианные ритмы (лат. *circa* — около; *dies* — день) — околосуточные ритмы, представляющие изменение активности организмов в течение 20-28 часов. Регулируются сменой света и темноты. См. также Суточные ритмы.

Цирканнуальные ритмы (лат. *circa* — около; *annus* — год) — годовые циклы организмов; контролируются обычно длиной светового дня.

Частная экология — экология отдельных групп организмов.

Шелфорда принцип, принцип экологической толерантности — среди возможных значений любого условия можно выделить диапазон толерантности, внутри которого лежит его оптимальное значение. Чем сильнее отклонение условия от оптимума, тем сильнее его неблагоприятное действие на организм. Сформулирован в 1913 г. американским экологом В. Шелфордом.

Эволюция (лат. *evolutio* — развертывание) — процесс исторических изменений видов и всей биосферы.

Эври- (греч. *eury* — окружающая среда) — приставка, показывающая широту диапазона толерантности.

Эврибионты (греч. *eury* — широкий; *bios* — жизнь) — организмы, которые могут существовать в весьма разнообразных условиях среды.

Экзо- (греч. *exo* — снаружи, вне) — приставка, означающая снаружи, вне чего-либо. То же что и экто-.

Экоклина — сукцессия, наблюдаемая в пространстве. Ее примером может быть зарастание песчаного пляжа на изгибах реки (меандрах). С краю такой пляж пуст, дальше — покрыт травой, еще дальше — зарастает кустарником. Это пространственная последовательность соответствует этапам сукцессии во времени.

Экологическая ниша — совокупность всех факторов среды, в пределах которых возможно существование вида в природе. Термин предложен Дж. Гриннеллом в 1917 г. для характеристики пространственного распределения видов, что близко к термину «местообитание». В 1927 году Ч. Элтон определил экологическую нишу как положение вида в сообществе, подчеркнув значение трофических связей. Современное представление сложилось на основании моделей, предложенных Дж. Хатчинсоном (1957, 1965), согласно которым экологическая ниша есть часть воображаемого многомерного пространства (гиперобъема), отдельные измерения которого соответствуют факторам, необходимым виду для нормальной жизнедеятельности.

Экологическая среда — совокупность всех объектов и процессов, которые могут влиять на изучаемую биосистему организменного или более высокого уровня; то, с чем взаимодействует и к чему приспосабливается биосистема.

Экологические пирамиды — графическое отображение соотношения трофических уровней. Основанием пирамиды всегда является уровень продуцентов. Выделяют пирамиды чисел (численности отдельных организмов на каждом уровне), биомасс (общего количества живого вещества) и энергии (величины потока энергии).

Экологический фактор — отдельная характеристика среды, определенное явление, процесс или свойство, которые могут влиять на изучаемый организм.

Экология (греч. *oikos* — дом, родина; *logos* — наука) — наука, изучающая взаимодействие организмов и надорганизменных

систем с окружающей средой; см. также пункт 1.1.

Экосистема (греч. *oikos* — жилище и *systema* — объединение) — единство совокупности живых организмов (сообщества) и среды их обитания (местообитания), связанных обменом веществом, энергией и информацией. Понятие предложено А. Тенсли в 1935 году. Иногда трактуется как относящееся только к относительно однородным участкам земной поверхности и фактически идентичное понятию «биогеоценоз». Чаще трактуется как немасштабное понятие, относящееся как к биогеоценозам, так и к меньшим (например, капле воды) и большим (например, биосфере) системам.

Эксплерент (лат. *explere* — наполнять) — тип стратегии (ценотип), выделенный Л.Г. Раменским. Аналогичен рудералу по Грайму.

Эксплуатация (фр. *exploitation* — использование, извлечение выгоды) — несимметричные отношения между популяциями или видами, при котором изменение численности популяции вида-жертвы ведет к росту численности популяции вида-эксплуататора, а рост численности эксплуататора ведет к снижению численности жертвы. Основными типами являются хищничество и паразитизм в различных формах.

Эмергентные свойства системы (лат. *emergere* — всплывать, появляться) — качественно новые свойства системы, отсутствующие у ее разрозненных частей.

Энвайронментология (англ. *environment* — окружающая среда) — учение об окружающей среде. Синоним: средоведение.

Эндо- (греч. *endon* — внутри) — приставка, означающая внутри, в чем-либо. То же что и энто-.

Энергия (греч. *energeia* — действие, деятельность) — материя, лишенная массы покоя и являющаяся общей мерой количества движения, причиной изменений вещества.

Энергетическая субсидия (лат. *subsidium* — помощь, поддержка) — энергия, полученная из дополнительного источника, уменьшающая затраты на самоподдержание экосистемы и увеличивающая долю энергии, переходящую в продукцию. Например, приливы энергетически субсидируют прибрежные

экосистемы, обеспечивая газообмен и перемешивание осадков.

«Ядерная зима» — модель возможных последствий ядерного конфликта, предложенная в 80-х годах XX века американскими (под руководством К. Сагана) и советскими (под руководством Н.Н. Моисеева) исследователями. Предполагает вынос в высшие слои атмосферы больших количеств сажи и дыма вследствие ядерных взрывов и последующих мощных пожаров, в первую очередь, в городах. Следствием является образование атмосферного экрана, препятствующего попаданию на Землю солнечного света и последующая гибель человечества и биосферы.

Навчальне видання

Шабанов Дмитро Андрійович
Кравченко Марина Олександрівна

Матеріали

до вивчення курсу загальної екології
з основами середовищезнавства та екології людини

Макет обкладинки Д. А. Шабанов

Підписано до друку 30.01.09. Формат 60x84/16.
Папір офсетний. Друк ризографічний.
Обл.-вид. арк. 27,95. Умов. друк. арк. 22,36.
Наклад 250 прим. Ціна договірна

61077, Харків, пл. Свободи, 4,
Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна,
Видавництво ХНУ імені В. Н. Каразіна

Надруковано ХНУ імені В. Н. Каразіна
61077, Харків, пл. Свободи, 4.
Тел. 705-24-32

Свідоцтво про державну реєстрацію ДК № 3367 від 13.01.09